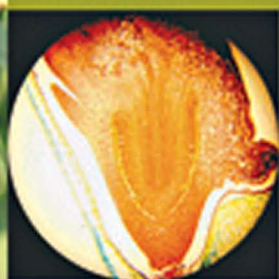
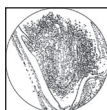


# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

ТОМ 1



Общая  
генетика  
растений



**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ОСНОВЫ  
СЕЛЕКЦИИ  
РАСТЕНИЙ**



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ  
Институт генетики и цитологии

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

В четырех  
томах



Минск  
«Белорусская наука»  
2008

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ  
Институт генетики и цитологии

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

ТОМ **1**



Общая  
генетика  
растений



Минск  
«Белорусская наука»  
2008

**Генетические основы селекции растений.** В 4 т. Т. 1. Общая генетика растений / науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. – Минск : Белорус. наука, 2008. – 551 с. – ISBN 978-985-08-0989-6.

Настоящий коллективный труд, подготовленный учеными Белорусского общества генетиков и селекционеров, посвящен разработке и применению генетических и биотехнологических методов в селекции растений в соответствии с ее основными приоритетами: расширением спектра генетической изменчивости, повышением эффективности отбора и информативности селекционного процесса, сокращением сроков создания сортов и гибридов. Особое внимание будет уделено биотехнологическим методам в селекции растений: клеточной, гаметной и зиготной селекции, гаплоидии, селекции на основе маркеров, созданию трансгенных организмов и биобезопасности.

В первом томе обобщены результаты многолетних экспериментальных и теоретических исследований, направленных на совершенствование методологии и методики селекции растений, включая экологические аспекты селекции, проблемы гетерозиса и генетики количественных признаков, рекуррентного отбора, фитоиммунитета, нехромосомной наследственности, отдаленной гибридизации и др.

Книга рассчитана на научных работников в области генетики и селекции растений, преподавателей и студентов биологических и сельскохозяйственных вузов, специалистов сельского хозяйства.

Табл. 102. Ил. 81. Библиогр.: 1298 назв.

**Научные редакторы:**

член-корреспондент НАН Беларуси А. В. Кильчевский,  
академик НАН Беларуси Л. В. Хотылева

**Рецензенты:**

академик НАН Беларуси С. И. Гриб,  
доктор биологических наук В. Е. Падутов

*Издание подготовлено при участии  
Белорусского общества генетиков и селекционеров*

## ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРОВ

Уважаемый читатель! Этим предисловием мы открываем трехтомное издание «Генетические основы селекции растений». Идея такого рода обобщения принадлежит не нам. В 1930-е годы академик Н. И. Вавилов взял на себя труд по сбору и анализу всего арсенала теоретических основ селекции растений, объединив коллектив авторов для подготовки материалов к изданию. В 1935 г. выходит первый том «Теоретические основы селекции растений». Такого рода обобщения сделаны нашими итальянскими (в 1998 г.) и украинскими (в 2001 г.) коллегами. Попытка построить мост между генетической наукой и практической селекцией необходима, поскольку без глубокого теоретического и методического обоснования на основе современных биологических знаний селекционный процесс превращается в рутинную эмпирическую процедуру отбора, эффективность которой в значительной степени определяется опытом и интуицией селекционера.

В связи с этим мы поставили перед собой задачу обобщить накопленные белорусскими генетиками знания с целью последующего их применения для практической селекции растений. Предлагаемое нами издание включает четыре тома:

1. Общая генетика растений.
2. Частная генетика растений.
3. Биотехнология в селекции растений. Клеточная инженерия.
4. Биотехнология в селекции растений. Геномика и генетическая инженерия.

В первом томе обобщены результаты исследований, направленные на совершенствование методологии и методики селекции растений (экологические аспекты селекции, проблемы гетерозиса, генетики количественных признаков, фитоиммунитета, нехромосомной наследственности, отдаленной гибридизации и др.).

Во втором томе изложены результаты частной генетики растений, представляющие интерес для селекции важнейших сельскохозяйственных культур Беларуси.

В третьем томе дана сводка работ по использованию методов клеточной инженерии в селекции растений (генетические основы морфогенеза, использование гаплоидии, клеточной и гаметной селекции и др.).

В четвертом томе обобщены исследования по применению молекулярных маркеров в селекции, созданию трансгенных растений и биобезопасности.

Мы отдаем себе отчет в том, что представленный нами материал не охватывает всех проблем генетических основ селекции растений. Мы ставим перед собой иную задачу – обобщить результаты белорусских генетиков, полезные для повышения эффективности селекции растений. Отсюда определенная неполнота и фрагментарность в представлении набора культур и методических подходов. Однако мы считаем, что пятидесятилетний труд белорусских ученых, направленный на разработку современных генетически обоснованных методов селекции, заслуживает обобщения.

*А. В. Кильчевский,  
Л. В. Хотылева*



# Глава 1

---

## ГЕНЕТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

### 1.1. Устойчивое сельское хозяйство и задачи селекции

В 1992 г. в Рио-де-Жанейро на конференции ООН по окружающей среде и развитию разработана и принята стратегия устойчивого развития (**sustainable development**), т. е. развития, которое удовлетворяет потребности настоящего времени, но не ставит под угрозу возможности будущих поколений удовлетворять свои потребности. Национальная стратегия устойчивого развития в Беларуси принята в 1996 г. Она основана на экологизации промышленности и сельского хозяйства, использовании возобновимых источников энергии, сохранении биоразнообразия, защите окружающей среды и т. д.

Новая стратегия развития сельского хозяйства, основанная на гармонизации взаимоотношений человека и природы, при достижении достаточного для удовлетворения потребностей и экологически безопасного уровня производства ставит новые задачи при создании современных агроценозов, основой которых является сорт. Таким образом, селекция растений должна ориентироваться на решение основных проблем сельского хозяйства:

1. Уменьшение генетического разнообразия, как следствие, снижение приспособленности агроценозов, уязвимость их по отношению к абиотическим, биотическим и антропогенным стрессам. Важность сочетания продуктивности и экологической стабильности на уровне генотипа, популяции и агроценоза.

2. Дефицит энергоресурсов и возрастание цены пищевой калории, необходимость создания энерго- и ресурсосберегающих технологий.

3. Загрязнение агроландшафта и сельскохозяйственной продукции поллютантами (радионуклиды, тяжелые металлы, нитраты, пестициды и др.). Необходимость получения экологически безопасной продукции отмечена в ряде работ [1–4].

Формирование концепции устойчивого сельского хозяйства пришло на смену идее «зеленой революции». Этот термин впервые был применен в 1968 г. W. S. Gand, директором USAID (US Agency for International Development) (цит. по Svaminathan, [5]). Термин означал увеличение производства продукции растениеводства путем увеличения продуктивности на единицу площади почвы и воды [5].

В соответствии с концепцией «зеленой революции» в результате выполнения селекционных программ были созданы сорта пшеницы и риса, отличающиеся короткостебельностью, устойчивостью к полеганию, что позволило применять более высокие дозы минеральных удобрений и более эффективно использовать воду. В результате удалось повысить продуктивность зерновых культур в развивающихся странах (Индия, Китай, Пакистан и др.). Однако «зеленая револю-

ция» имела и отрицательные последствия – снижение биоразнообразия и устойчивости агроценозов, использование больших доз удобрений, пестицидов, загрязнение окружающей среды, эрозия почв, истощение природных ресурсов и т. п. [5, 6].

Решение этих проблем может быть найдено на пути экологизации сельского хозяйства как нового этапа «зеленой революции». Идеи «устойчивого сельского хозяйства» (sustainable agriculture), «вечнозеленой революции» (evergreen revolution) основаны на синтезе экологии, экономики, рационального использования энергии, социального равенства, занятости населения, этики. Главная роль в достижении устойчивого развития сельского хозяйства отводится внедрению эко-технологий, которые объединяют биотехнологии, информационные и региональные технологии, использование возобновимых источников энергии (энергия солнца, ветра, биогаза). При этом рост продуктивности сельского хозяйства должен сочетаться с охраной и рациональным использованием почв, воды, лесных ресурсов, биоразнообразия и атмосферы.

Существует много определений понятия «sustainability». Наиболее кратким является определение, которое дает G. R. Conway (цит. по M. A. Altieri) [7]: «Способность поддерживать продуктивность в условиях стресса или шока». Он же определяет устойчивость (sustainability) как постоянство или длительность суще-

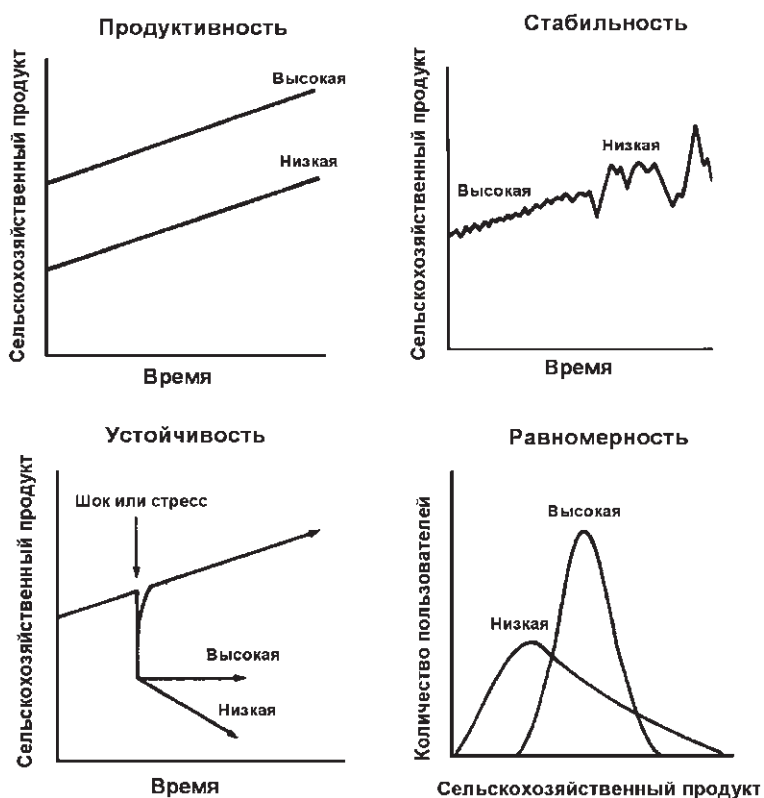


Рис. 1.1. Индикаторы сельскохозяйственных характеристик (по G. R. Conway, 1987, цит. по M. A. Altieri) [7]

ствования продуктивности системы в известных или возможных условиях. Устойчивость системы является функцией ее внутренних характеристик, природы и силы стрессов и шоков и энергетическим вкладом человека, противодействующим стрессу или шоку. Стратегия повышения устойчивости агроэкосистемы должна быть направлена на создание и повышение эффективности внутренних механизмов ее гомеостаза и уменьшение зависимости продуктивности от внешнего энергетического вклада.

Понятие «устойчивость» взаимосвязано с продуктивностью, стабильностью и равномерностью (equitability) (рис. 1.1, цит. по М. А. Altieri) [7].

Под продуктивностью при этом понимается получение количества продукта на единицу ресурса (чаще всего урожай или доход с гектара). Стабильность понимается как постоянство продуктивности в различных условиях среды. Равномерность характеризует распределение продуктивности агроэкосистем между пользователями.

Селекция растений, естественно, должна обеспечить создание сортов для устойчивого сельского хозяйства. При этом принципиально важно, что именно сорт как основа технологии обеспечивает устойчивость агробиоценоза в целом.

Сорт определяет продуктивность, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам, отзывчивость на дополнительную антропогенную энергию (удобрения, поливная вода и др.), степень загрязнения окружающей среды в результате применения агрохимикатов, степень эрозионной опасности применяемых технологий и, наконец, качество сельскохозяйственной продукции.

Смена парадигм, экологизация сельскохозяйственного производства, принятие концепции устойчивого сельского хозяйства как основополагающей предполагает и новые цели в селекции растений. На наш взгляд, наиболее четко эти цели отражены в новой европейской платформе «Plants for the future» (Растения для будущего), на основе которой строятся научные исследования в 7-й Рамочной программе ЕС в 2005–2025 гг. [8].

## **1.2. Амбициозная научная повестка дня на 2005–2025 гг. в области геномики и биотехнологии растений**

1. Лучше понять метаболизм растений, фотосинтез, распределение и потребление энергии и др.

2. Обеспечить здоровые высококачественные ресурсы. Создать растения с повышенным содержанием необходимых макро- и микрокомпонентов (углеводы, жиры, масла, витамины, аминокислоты, антиоксиданты, волокна и др.) и пониженным содержанием грибных микотоксинов, антипищевых соединений и средовых поллютантов.

3. Улучшить потенциал и стабильность урожая. Повысить урожайность без дополнительного внесения удобрений, сделать растения более устойчивыми к абиотическим стрессам, улучшить стабильность урожая, лежкость, технологичность, снизить потери.

4. Увеличить количество полезного вещества растений. Создать растения, которые после уборки урожая, транспортировки, хранения и переработки обеспечат максимальное количество желаемых конечных продуктов.

5. Улучшить биоразнообразие сельской местности. Создать растения, которые можно выращивать при уменьшении энерговклада в технологию и переработку конечного продукта, что позволит уменьшить эрозию почвы, использование сельскохозяйственных средств производства, энергии и воды.

6. Улучшить генетическое разнообразие сельскохозяйственных культур. Расширить число культивируемых растений, создать новые типы пищи.

7. Уменьшить воздействие сельского хозяйства на окружающую среду. Создать растения, которые нуждаются в меньшем количестве удобрений, воды и других агрохимических вложений для получения высокого урожая.

8. Усилить мониторинг сельскохозяйственных культур. Создать агроклиматические модели на основе знания молекулярных механизмов реакции растений для предсказания продуктивности.

9. Улучшить сосуществование культур. Для обеспечения выбора потребителя генетически модифицированным (ГМ), обычным и органическим культурам необходимо существовать бок о бок. Это может быть достигнуто путем возделывания ГМ растений, уменьшающих поток генов (клеистогамия, ЦМС).

10. Создать возобновимые материалы. Получить растения для получения возобновимых материалов, например биополимеров, способных к биodeградации.

11. Создать более эффективные топлива. Получить растения с улучшенным процессом конверсии для получения биотоплива, а также растения для производства масла как источника энергии.

### **1.3. Селекция растений и экология**

Сорт растений как основа технологии возделывания любой культуры является результатом сложного взаимодействия генотип–среда, поскольку может реализовать продукционный потенциал и технологические качества только в конкретных средовых условиях. В данном случае под средой понимаются как почвенно-климатические, так и технологические условия возделывания. Фактически создание сорта предполагает не только получение и отбор новых генотипов, но и поиск экологической ниши, где этот генотип (генотипы) обеспечит высокую продуктивность, экологическую стабильность и качество продукции как основные цели селекции растений. Таким образом, селекционер, по сути, изучает и отбирает не генотипы как таковые, а оценивает их норму реакции на абиотические, биотические и антропогенные факторы среды (табл. 1.1).

Взаимодействие генотипа с отдельными группами факторов давно является предметом исследований генетиков, селекционеров, физиологов, экологов, фитопатологов. Достаточно глубоко изучена природа взаимодействия генотипов растений с абиотическими факторами. Что касается взаимодействия с биотическими факторами, ряд типов взаимодействия представляет интерес как объект изучения селекционеров. Ю. Одум [9] классифицировал все типы взаимодействия живых организмов знаками +, 0, – (от конкуренции – – до симбиоза + +). Как известно, именно в этом направлении обычно движется в сукцессионном процессе любой природный биоценоз. Поэтому задачей селекционера, создающего сорт



как основу устойчивого агробиоценоза, является минимизация взаимодействий типа – – и максимизация взаимодействий типа + +. Особый интерес в этой связи представляют направления селекции на создание многолинейных сортов, устойчивых к различным расам патогенов, с компонентами – линиями, минимально конкурирующими за ресурсы среды. Новым направлением селекции является симбиотическая селекция, причем не только по отношению к бобовым, вступающим в облигатный симбиоз с бактериями, но и по отношению к ряду других растений, генотипы которых проявляют специфическое взаимодействие с ассоциативной микрофлорой почвы. Представляет интерес отбор генотипов, подавляющих сорняки, привлекающих насекомых и др. Третья группа факторов – антрополическая – предполагает создание генотипов, адекватных определенной технологии и вкладу в нее энергии в виде удобрений, пестицидов, регуляторов роста, топлива и т. д. (*low input variety, high input variety* – сорта низкого и высокого энерговклада в технологию).

Таблица 1.1. Связь средовых факторов, направлений и задач селекции

Факторы среды	Направления и задачи селекции
<b>Абиотические:</b> Температура Освещенность Осадки Почвенные условия (гранулометрический состав, pH, засоленность и др.)	Селекция на устойчивость к лимитирующим значениям и максимальное использование оптимальных значений факторов среды
<b>Биотические:</b> Популяционный уровень Биоценотический уровень: взаимодействие с организмами, подавляющими развитие культурного растения (сорняки, вредители, микроорганизмы-патогены) Взаимодействие с организмами, способствующими развитию культурного растения	Селекция конкурентоспособных генотипов для одновидовых посевов Селекция на устойчивость к вредителям и патогенам, подавление сорной растительности Селекция генотипов, проявляющих повышенный урожай в смесях с другими видами растений; отбор генотипов, вступающих в симбиотические взаимоотношения с почвенной микрофлорой; отбор генотипов, привлекающих насекомых-опылителей и др.
<b>Антрополические:</b> Внесение дополнительной энергии в агробиоценоз (удобрения, пестициды, регуляторы роста, орошение, обработка почвы, регуляция микроклимата в теплицах и др.) Загрязнение агроландшафта поллютантами (радионуклиды, тяжелые металлы, пестициды, нитраты и др.) Усиление эрозионных процессов	Создание сортов для технологий с определенным уровнем энергозатрат (интенсивные технологии, традиционные технологии, биологическое земледелие) Создание сортов с высоким качеством продукции и минимальным накоплением поллютантов Повышение средообразующей функции сортов в процессе селекции

S. Ceccarelli [10, 11] показал, что создание универсальных сортов для различных уровней энерговклада в технологию – нерешаемая задача. Каждому уровню энерговклада должен соответствовать и свой идиотип (модель) сорта. Кроме

того, особый интерес в связи с загрязнением агроландшафта поллютантами (радионуклиды, тяжелые металлы, нитраты, пестициды и др.) представляет подбор или создание генотипов с минимальным их накоплением. Нами установлено, что внутривидовое разнообразие по накоплению поллютантов (нитраты, тяжелые металлы, радионуклиды) у овощных культур составляет 2–5 раз, что позволяет вести эффективный отбор генотипов, обеспечивающих получение экологически безопасной продукции. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева [3] предложили концептуальные модели сортов для различного уровня энерговклада в технологию (табл. 1.2).

А. А. Жученко [12] разработал концепцию адаптивной системы селекции растений, к числу важнейших приоритетов и критериев которой отнес:

1. Возрастающую роль сортов и гибридов в биологизации и экологизации интенсификационных процессов в растениеводстве.

2. Сочетание высокой продуктивности и качества урожая с устойчивостью к действию абиотических и биотических стрессоров на уровне сорта, агроценоза и агроландшафта.

3. Развитие адаптивных направлений в селекции растений, включая биоэнергетическое, экологическое, эдафическое, симбиотическое, биоценотическое, экотипическое, преадаптивное и др.

4. Необходимость «осеверения» растениеводства в России – расширения ареала возделываемых культур и перемещения их в более северные широты.

5. Необходимость создания большего числа агроэкологически адресных сортов с учетом разнообразия условий в России, важность организации широкой эколого-географической селекционной и сортоиспытательной сети.

6. Повышение роли региональных агроэкологических моделей сортов и гибридов как основы в работе эколого-географической селекционной и сортоиспытательной сети.

7. Создание сортов и гибридов, позволяющих конструировать адаптивные агроэкосистемы и агроландшафты.

8. Повышение преадаптивного потенциала видового и сортового набора культивируемых растений с учетом опасности локальных и глобальных изменений климата.

9. Первостепенное внимание устойчивости новых сортов и гибридов к болезням, вредителям и сорнякам.

10. Разработку сортовой агротехники и агроэкологического паспорта с указанием модификационной изменчивости и генетической защищенности наиболее важных для рентабельного возделывания сорта признаков.

11. Повышение пространственной, временной, технологической, фитосанитарной и экономической достоверности оценок государственного сортоиспытания.

12. Развитие адаптивных подходов в селекции и семеноводстве, взаимосвязь всех стадий селекционного, сортоиспытательного и семеноводческого процессов.

**Таблица 1.2. Концептуальные модели сортов растений**

Тип сорта	Уровень энергетических затрат	Цель производства	Отзывчивость на регулируемые факторы среды	Устойчивость к нерегулируемым факторам среды	Использование средств интенсификации	Способность к накоплению загрязнителей	Степень загрязнения окружающей среды при возделывании
Сорт для биологического земледелия	Низкий	Урожай средний, экологически чистая продукция	Низкая	Высокая	Минимальное применение удобрений и природных средств защиты	Низкая	Низкая
Полуинтенсивный стабильный сорт, сорт широкого ареала	Средний	Урожай средний или выше среднего, экологически безопасная продукция	Средняя	Высокая	Умеренное применение удобрений, пестицидов, регуляторов роста	Низкая	Средняя
Интенсивный сорт	Высокий	Урожай высокий, экологически безопасная продукция	Высокая	Высокая или средняя	Интенсивное применение удобрений, пестицидов, орошения, регуляторов роста	Низкая	Средняя

### 1.4. Селекция растений и информация

Проблема взаимодействия генотип–среда проявляется на двух уровнях: в онтогенезе, что приводит к канализации развития генотипа в определенном направлении, и в селекционном процессе в целом. Селекция представляет собой процесс микроэволюции, сжатый во времени и пространстве [13]. Эволюция может рассматриваться как автоматически регулируемый процесс и является предметом изучения биологической кибернетики, изучающей самоорганизацию биологических систем, информационные процессы в них и управление этими процессами. И. И. Шмальгаузен [14, 15] предложена общая схема регуляции механизма эволюции. Он выделяет два канала связи для передачи информации. Первый канал – реализация генетической информации в процессе онтогенеза (носитель прямой информации – ген). Второй канал – естественный отбор приспособленных генотипов в результате действия биоценозов на популяцию особей (носитель обратной информации – фенотип).

На наш взгляд, весьма продуктивным может быть использование кибернетических подходов к эволюции, разработанных И. И. Шмальгаузен, применительно к информационному обеспечению селекционного процесса. Поскольку действие естественного отбора имеет место и при селекции, сохраняют свое значение первый канал связи (в онтогенезе) и второй канал связи (на уровне популяции). Однако передача информации по первому и второму каналам связи имеет свою специфику.

Специфика реализации генетической информации по первому каналу связи выражается в первую очередь в комфортных условиях культивирования и управляемости онтогенезом по воле человека. В результате в культуре обычно сильно проявляются признаки, связанные с условиями культивирования и представляющие интерес для человека. Среда «подставляет» под действие отбора одни признаки и может не выявлять другие. При этом приспособительное значение признаков отходит на второй план. Для селекционера важны здесь два момента: соответствие условий культивирования генотипа будущей эконише сорта (отсутствие адекватности условий приводит к резкому изменению фенотипов и может рассматриваться как информационная помеха) и стадия онтогенеза, на которой возможен отбор, в том числе косвенный. Отбор на уровне клетки или группы клеток (клеточная селекция), а также на ранних стадиях онтогенеза (гаметофит, зиготы, семена, проростки) возможен только при наличии связи между проявлениями признака на этих стадиях и на уровне взрослого растения.

Второй канал связи имеет место и в селекции. Специфика его проявляется в ослаблении действия биоценоза на селектируемую популяцию, организованности всех этапов селекционной работы, качественном отличии методов и направления отбора в питомниках и др. В связи с этим в селекции правильнее рассматривать не отдельные звенья селекционной цепи в качестве элементарных информационных каналов, а всю их совокупность, начиная от выбора исходного материала до использования сорта в конкретном регионе возделывания. Такой канал связи мы назвали большим информационным каналом (рис. 1.2), а реализацию генетической информации в онтогенезе – малым информационным каналом [17, 18].

Введение этих терминов позволяет более четко подойти к проблеме использования информации в селекции. Понятие «большой информационный канал» позволяет более конкретно поставить вопрос об адекватности эколого-генетической информации идиотипу, условиям культивирования в производстве, типизации условий отбора на всех этапах селекции и их привязке к будущим условиям возделывания, правильной экологической целенаправленности на конкретную эконишу сорта, отбору как по среднему значению признака, так и по норме реакции. Потеря или искажение информации в большом информационном канале равноценна потере селекционного материала и снижению эффективности селекции.

Большой интерес представляет вопрос о помехах в большом и малом информационных каналах и их устранении. Главной помехой получения объективной информации является взаимодействие генотип–среда (ВГС).

Взаимодействие генотипа и среды связано с различной нормой реакции генотипов и изменением их рангов в различных средах. Конкретными причинами проявления ВГС могут быть резкие отклонения условий культивирования от нормальных (лимиты абиотических факторов, эпифитотии и др.). ВГС на организменном уровне изменяет «траекторию онтогенеза», что выражается в изменении фенотипов; ВГС на популяционном уровне выражается в изменении группы генотипов, «подставляемых» средой под действием отбора в качестве луч-



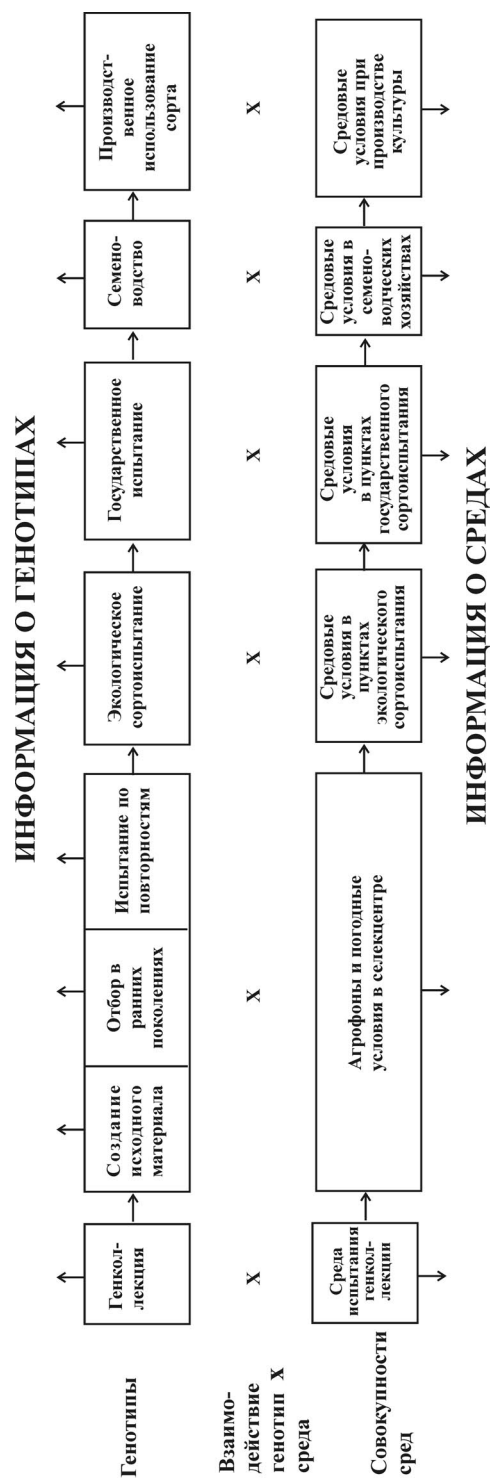


Рис. 1.2. Большой информационный канал в селекции растений

ших. Целесообразно использовать единые биологические индикаторы – сорта-тестеры, которые, сохраняя или изменяя ранги в различных условиях среды в большом информационном канале, могут служить свидетельством наличия или отсутствия помех в информационном канале. В этом случае следует снижать интенсивность отбора.

Отбор генотипов в любой среде обеспечивает относительный успех. Это связано с тем фактом, что фенотипическое проявление признака генотипа в различных средах может контролироваться различными генетическими системами. А. В. Кильчевским [16] предложено представление об узкой специфике отбора, проявляющейся в трех аспектах:

1. Отбор ведется по ограниченному количеству хозяйственно ценных и легко наблюдаемых признаков, при этом в селектируемой популяции может сохраняться изменчивость по признакам, не подвергавшимся действию отбора;

Отбор действует только на определенные генетические факторы, проявляющиеся фенотипически при определенной схеме селекционного процесса (гибридизация, инцухт) и в зависимости от типа размножения (самоопылитель, перекрестник). Как известно, фенотипическая вариация  $\sigma_P^2$  расчленяется на генотипическую  $\sigma_G^2$ , средовую  $\sigma_E^2$  и вариацию ВГС  $\sigma_{GE}^2$ :

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{GE}^2.$$

Генотипическая вариация, в свою очередь, включает аддитивную  $\sigma_A^2$ , доминирования  $\sigma_D^2$  и три формы эпистаза (аддитивно-аддитивную  $\sigma_{AA}^2$ , аддитивно-доминантную  $\sigma_{AD}^2$  и доминантно-доминантную  $\sigma_{DD}^2$ ).

У самоопылителей отбор действует на аддитивные эффекты и аддитивно-аддитивную часть эпистаза, у перекрестников – на аддитивные, доминантные эффекты и часть эпистаза (аддитивно-доминантные и доминантно-доминантные эффекты). Остальная часть генетической изменчивости не реализуется и находится в скрытом состоянии. Для реализации этой потенциальной изменчивости нужны соответствующие условия (у самоопылителей – гибридизация с тестером, у перекрестников – инцухт).

3. Выравненность сорта и его преимущество перед другими сортами сохраняется только в тех условиях среды, где проводился отбор. G. E. Dickerson [цит. по 16] пришел к выводу, что невозможно основывать селекцию на изменчивости в данных условиях среды таким образом, чтобы эта среда была полностью типична для популяции в будущем. Взаимодействие среды с генетической вариацией и ее компонентами приведет к временному приросту в адаптивности полученного материала в данной выборке сред, который может теряться при изменении среды.

Таким образом, представление об узкой специфике отбора позволяет объяснить относительность селекционного результата, получение материала с локальной приспособленностью в связи с частичной фенотипической реализацией генетической основы признака в конкретных условиях среды, сохранение скрытой генетической изменчивости в сортах самоопылителей и перекрестников, изменение генетической структуры сортов при их репродуцировании в нетипичных условиях среды.

## 1.5. Адаптивная селекция растений

### 1.5.1. Адаптивная селекция – определение и особенности

Под адаптивной селекцией понимается совокупность методов, обеспечивающих получение сортов и гибридов с максимальной и устойчивой продуктивностью в экологических условиях региона, для которого ведется отбор [19]. Таким образом, основной целью адаптивной селекции является сочетание продуктивности и устойчивости к абиотическим, биотическим и антрополическим стрессам в одном сорте (генотип, популяция).

Основными особенностями адаптивной селекции растений в отличие от традиционных подходов и методов являются:

1. Региональный характер и экологическая целенаправленность на конечную совокупность сред (почвенно-климатические и агротехнические условия региона, для которого создается сорт).

2. Ориентация не на потенциальную, а на реальную продуктивность.

3. Единая стратегия сред на всех этапах селекционного процесса, включающая:

а) комплексную оценку параметров фона (типичности, продуктивности, дифференцирующей и предсказующей способности);

б) оптимизацию размещения селекционных учреждений, пунктов экологического и государственного испытания, обоснованный выбор агрофонов на основе оценки параметров фона;

в) контроль за фоном для отбора с использованием сортов-тестеров, коррекцию интенсивности отбора в зависимости от типичности условий среды по отношению к целевой совокупности сред.

4. Отбор на продуктивность и стабильность на различных этапах селекционного процесса, основанный на оценке общей и специфической адаптивной способности генотипов, их экологической стабильности. Модификация селекционного процесса, обеспечивающая возможность оценки параметров приспособленности генотипов на каждом этапе селекции.

5. Кооперация селекционных учреждений в регионе при выполнении поставленной задачи.

6. Выбор методов селекции, обеспечивающих создание, реализацию, оценку и отбор генотипов с повышенным адаптивным потенциалом (гетерозис, отдаленная гибридизация, полиплоидия, периодический отбор, многолинейные смеси и др.).

Основой создания сортов, сочетающих высокую продуктивность с экологической стабильностью, являются следующие генетические механизмы [3, 17]:

- внутригеномный и межгеномный генетический баланс;
- баланс между ядром и цитоплазмой;
- оптимальный уровень плоидности, гетерозиготности и гетерогенности;
- наличие в генотипе генов, обеспечивающих устойчивость к биотическим, абиотическим и антрополическим стрессам.

Для выявления и фенотипической реализации генетических механизмов адаптивности особей и популяций необходима оптимизация селекционного процесса в следующих направлениях:

- а) создание потенциала адаптивной изменчивости;

б) фенотипическая реализация изменчивости в результате выбора селекционной схемы и средовых условий;

в) получение и интерпретация информации об адаптивных возможностях особей селектируемой популяции;

г) отбор особей, сочетающих продуктивность и устойчивость;

д) поддержание адаптивности созданной популяции в процессе семеноводства.

В целом адаптивная селекция должна обеспечить:

1. Представление о селекционном процессе как едином целом и ориентацию на конечный результат (продуктивность и стабильность сорта в производственных условиях региона).

2. Большую информативность каждого звена селекционной цепи и возможность использования этой информации для оперативного принятия решений.

3. Экологизацию селекции, т. е. равнозначность оценки не только генотипов, но и сред, ориентацию на сочетание продуктивности и стабильности в одном сорте (генотип, популяция).

4. Отбор генотипов на всех этапах жизненного цикла (пыльца, клетка, семена, проростки и т. д.), использование механизмов индивидуальной, популяционной и биоценозной буферности.

### **1.5.2. Изучение взаимодействия генотипа и среды на различных этапах селекционного процесса**

Нами был применен разработанный ранее [20–24] метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, среды как фона для отбора в селекции овощных культур и картофеля. Изучались проблемы ВГС на основных этапах селекционного процесса: выбор и оценка исходного материала, ранние поколения, экологическое и государственное испытание, селекция на гетерозис, культура *in vitro*. Использовалось также моделирование селекционного процесса в различных условиях среды. Результаты этих исследований обобщены в ряде работ [3, 20–24].

Установлен ряд закономерностей ВГС для генотипов и сред, имеющих методическое значение для оптимизации селекционного процесса. Основными закономерностями ВГС для генотипов являются следующие положения.

1. Среднее значение признака и его средовая чувствительность относительно независимы и могут сочетаться в различных комбинациях. На относительную независимость значения признака и его стабильности указывали ранее [25, 26]. В группу высокопродуктивных генотипов могут входить как стабильные, так и нестабильные, что говорит о возможности выделения сортов, сочетающих продуктивность и устойчивость.

С другой стороны, отсутствие тесной связи между продуктивностью и экологической стабильностью и односторонний отбор по продуктивности создают условия, в которых возможна потеря стабильных форм. В связи с этим контроль стабильности должен стать обязательным элементом селекционного процесса на различных его этапах. Особенно велика опасность потери стабильности форм в ранних поколениях ( $F_2 - F_5$ ), где оценка материала ведется на одном фоне. Це-



лесообразно использовать два фона (благоприятный и лимитирующий) уже на ранних этапах селекционного процесса, в особенности у культур с высоким коэффициентом размножения, проводить углубленное изучение сортообразцов на одном из пунктов экологического и государственного испытания с последующей оценкой экологической стабильности и отзывчивости на повышенный агрофон.

2. Генотип может быть стабильным по одному признаку и нестабильным по другому. Анализ коллекции томата из 8 генотипов по 23 количественным признакам и 7 генотипов огурца по 12 признакам в экологическом сортоиспытании показал, что экологическая стабильность по каждому признаку изучаемых сортов индивидуальна (табл. 1.3, 1.4) [3].

**Таблица 1.3. Относительная стабильность количественных признаков сортов томата в экологическом сортоиспытании**

№ п/п	Признак	Сорта								r
		Доход- ный	П-7	Р-5	А-39	New Yorker	Presto	Beta	Riposta	
1	Общий урожай	9,0	6,9	14,8	26,7	0	3,7	23,0	9,7	—
2	Товарный урожай	0	6,5	3,4	23,3	10,1	12,4	26,5	11,4	0,651*
3	Ранний урожай	0	0	77,3	21,9	0	0	22,1	16,0	0,458
4	Высота растения	21,0	23,3	18,4	27,4	15,1	21,9	8,1	22,4	−0,023
5	Число кистей на главном стебле	10,5	0	31,6	14,2	17,7	22,8	8,8	10,4	−0,050
6	Число листьев между кистями	7,8	6,6	26,8	13,5	23,7	26,5	8,1	16,9	−0,366*
7	Число плодов на первой кисти	53,6	0	54,0	19,4	43,3	58,4	16,1	36,0	−0,407*
8	Осыпаемость на первой кисти	31,8	85,4	86,2	98,7	112,7	60,9	52,1	67,2	−0,066
9	Число плодов на второй кисти	0	0	14,5	21,1	9,1	27,7	30,8	12,7	0,474
10	Осыпаемость на второй кисти	71,7	119,5	99,7	81,0	119,2	125,6	66,6	75,2	−0,676*
11	Число плодов на третьей кисти	9,6	29,6	24,6	29,4	14,0	22,9	35,3	0	0,520*
12	Осыпаемость на третьей кисти	106,8	113,9	146,1	105,1	149,7	127,8	76,9	75,5	−0,493*
13	Число плодов в среднем по трем кистям	21,4	7,4	20,8	5,1	13,4	29,1	13,4	18,1	−0,451*
14	Осыпаемость в среднем по трем кистям	68,9	105,4	113,0	94,9	128,9	107,4	65,3	72,4	−0,470*
15	Масса плода	18,2	5,2	10,7	2,1	12,0	14,2	4,4	13,8	−0,673*
16	Длина периода от всходов до цветения	13,3	17,4	14,9	11,4	18,1	21,0	12,9	18,7	−0,817*
17	Длина вегетационного периода	6,6	8,9	8,7	8,1	9,8	9,1	12,1	9,8	0,143
18	Всхожесть	57,3	68,1	65,1	24,3	90,8	66,1	61,3	55,2	−0,772*
19	Масса проростка	6,4	10,4	10,7	5,4	19,4	4,9	13,7	13,6	−0,289
20	Масса листьев проростка	12,5	11,8	19,8	11,2	24,9	15,9	24,4	13,2	−0,096
21	Длина гипокотыля	6,7	10,3	5,8	11,9	17,0	20,9	8,5	11,5	−0,499*
22	Относительная скорость роста листьев проростка	34,2	33,2	75,2	65,6	54,3	16,4	67,9	31,3	0,649*
23	Относительная скорость роста гипокотыля	42,6	35,8	22,4	140,5	98,7	0	45,8	40,7	0,400*

\* Достоверно при  $P = 0,05$ .

П р и м е ч а н и е. r – коэффициент корреляции между стабильностью сортов по общему урожаю и изучаемому признаку.

**Таблица 1.4. Относительная стабильность количественных признаков сортов огурца в экологическом сортоиспытании**

№ п/п	Признак	Сорта							<i>r</i>
		Изящ- ный	Водо- лей	Нежин- ский	<i>F</i> <sub>1</sub> 1-7- 9×4-3	<i>F</i> <sub>1</sub> 8-3-1×П1	<i>F</i> <sub>1</sub> 8-3-1× Должик	<i>F</i> <sub>1</sub> 7-5-1×П1	
1	Общий урожай	7,7	49,6	0	43,1	48,9	17,4	41,6	
2	Товарный урожай	4,3	62,2	0	49,4	54,1	23,0	42,8	0,988*
3	Число женских цветков	54,6	33,2	65,7	94,6	39,8	93,4	59,8	0,033
4	Число мужских цветков	20,7	6,4	27,1	31,4	39,8	27,2	28,2	-0,308
5	Число завязей	103,2	79,2	78,4	78,9	89,5	96,0	76,0	-0,406*
6	Число боковых плетей	41,4	16,5	18,7	19,8	38,4	34,8	34,5	-0,126
7	Длина главного стебля	11,8	6,3	19,1	0	10,5	11,7	13,7	-0,648*
8	Масса проростка	5,2	8,9	22,0	8,3	0	29,7	0	-0,605
9	Масса листьев проростка	0	2,9	22,6	6,6	3,9	17,4	0	-0,601*
10	Площадь семядолей	0	0	31,9	22,2	0,9	27,6	0	-0,531
11	Длина гипокотилия	8,4	10,9	19,9	6,3	1,3	17,6	5,6	-0,722*
12	Относительная скорость роста листьев проростка	0	4,5	0,6	3,5	0,7	1,3	0	0,519*

\* Достоверно при  $P = 0,05$ .

П р и м е ч а н и е.  $r$  – коэффициент корреляции между стабильностью сортов по общему урожаю и изучаемому признаку.

Таким образом, при создании широкоприспособленных сортов стабильность морфобиологических признаков не является самоцелью.

3. Стабильность по продуктивности может быть связана с нестабильностью по другим признакам. Анализ корреляционных связей между параметрами экологической стабильности при экологическом сортоиспытании томата и огурца выявил преобладание отрицательных корреляционных связей между стабильностью общего урожая и стабильностью других признаков. Таким образом, стабильность урожайности как интегрального признака может обеспечиваться нестабильностью связанных с ним морфобиологических признаков. Организм как сложная биологическая система сохраняет свою гомеостатичность в результате действия компенсаторных связей между многими морфобиологическими признаками, и их изменчивость сохраняет устойчивость системы в целом. Однако есть признаки, стабильность которых имеет положительную связь со стабильностью урожайности. Эти признаки могут быть использованы для косвенного отбора стабильных форм [3].

4. В ранних поколениях происходит расщепление не только по среднему значению признака, но и по экологической стабильности. Анализ двух расщепляющихся гибридных комбинаций томата в  $F_3$  на различных агрофонах позволил выявить изменчивость между линиями по их реакции на среду [17]. Расщепление по средовой чувствительности каждого признака создает основу для эффективного отбора линий по экологической стабильности. В число высокопродуктивных попали как стабильные, так и нестабильные формы, что подтверждает относительную независимость среднего значения и экологической стабильности.

5. Гетерозисное состояние организма не всегда обеспечивает стабильность, а стабильность не всегда связана с гетерозисом. Нами [27, 28] изучена взаимосвязь между степенью проявления гетерозиса и экологической стабильностью, а также характером реакции гибридов томата на среду. С этой целью все гибридные комбинации группировались по степени доминирования на три группы:  $H_p > 1$  – положительное сверхдоминирование;  $-1 \leq H_p \leq 1$  – промежуточное наследование;  $H_p < -1$  – отрицательное сверхдоминирование. Кроме того, гибриды были сгруппированы по коэффициенту регрессии как мере стабильности:  $b_i > 1$  – не-стабильные с положительной реакцией на улучшение условий среды;  $-1 \leq b_i \leq 1$  – стабильные;  $b_i < -1$  – нестабильные с отрицательной реакцией на улучшение условий среды (табл. 1.5–1.7).

**Таблица 1.5. Связь между степенью доминирования и экологической стабильностью гибридов томата по общей урожайности**

Степень доминирования	Коэффициент регрессии на среду			Сумма гибридов	Доля, %
	$b_i < -1$	$-1 \leq b_i \leq 1$	$b_i > 1$		
$H_p > 1$	6	8	11	25	55,5
$-1 \leq H_p \leq 1$	2	5	11	18	40,0
$H_p < -1$	0	1	1	2	4,5
Сумма гибридов	8	14	23	45	100,0
Доля, %	17,8	31,1	51,1	100,0	

**Таблица 1.6. Связь между степенью доминирования и экологической стабильностью гибридов томата по товарной урожайности**

Степень доминирования	Коэффициент регрессии на среду			Сумма гибридов	Доля, %
	$b_i < -1$	$-1 \leq b_i \leq 1$	$b_i > 1$		
$H_p > 1$	9	5	12	26	57,8
$-1 \leq H_p \leq 1$	3	4	10	17	37,8
$H_p < -1$	1	0	1	2	4,4
Сумма гибридов	13	9	23	45	
Доля, %	28,9	20,0	51,1	100,0	

**Таблица 1.7. Связь между степенью доминирования и экологической стабильностью гибридо**

Степень доминирования	Коэффициент регрессии на среду			Сумма гибридов	Доля, %
	$b_i < -1$	$-1 \leq b_i \leq 1$	$b_i > 1$		
$H_p > 1$	3	5	5	13	28,9
$-1 \leq H_p \leq 1$	7	1	15	23	51,1
$H_p < -1$	3	1	5	9	20,0
Сумма гибридов	13	7	25	45	100,0
Доля, %	28,9	15,6	55,5	100,0	

Анализ табл. 1.5–1.7 показывает, что эффект гетерозиса не всегда связан со стабильностью. Большая часть гетерозисных гибридов положительно реагирует на улучшение условий среды и только 19,2–38,5% проявляют экологическую стабильность. Стабильность не обязательно связана с эффектом гетерозиса. Она

может проявляться и при промежуточном наследовании признака и при отрицательном сверхдоминировании.

6. Отсутствует тесная связь между репродуктивным и адаптивным гетерозисом. Нами изучено проявление гетерозиса в диаллельных скрещиваниях у томата по репродуктивным признакам (общая, товарная, ранняя урожайность, проявление партенокарпии), а также гетерозис по относительной стабильности  $S_{gi}$  этих признаков. Коэффициент корреляции между степенями доминирования  $x_i$  и  $S_{gi}$  изменяется от  $-0,301$  до  $-0,013$ . В отдельных гибридных комбинациях репродуктивный гетерозис сочетался с адаптивным [3].

Нами выявлены также основные закономерности ВГС для среды.

1. Среда канализирует изменчивость по продуктивности и стабильности. В средах по продуктивности средах сохраняется изменчивость генотипов по норме реакции и максимальна эффективность отбора на общую адаптивную способность. Отбор в богатых или бедных средах может привести к потере экологической стабильности и выделению узкоприспособленных генотипов.

При отборе в расщепляющихся популяциях томата установлено направленное векторное воздействие фона на селектируемую популяцию, выражающееся в смене рангов линий на различных фонах (табл. 1.8).

*Таблица 1.8. Номера лучших линий F<sub>3</sub> гибрида Accord, отобранных на различных фонах по САС, ОАС и СЦГ (1985 г.)*

№ линии	Принцип отбора				
	САС			ОАС	СЦГ
	ранняя высадка	орошение	контроль	все фоны	все фоны
1	29	17	15	29	18
2	39	18	18	39	38
3	46	23	33	46	29
4	56	46	39	56	39
5	41	39	42	23	46

**П р и м е ч а н и е.** САС – специфическая адаптивная способность; ОАС – общая адаптивная способность; СЦГ – селекционная ценность генотипа [3].

Линии, отобранные по общей адаптивной способности и селекционной ценности генотипа на трех фонах, не всегда имели преимущество на конкретном фоне, что свидетельствует о возможности потери форм с широкими приспособительными возможностями при отборе только на одном фоне. Использование нескольких фонов в ранних поколениях позволяет дать оценку стабильности генотипов и снять информационные помехи, связанные с ВГС.

Преимущество средних по продуктивности фонов было также доказано при анализе результатов госсортоиспытания картофеля и овощных культур [3, 17].

Нами [17] на числовых моделях изучена эффективность отбора по фенотипу на генетическое значение полученных форм и их экологическую стабильность в зависимости от различных средовых условий. Наиболее интересным было выявление векторного действия фона на экологическую стабильность генотипов (рис. 1.3).

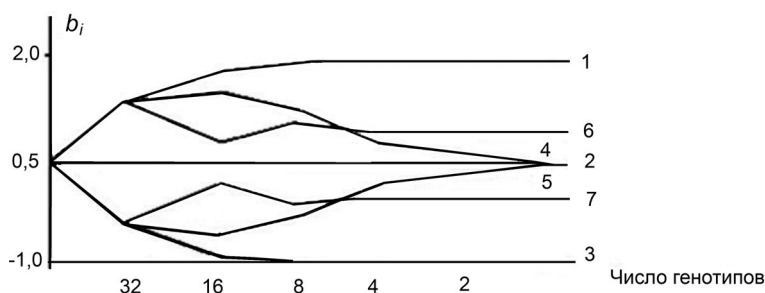


Рис. 1.3. Влияние условий среды на экологическую стабильность полученного в результате селекции материала ( 1 – отбор в богатой среде; 2 – в средней; 3 – в бедной; 4 – в богатой-бедной; 5 – в бедной-богатой; 6–7 – дизруптивный отбор)

Варианты 1 (отбор в богатых средах) и 3 (отбор в бедных средах) сильно влияют на средовую реакцию (коэффициент регрессии генотипа на среду  $b_i$ ), выделяя специфически приспособленные (нестабильные) генотипы с узкой эконической в богатой или бедной среде. Наиболее благоприятные условия для сохранения генотипов с различной нормой реакции и поддержания среднего уровня стабильности сохраняются в средней среде (вариант 2). Модельный эксперимент показывает, что первые этапы селекционного процесса ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ) целесообразно проводить на средних фонах, а затем переходить от последовательной оценки генотипов к параллельной, изучая линии одновременно в контрастных условиях (богатая, бедная среда). Такая схема позволит перейти к отбору по генотипу и выделить стабильные формы в ранних поколениях.

2. Среда *in vitro* может канализировать генетическую изменчивость в нежелательном направлении. В специальном эксперименте нами [3, 29, 30] изучена взаимосвязь между проявлением признака и массой каллуса 8 генотипов томата на 12 средах в культуре *in vitro*, а также общей, товарной и ранней урожайностью в полевых условиях в среднем за два года (табл. 1.9).

Таблица 1.9. Оценка типичности среды *in vitro* по отношению к условиям *in vivo*

№ п/п	Концентрация гормонов, мг/л		Средняя масса каллуса, мг	Коэффициент корреляции, $r$		
	6 БАП	НУК		с общей урожайностью	с товарной урожайностью	с ранней урожайностью
1	0,1	0,1	385,4	0,288	0,273	–0,173
2	0,1	1,0	544,0	0,106	0,095	–0,426
3	0,1	3,0	663,5	–0,148	–0,155	–0,415
4	0,1	5,0	638,7	–0,238	–0,253	–0,259
5	0,5	0,1	677,1	0,406	0,405	0,188
6	0,5	1,0	776,8	0,148	0,158	–0,227
7	0,5	3,0	852,2	0,745	0,760	0,130
8	0,5	5,0	935,5	0,131	0,087	–0,221
9	1,0	0,1	907,3	0,419	0,432	0,466
10	1,0	1,0	956,1	0,785	0,764	–0,043
11	1,0	3,0	865,9	0,288	0,325	0,264
12	1,0	5,0	872,7	0,176	0,150	0,029

Выявлены среды (10 и 7), на которых корреляции массы каллуса с общей и товарной урожайностью достаточно велики. Однако есть среды, на которых масса каллуса слабо связана с этими признаками или такая связь отсутствует. В связи с этим целесообразно оценивать типичность условий отбора *in vitro* по отношению к условиям *in vivo* с помощью сортов-тестеров, что позволит в некоторой степени решить проблему экологической направленности клеточной селекции.

3. Отсутствует универсальная среда для испытания генотипов разных видов по комплексу признаков. Нами [3, 17] изучены результаты сортоиспытания овощных культур на 6 сортоучастках республики (табл. 1.10).

Таблица 1.10. Коэффициент предсказуемости среды  $R_K$  для отбора сортов овощных культур (1982–1984 гг.)

Сортоучасток	Капуста		Томат		Огурец		Свекла		Морковь		Лук		Средний ранг
	$R_K$	ранг	$R_K$	ранг	$R_K$	ранг	$R_K$	ранг	$R_K$	ранг	$R_K$	ранг	
Столинский	0,077	4	0,018	4	0,030	5	0,049	2	0,149	1	–	–	3,2
Витебский	0,134	2	0,013	5	0,269	1	–0,004	5	–	–	–0,001	4	3,4
Гомельский	0,033	5	0,203	1	0,012	6	0,012	6	0,076	3	–	–	4,2
Гродненский	0,078	3	0,055	3	0,167	3	0,029	3	0,127	2	0,008	3	2,8
Минский	0,144	1	0,097	2	0,034	4	0,004	4	0,051	4	0,231	1	2,7
Могилевский	0,017	6	0,054	6	0,246	2	0,055	1	0,018	5	0,102	2	3,7
Среднее по республике	0,080	–	0,053	–	0,134	–	0,022	–	0,073	–	0,085	–	–

Усреднение коэффициентов предсказуемости сред по годам позволило выделить лучшие пункты испытания для каждой культуры. Проявлялась видовая специфика, о чем можно судить по рангам сортоучастков. Наиболее приемлемы для оценки всех культур сортоучастки, имеющие наименьший средний ранг.

4. Для контроля основных параметров сред (типичность, дифференцирующая и предсказующая способность), а также реализации принципа экологической целенаправленности селекции на конечную совокупность сред целесообразно использовать сорта-тестеры, ранее испытанные в Госсортосети [3, 17]. В специальных экспериментах установлено, что таких сортов должно быть не менее 3–4. Сорта-тестеры должны отличаться по продуктивности, реагировать на изменения условий среды (быть нестабильными), обладать различной реакцией на среду.

### 1.5.3. Экологическая организация селекционного процесса

Выявленные закономерности являются методической основой экологической организации селекционного процесса как средства повышения эффективности селекции. Экологическая организация селекционного процесса, по нашему мнению, должна быть основана на следующих принципах.

1. Создание идиотипа – модели сорта на основе анализа средовых и агротехнических условий будущей экониши (регион с конкретными почвенными и климатическими условиями; преобладающие вредители, патогены и сорняки; полезная биота, тип агротехники, уровень энерговклада). Определение генетической

структуры сорта (уровень гетерозиготности и гетерогенности), типов его взаимодействия с другими видами агробиоценоза (как полезными, так и вредными).

2. Выбор в генколлекции исходного материала, соответствующего поставленным задачам. Создание генетической изменчивости (гибридизация, мутагенез, трансгеноз).

3. Оценка продуктивности и экологической стабильности генотипов в селекционируемой популяции на различных этапах селекционного процесса, анализ взаимодействия генотипов с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами.

4. Создание единой стратегии сред на всех этапах селекции с ориентацией на конечные условия (эконишу сорта); оценка параметров фона (типичность, дифференцирующая и предсказующая способность) на каждом этапе; реализация принципа экологической целенаправленности.

5. Оптимизация малого и большого информационных каналов, устранение помех, связанных с взаимодействием «генотип × среда», использование единых сортов-индикаторов среды во всех совокупностях сред для оценки их типичности, коррекция интенсивности отбора в зависимости от типичности среды.

6. Использование механизмов естественного отбора в прямой (элиминация неприспособленных генотипов) и косвенной (смена рангов генотипов в популяции) форме, совпадение действия естественного и искусственного отбора.

7. Поддержание адаптивного потенциала сорта в процессе семеноводства в результате правильного выбора условий репродукции и сохранения оптимальной структуры сортовой популяции.

Таким образом, создание сорта как основы высокопродуктивного и устойчивого агробиоценоза предполагает обязательную оценку реакции генотипов сорта на абиотические, биотические и антропогенные факторы и отбор высокопродуктивных и экологически стабильных сортов, обеспечивающих получение экологически безопасной продукции при использовании природоохранных технологий.

## **1.6. Селекция энергетически эффективных сортов**

Сельское хозяйство является важным потребителем невозобновимой энергии, поэтому энергетический анализ эффективности агроэкосистем получает все большее распространение. Его достоинство в универсальности, что позволяет сопоставить эффективность любых элементов технологии. В процессе эволюции в соответствии с законом максимизации энергии [31] выживали те биологические системы, которые наилучшим образом способствовали поступлению и использованию энергии. В литературе мало сведений об изменениях энергетической эффективности растительных организмов в процессе селекции. Если учесть, что селекция от эволюции отличается прежде всего преобладанием движущей формы над стабилизирующей, можно предположить, что в процессе селекции повышается способность усваивать энергию, вносимую в агроценоз человеком, и увеличиваются затраты энергии, связанной с реакцией растений на абиотические и биотические стрессы.



С каждым годом энергетические затраты в сельскохозяйственном производстве имеют тенденцию к возрастанию. Общеизвестен закон снижения энергетической эффективности природопользования: с ходом исторического времени при получении из природных систем полезной продукции на ее единицу в среднем затрачивается все больше энергии [32]. По мнению автора, с начала XX в. количество энергии, затрачиваемое на 1 единицу сельскохозяйственной продукции, в развитых странах возросло в 8–10 раз.

Повышение энергетических затрат сопровождается загрязнением окружающей среды пестицидами, нефтепродуктами и другими поллютантами. В связи с этим весьма важно выявить роль сорта как биологической системы по переработке энергии и возможности экономии энергозатрат в процессе совершенствования этой системы селекционным путем.

В энергетическом анализе сельского хозяйства различают приход энергии (input) – солнечную радиацию, топливо, удобрения, гербициды и др. – и расход энергии (output), аккумулированный в полученных продуктах растениеводства. Проведен энергетический анализ различных агроэкосистем [7]. Установлено, что эффективность использования энергии, выраженная как отношение расход/приход, падает при увеличении энергозатрат (input).

В отличие от естественных экосистем, где единственным источником энергии является энергия солнца, агроценозы используют техногенную энергию, доля которой от всей энергии, аккумулированной в урожае, составляет 5–10% [33]. Наибольший удельный вес антропогенной энергии (17–19%) – в защищенном грунте как объекте наиболее интенсивного растениеводства [34].

Для повышения энергетической эффективности возделывания культуры необходимо максимизировать выход энергии с продукцией и минимизировать энергетические затраты на ее производство. При этом важно учитывать межвидовые (межсортные) различия растений по накоплению энергии в урожае. В. И. Кривченко и др. [35] классифицировали растительный генофонд по содержанию энергии в единице хозяйственно ценной части продукции. Наименьшей энергетической эффективностью обладают овощные культуры, наибольшей – зерновые и зернобобовые. В. В. Коринец, Л. Н. Попова, В. И. Попов [36] считают, что такой системно-энергетический подход можно применить в селекции растений. При этом следует учитывать разницу между сортами в энергонакоплении. Сорт является преобразователем солнечной и антропогенной энергии, от него зависят дозы удобрений и пестицидов, затраты топлива при обработке почвы, уборке, переработке и хранении продуктов питания. Одними из первых задачу создания энергоэффективных сортов поставили M. Dambroth, N. E. Bassam [37].

Важным является четкое определение понятия «энергетически эффективный сорт». На наш взгляд, это понятие достаточно широкое и отражает эффективность использования энергии на любом уровне энергозатрат, а не только отзывчивость на дополнительную антропогенную энергию при интенсивной технологии. Учитывая, что уровни энергозатрат в технологию (input) могут сильно отличаться, таким сортом можно считать сорт, обеспечивающий наибольший урожай экологически безопасной продукции при приемлемых экономических



показателях на определенном уровне энерговклада в конкретных почвенно-климатических условиях. Принципиальным является вопрос, можно ли создать универсальный сорт для различных уровней энерговклада в технологию. В ряде работ [11, 38] показана принципиальная невозможность такого подхода к селекции в результате «кроссового взаимодействия генотипа и среды» – лучшие сорта в худших условиях могут оказаться худшими в лучших условиях. Именно поэтому в селекционной литературе возникли термины «сорт низкого вклада – low input variety» и «сорт высокого вклада – high input variety».

Понятие «low input variety» впервые ввели в научную литературу M. Dambroth, N. E. Bassam [37]. Они пришли к выводу, что целью селекции должны быть эффективные сорта, подходящие для данных экологических условий с повышенной стабильностью урожая, а не сорта, обеспечивающие высокий урожай независимо от уровня энерговклада. При этом важными являются три аспекта: получение сортов с высокой эффективностью использования локальных условий роста (свет, питательные вещества, вода), устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам; сохранение почвы от эрозии и засоления; низкий вклад антропогенной энергии.

Концепция «low/high input variety» прочно вошла в научную литературу и обсуждалась на Генеральном конгрессе Европейской ассоциации исследователей в области селекции растений EUCARPIA в Финляндии в 1995 г.

Каковы пути развития энергоэффективности современных сортов? Ответ на этот вопрос вытекает из реальной структуры энергозатрат на возделывание сельскохозяйственных культур. Основным энергетическим источником в агроценозах является световая энергия. Более 90% органического вещества растения создается в процессе фотосинтеза [39]. На практике растения усваивают не более 1% фотосинтетически активной радиации [40]. Установлено, что селекция растений в большинстве случаев не затронула самого фотосинтетического аппарата, но шла по пути увеличения до определенных пределов ассимиляционного аппарата, повышения коэффициентов индекса урожайности, короткостебельности, более рационального распределения ассимилятов в запасующие органы (взаимосвязь source – sink) [41].

Важными признаками, обеспечивающими повышение фотосинтетической продуктивности, являются: оптимизация архитектоники растения (эректоидный тип листа имеет преимущества), продолжительность сохранения листовой поверхности растения, удлинение периода налива зерна, биологический урожай в расчете на один день вегетации и др. [37, 39, 42].

Эффективность аттракции накопленных ассимилятов может быть отражена индексом урожайности (harvest index). По мнению А. А. Жученко [12], этот показатель у многих культур достиг своего предела (50–80%). Одним из способов повышения индекса урожайности является использование короткостебельных форм.

В условиях защищенного грунта недостаток света может быть лимитирующим фактором в зимний период. Голландские селекционеры более 20 лет проводят направленную селекцию томата, огурца, редиса, салата, цветочных культур на устойчивость к пониженной освещенности, используя классические методы гетерозисной селекции [43].

Важнейшим энергетическим вкладом в технологию является внесение удобрений. Эффективность их использования зависит от видовых и сортовых особенностей растений и находится под генетическим контролем. По мнению M. Dambroth, N. E. Bassam [37], **около 30% генома растения вовлечено в рост и развитие корней**. Основой селекции агрохимически эффективных сортов является генетика минерального питания [44–46]. Э. Л. Климашевским [45] сформулированы основные задачи генетики минерального питания: изучение генофонда растений с целью поиска доноров эффективного использования элементов питания; познание наследования и изменчивости признаков минерального питания, их корреляционных связей с другими признаками; генетический анализ признаков корневых систем, их способности к эффективному поглощению элементов питания, поиск косвенных признаков и экспресс-методов для отбора; создание моделей агрохимически эффективных сортов для конкретных регионов. Автором установлено, что коэффициент использования удобрений для различных сортов сельскохозяйственных растений изменяется в 2,5–3 раза и более, что создает предпосылки для эффективного отбора в этом направлении.

О. И. Гамзикова [46] считает возможным выделить как минимум два типа агрохимически эффективных сортов: I – для **низких уровней доступных элементов питания в почве**; II – для оптимальных и (или) высоких фонов питания.

Одним из направлений создания агрохимически эффективных сортов является эдафическая селекция, задача которой – получение генотипов, специфически приспособленных к неблагоприятным почвенным условиям (устойчивых к повышенной кислотности и засолению, ионам железа, алюминия, марганца, свинца, кадмия, ртути и др.). А. А. Жученко [12] приводит ряд примеров успешной селекции зерновых культур на устойчивость к кислым почвам.

Важным энергетическим фактором жизнедеятельности растений является тепло. Проблема создания сортов, эффективно использующих тепловую энергию, актуальна как в защищенном, так и в открытом грунте. В первом случае получение энергоэффективных сортов позволит уменьшить расход топлива, а также применять более дешевые сооружения с нестабильными температурными условиями. Такого рода селекция успешно ведется голландскими селекционерами более 30 лет по огурцу, томату, розам, салату и другим культурам. Во втором случае (открытый грунт) применение сортов, эффективно использующих тепло, позволит значительно расширить ареал возделывания культуры (сорта) путем продвижения в районы с неоптимальным температурным режимом («осеверение» по Жученко) [12, 47].

Генетическая природа изменчивости по морозо- и холодостойкости достаточно хорошо изучена [1, 2, 12, 47, 48]. Показано, что эти признаки наследуются, как правило, как количественные. Устойчивость к отрицательным и положительным температурам может находиться под собственным генетическим контролем. Рядом авторов выявлена возможность отбора генотипов по признакам холодостойкости на ранних этапах онтогенеза, в культуре *in vitro*, методами гаметной и зиготной селекции, а также генетической инженерии.

Важным направлением создания энергетически эффективных сортов является эффективность использования воды, что особенно актуально в связи с потеплением климата и участвовавшими засухами, в том числе в Беларуси. Для се-

лекционера важны два основных направления улучшения сортов: создание генотипов, эффективно использующих влагу при орошении, и генотипов, устойчивых к избытку и/или недостатку влаги в богарных условиях. Орошение как фактор интенсификации требует определенного морфотипа растений: карликовые и полукарликовые формы с крупным хорошо озерненным колосом и высокой устойчивостью к болезням, отзывчивые на удобрения, устойчивые к полеганию и приспособленные к механизированной уборке. Имеются положительные результаты селекции растений на отзывчивость к орошению [49–50], а также устойчивость к засухе [2, 12, 51].

За последние годы в странах Западной Европы и США сформировалось новое направление ведения сельского хозяйства – биологическое, или альтернативное, земледелие. Основные цели биологического земледелия сформулированы Г. Кантом [52]: экономия энергии, активизация круговоротов веществ, улучшение качества продукции, защита окружающей среды и повышение плодородия почв. Биологическое земледелие основано на следующих принципах [53]: преимущественное использование органических удобрений и биологического азота в результате азотфиксации бобовыми растениями; использование севооборота и поверхностной обработки почв; отказ от применения синтетических пестицидов, использование интегрированной защиты растений; снижение энергозатрат в 2–3 раза; оптимальный баланс питательных веществ; контроль за качеством продукции. Как правило, продукция биологического земледелия используется для детского и диетического питания и реализуется по цене выше на 40–100% и более. Урожай на таких фермах снижается в 1,4–1,8 раза в зависимости от культуры, такую продукцию обычно называют экологически чистой.

Возникает вопрос, могут ли интенсивные или полунтенсивные сорта растений с успехом выращиваться по технологии биологического земледелия или необходимо специальное направление селекционной работы с целью получения сортов, пригодных для таких технологий. На наш взгляд, такое направление селекции вполне оправдано в связи со спецификой агротехники и требований к возделываемым сортам. Существуют признаки растений у обычных сортов, нежелательные для системы биологического земледелия, и признаки сортов для биологического земледелия, нежелательные для обычных (интенсивных) технологий. Сорта для биологического земледелия должны отличаться способностью эффективно использовать естественные ресурсы среды (**low input variety**), обеспечивать экологически стабильный урожай за счет комплексной устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам, отличаться высоким содержанием питательных веществ. Особый интерес будут представлять признаки, позволяющие преодолеть «узкие места» биологического земледелия: возможный отрицательный баланс накопления в почве фосфора, калия, микроэлементов, а также трудности борьбы с сорняками. В связи с этим преимущество будут иметь длинностебельные генотипы, способные угнетать сорняки и эффективно использовать дефицитные питательные вещества.

В течение последних лет ведется активная дискуссия о специальных селекционных программах для биологического земледелия [54]. Европейская ассоциация исследователей в области селекции растений EUCARPIA создала в 2004 г. рабочую группу по селекции для органического земледелия.

Наиболее четко сформулировала эти новые подходы Международная федерация движения за органическое сельское хозяйство IFOAM. Предлагается создавать и сертифицировать специальные селекционные программы для создания сортов для биологического земледелия на основе следующих критериев: методы селекции должны быть нацелены на получение фертильных сортов, адаптированных к органическому земледелию, генетически разнообразных; должна быть обеспечена возможность контроля методов селекции и образцов. Предлагается ограничить применение методов селекции, исключив создание генетически модифицированных организмов, применение радиационного мутагенеза, культуры пыльников и микроспор, гибридов на основе ЦМС без генов – восстановителей фертильности, слияния протопластов. Могут использоваться гибриды и ДНК-маркеры.

Предлагается использовать селекционные программы с участием фермеров для улучшения адаптации к местным условиям, сохранения генетического разнообразия и децентрализации селекции. Очевидна целесообразность испытания перспективных образцов в условиях биологического земледелия.

А. В. Кильчевским, О. Г. Бабак [55, 56], A. Kilchevsky, O. Babak [57], О. Г. Бабак [58] проведен генетический анализ признаков энергоэффективности томата в диаллельных скрещиваниях, включающих 7 образцов и 21 гибрид между ними. Родители и гибриды томата испытывались на двух фонах минерального питания: контрольном (без внесения удобрений) и удобренном:  $N_{60}(P_2O_5)_{120}(K_2O)_{120}$ .

Изучались следующие параметры эффективности энергоресурсов (табл. 1.11).

Параметры стабильности генотипов  $b_i$ ,  $S_{gi}$ , СЦГ рассчитывали по методике А. В. Кильчевского, Л. В. Хотылевой (см. главу 2).

Установлен характер наследования признаков эффективности использования удобрений ( $I_3$ ,  $K_3$ ,  $A_3$ ) (табл. 1.12).

Таблица 1.11. Параметры оценки эффективности использования энергоресурсов

Параметр	Символ параметра	Формула расчета параметра
Индекс эффективности использования удобрений	$I_3$	$I_3 = Y/Y_0$ $Y'$ – урожай образца на удобренном фоне; $Y_0$ – урожай образца на контрольном фоне
Агрономическая эффективность	$A_3$	$A_3 = (Y'_c - Y_{0c})/N_y$ $Y'_c - Y_{0c}$ – разности урожая на удобренном и контрольном агрофонах; $N_y$ – количество используемых удобрений
Коэффициент эффективности урожая	$K_3$	$K_3 = (Y_0/\hat{y}_0) \times (Y'/\hat{y}')$ $\hat{y}_0$ – экспериментальный средний урожай на контрольном фоне; $\hat{y}'$ – экспериментальный средний урожай на удобренном фоне
Биоэнергетический коэффициент энергоотдачи	$K_{БЭ}$	$K_{БЭ} = E_y/E_{NPK}$ $E_y$ – энергосодержание полученного урожая; $E_{NPK}$ – энергоёмкость удобрений
Энергетическая эффективность фактора среды	$\mathcal{E}_{3Ф}$	$\mathcal{E}_{3Ф} = \Delta E_y/E_{NPK}$ $\Delta E_y$ – энергосодержание прибавки урожая; $E_{NPK}$ – энергоёмкость удобрений

Параметр	Символ параметра	Формула расчета параметра
Чистая продуктивность фотосинтеза	ЧПФ	$ЧПФ = (M_2 - M_1) / 1/2n(L_2 + L_1)$ $M_1$ и $M_2$ – сухая биомасса растений в начале и конце учетного периода; $L_1$ и $L_2$ – ПЛП* растений в начале и конце учетного периода; $n$ – число дней учетного периода
Удельная листовая поверхность растения	УЛПР	$УЛПР = 0,5 (L_2 + L_1) / 0,5(M_2 + M_1)$ $M_1$ и $M_2$ – сухая биомасса растения в начале и конце учетного периода; $L_1$ и $L_2$ – ПЛП* растений в начале и конце учетного периода
Относительная скорость роста	ОСР	$ОСР = (M_2 - M_1) / 0,5n (M_2 + M_1)$ $M_1$ и $M_2$ – сухая биомасса растений в начале и конце учетного периода; $n$ – число дней учетного периода
Хозяйственный коэффициент	$K_{ХОЗ}$	$K_{ХОЗ} = Y_T / Y_O + ((BM_{И} + BM_{А}) / 2)$ $Y_T$ – товарный урожай плодов; $Y_O$ – общий урожай плодов; $BM_{И} + BM_{А}$ – сумма значений вегетативной массы в июле и августе

\* Площадь листовой поверхности.

Таблица 1.12. Особенности проявления степени доминирования  $H_p$  у томата по признакам эффективности использования удобрений

Признак	Год	Количество гибридов, %					
		общая урожайность			товарная урожайность		
		$H_p < -1$	$-1 \leq H_p \leq 1$	$H_p > 1$	$H_p < -1$	$-1 \leq H_p \leq 1$	$H_p > 1$
Индекс эффективности использования удобрений, $I_{\Sigma}$	1994	19	52	29	38	33	28
	1995	43	24	33	52	28	19
	1996	62	14	24	52	28	19
	в среднем	33	52	14	48	19	33
Коэффициент эффективности урожая, $K_{\Sigma}$	1994	14	43	43	19	48	33
	1995	0	33	67	14	48	38
	1996	10	33	57	14	43	43
	в среднем	5	43	52	5	57	38
Агрономическая эффективность использования удобрений, $A_{\Sigma}$	1994	33	24	43	38	19	43
	1995	38	43	19	38	33	29
	1996	43	10	48	33	24	43
	в среднем	24	43	33	33	38	29

Основной тип наследования  $I_{\Sigma}$  у гибридов томата – отрицательное сверхдоминирование и неполное доминирование, что говорит о разнонаправленности эффекта гетерозиса по отзывчивости на дополнительное внесение элементов питания и эффекта гетерозиса по товарной и общей урожайности. Вероятно, причиной этого является более сильное проявление эффекта гетерозиса на неудобренном фоне в сравнении с проявлением этого эффекта на фоне с внесением удобрений.

Таблица 1.13. Средние значения признаков (по двум фонам) у лучших форм томата по товарной урожайности

Название генотипа	Товарная урожайность	Общая урожайность	Ранняя урожайность	ОСР мг/г	ЧПФ г/м <sup>2</sup>	УЛПР см <sup>2</sup> /г	К <sub>ХОЗ</sub>	l, ту	К <sub>3</sub> ту	A <sub>3</sub> ту	КБЭ	Ээф	S <sub>gt</sub>	b <sub>l</sub>	СЦГ
<i>Удобрённый агрофон</i>															
Талалихин	819,0	1172,4	33,9	23,8	10,63	21,88	0,35	2,03	1,27	105,0	5,34	2,97	36,3	1,00	396,8
Талалихин × А 39	760,0	1071,4	127,2	25,5	12,26	19,82	0,48	3,18	1,09	106,2	5,08	3,0	51,7	1,22	238,2
Доходный × Radek	748,4	1025,5	46,3	23,9	10,98	22,0	0,40	2,84	1,07	107,6	5,04	3,04	51,1	1,36	263,6
Линия 7 × Radek	774,9	1197,0	77,3	24,7	12,37	20,33	0,43	2,97	1,13	91,4	4,94	2,58	42,8	1,18	361,5
Талалихин × Доходный	779,4	1153,3	85,1	24,9	11,74	20,79	0,45	2,38	1,26	88,2	4,91	2,49	37,3	1,04	410,7
Среднее	776,3	1123,9	73,96	24,6	11,6	21,0	0,42	2,68	1,16	99,7	5,06	2,88	43,8	1,16	334,2
<i>Неудобрённый агрофон</i>															
Талалихин Povarek	745,7	1191,4	86,7	24,6	12,65	19,66	0,42	1,62	1,21	34,3	3,99	0,97	34,6	1,03	452,1
Доходный × Линия 7	825,9	1131,5	100,3	23,4	11,92	19,35	0,5	1,91	1,42	69,3	4,87	1,96	34,1	1,04	468,4
Талалихин × Radek	761,4	1167,4	37,0	24,8	11,37	21,22	0,36	1,44	1,21	34,3	4,28	1,39	38,8	0,90	372,6
Линия 7 × Povarek	780,5	1093,3	93,4	26,3	13,69	18,79	0,46	2,18	1,25	71,3	4,78	2,02	34,0	0,96	443,4
Povarek × Radek	683,8	1065,1	43,2	23,9	11,0	19,51	0,41	1,59	1,06	53,7	3,98	1,52	23,3	0,67	493,1
Среднее	759,5	1129,7	72,1	24,6	12,1	19,71	0,43	1,75	1,23	52,6	4,38	1,57	33,0	0,92	445,9

Таблица 1.14. Средние значения признаков (по двум фонам) у пяти лучших форм томата по общей урожайности

Название генотипа	Общая урожайность	Товарная урожайность	Ранняя урожайность	ОСР мг/г	ЧПФ г/м <sup>2</sup>	УЛПР см <sup>2</sup> /г	К <sub>ХОЗ</sub>	I <sub>3</sub>	K <sub>3</sub>	A <sub>3</sub>	K <sub>БЭ</sub>	Э <sub>ЭФ</sub>	S <sub>gt</sub>	b <sub>i</sub>	СЦГ
<i>Удобренный агрофон</i>															
Талалихин	1172,4	819,0	33,9	23,75	10,63	21,88	0,35	1,45	1,36	86,0	6,73	2,43	16,40	0,84	627,4
Талалихин × Доходный	1153,3	779,4	85,1	24,85	11,74	20,79	0,45	1,51	1,21	65,9	6,08	1,86	23,9	1,17	512,9
Линия 7 × Radek	1197,0	774,9	77,3	24,73	12,37	20,33	0,43	1,22	1,45	69,0	6,61	1,95	15,94	0,96	800,4
Талалихин × Povarek	1191,4	745,7	86,7	24,55	12,65	19,66	0,42	1,34	1,45	61,8	6,48	1,74	21,16	1,16	587,1
Талалихин × А 39	1071,4	760,0	127,2	25,5	12,26	19,82	0,48	1,56	1,10	96,3	6,40	2,72	24,49	1,22	460,9
Среднее	1157,1	775,8	82,04	24,68	11,93	20,5	0,43	1,42	1,31	75,8	6,46	2,14	20,38	1,07	597,7
<i>Неудобренный агрофон</i>															
Талалихин × Radek	1167,4	761,4	37,0	24,78	11,37	21,22	0,39	1,27	1,40	49,3	6,19	1,39	11,88	0,64	820,4
Талалихин × Povarek	1191,4	745,7	86,7	24,55	12,65	19,66	0,42	1,34	1,45	61,8	6,48	1,74	21,16	1,16	587,1
Линия 7 × Radek	1197,0	774,9	77,3	24,73	12,37	20,33	0,43	1,22	1,45	69,0	6,61	1,95	15,94	0,96	800,4
Доходный × Линия 7	1131,5	825,9	100,3	23,35	11,92	19,35	0,50	1,26	1,31	55,8	6,11	1,58	18,05	1,0	660,6
Талалихин	1172,4	819,0	33,9	23,75	10,63	21,88	0,35	1,45	1,36	86,0	6,73	2,43	16,40	0,84	627,4
Среднее	1171,9	785,4	67,04	24,23	11,79	20,49	0,42	1,31	1,39	64,4	6,42	1,82	16,69	0,92	687,2



Основной этап наследования коэффициента эффективности урожая у гибридов томата – неполное доминирование и положительный гетерозис, что совпадает с проявлением доминирования по товарной и общей урожайности.

Среди изученных показателей, характеризующих эффективность усвоения элементов минерального питания, особое место занимает коэффициент эффективности урожая. Отбор по данному признаку позволяет сочетать селекцию на урожайность и эффективность использования удобрений на различных агрофонах (табл. 1.13, 1.14).

Образцы, имеющие высокое значение коэффициента эффективности, можно отнести к универсальным, возделывание которых эффективно при различных уровнях антропоических затрат. Так как в наследовании данного показателя преобладает сверхдоминирование в сторону увеличения признака и неполное доминирование, гибридизация является эффективным методом создания агрохимически универсальных форм [58].

Для анализа динамики признаков энергоэффективности нами был проведен анализ средних значений изучаемых признаков по двум фонам у пяти лучших форм томата по товарной и общей урожайности на двух агрофонах. Выявленные особенности отбора лучших форм в различных агрохимических условиях наглядно представлены на рис. 1.4.

Ось абсцисс отражает возрастание плодородия фона для отбора, ось ординат – величину изучаемых признаков. Линия А показывает характер изменения признаков использования удобрений ( $I_{\Sigma}$ ,  $A_{\Sigma}$ ,  $K_{БЭ}$ ,  $\Sigma_{ЭФ}$ ), линия Б – признаков, характеризующих эффективность накопления и распределения ассимилятов (ИПФ, УЛПР, ОСР,  $K_{ХОЗ}$ ), линия В – реакцию генотипов на различные агрохимические условия ( $K_{\Sigma}$ ), селекционную ценность генотипа (СЦГ), стабильность урожая ( $S_{gi}$ ,  $b_i$ ).

Отбор урожайных форм на различных агрофонах дифференцирует изучаемый материал по эффективности использования удобрений и стабильности урожая. Образцы с максимальной урожайностью на высокоплодородном фоне одновременно имеют высокие отзывчивость на дополнительное внесение элементов минерального питания, агрономическую эффективность и окупаемость энергетических вложений. При этом существует риск потери стабильности урожая у таких форм. Отбор лучших по урожайности форм в условиях низкой обеспеченности элементами минерального питания одновременно ведет к выделению

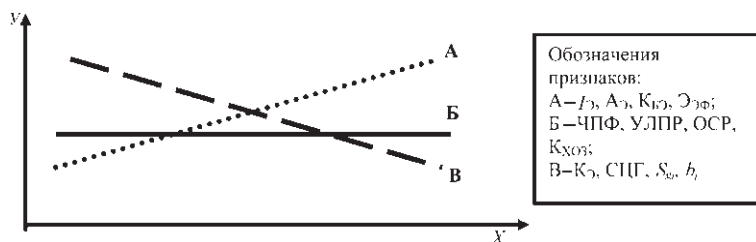


Рис. 1.4. Особенности проявления параметров эффективности использования энергоресурсов и экологической стабильности при отборе высокоурожайных форм на различных агрофонах (X – доза минеральных удобрений, Y – величина изучаемых признаков)

более стабильных по продуктивности форм, к повышению их универсальности по отношению к различным уровням минерального питания. Подтверждены правила J. L. Jinks и H. S. Pooni [59] о влиянии условий отбора и его направления на экологическую стабильность генотипа [58].

## **1.7. Селекция на минимальное накопление поллютантов**

### **1.7.1. Химический состав растений как объект селекции**

Н. И. Вавилов в классической работе «Селекция как наука» указывал на возможность селекции растений по признакам химического состава [60]. Его коллеги сотрудники ВИР Н. Н. Иванов [61], Н. А. Базилевская [62] обосновали задачи селекции на химический состав растений, придя к выводам, что

- 1) каждое химическое соединение наследуется независимо от других;
- 2) при скрещивании химические признаки обнаруживают в  $F_1$  доминантность или промежуточное наследование;

- 3) в  $F_1$  нередко выявляется гетерозис по содержанию химического вещества.

При этом речь шла главным образом о повышении содержания полезных компонентов растениеводческой продукции (жиры, белки, углеводы, витамины и др.) и в отдельных случаях – снижении нежелательных веществ (алкалоиды у люпина, горечь огурцов и др.).

Однако в последние десятилетия в связи с загрязнением агроландшафта различными поллютантами (радионуклиды, пестициды, нитраты, тяжелые металлы и др.) проблема качества продукции предстала в ином ракурсе. Вся высокая пищевая ценность любого сельскохозяйственного продукта может быть сведена к нулю наличием в нем концентрации токсичных веществ, превышающей гигиенические нормы. Процесс накопления поллютантов в сельскохозяйственной продукции зависит от трех основных факторов: генетического (особенности культуры и сорта, определяющие поступление, транспорт, накопление и детоксикацию поллютантов); средового (близость расположения источника поллютанта и интенсивность загрязнения, абиотические и биотические факторы среды, влияние рельефа местности на распространение загрязнения и др.); агротехнического (дозы и сроки вносимых удобрений и пестицидов, регулирование поступления поллютантов в растения из почвы агротехническими приемами и др.) [3].

Наиболее радикальным и дешевым путем снижения накопления поллютантов в продукции является селекционный [3]. Этот путь возможен при выявлении внутривидовой изменчивости генотипов по накоплению поллютантов, определении их генетической детерминации, выделении доноров с минимальным накоплением поллютантов, разработке стратегии селекции по этим признакам, поиске простых и эффективных методов экспресс-оценки содержания поллютантов, в том числе и по косвенным признакам. Создание сортов растений с минимальным накоплением поллютантов позволит решить одну из важнейших задач современного растениеводства – проблему получения продукции, обладающей высоким и экологически безопасным качеством.

### 1.7.2. Внутривидовая изменчивость растений по накоплению поллютантов

Изменчивость между видами по накоплению поллютантов общепризнана и считается одним из важных резервов уменьшения их аккумуляции в сельскохозяйственной продукции. Между тем потенциал внутривидовой изменчивости обычно недооценивается, хотя в литературе накопилось достаточно много информации о различиях между сортами растений по накоплению нитратов [3, 63–73], тяжелых металлов [3, 71, 74–82], радионуклидов [3, 71, 83–91].

Размах внутривидовой изменчивости достаточно велик и оценивается по различным данным в 2–5 и более раз. Следует отметить, что дифференциация генотипов во многом зависит от характера загрязнения агроландшафта (почвенный, воздушный, комбинированный) и продуктивного органа, употребляемого в пищу. При почвенном характере загрязнения в соответствии с общебиологической закономерностью происходит изменение накопления поллютантов в цепи почва→корень→стебель→лист→плод→семя. При воздушном загрязнении эта цепь становится более короткой, что способствует сильной дифференциации генотипов, особенно у культур, продуктивным органом которых является надземная часть растения. А. В. Кильчевским, Л. В. Хотылевой [3] установлены большие различия в накоплении кадмия и свинца сортами томата при почвенном и воздушном загрязнении. Показана более высокая дифференциация генотипов при воздушном характере загрязнения. Этому фону следует отдать предпочтение при выборе исходного материала в селекции на минимальное накопление тяжелых металлов. Л. Г. Коготько [73] установила большую дифференцирующую способность повышенного агрофона минимального питания для отбора генотипов томата по содержанию нитратов. В. А. Ушаков [82] выявил, что дифференцирующая способность среды по накоплению кадмия и свинца в сортах шпината при повышении концентрации поллютантов в почве возрастает в 1,5–2 раза. Автором показана высокая информативность фона «воздушное загрязнение» в селекции на минимальное накопление кадмия и свинца сортами салата. А. В. Крук [91] выявил влияние года на дифференциацию генотипов овощных культур по накоплению цезия и стронция.

Накопление поллютантов связано с рядом морфологических и физиологических особенностей растений: специфика минерального питания, длительность вегетационного периода, распределение корневой системы в почве, различия в габитусе и продуктивности и др. Накопление нитратов может быть связано с генетически детерминированным уровнем активности нитратредуктазы. Толерантность к тяжелым металлам обусловлена рядом физиологических механизмов, среди которых наиболее важными являются образование сложных соединений с органическими веществами (органические и аминокислоты, гликозиды), накопление в вакуолях, удаление через клеточную стенку.

А. I. Baker [цит. по 3] выделил три типа реакции растений на увеличение концентрации металлов в почве (рис. 1.5): А. аккумуляторы – аккумулируют металлы в надземной части растений при высоком или низком содержании их в почве;

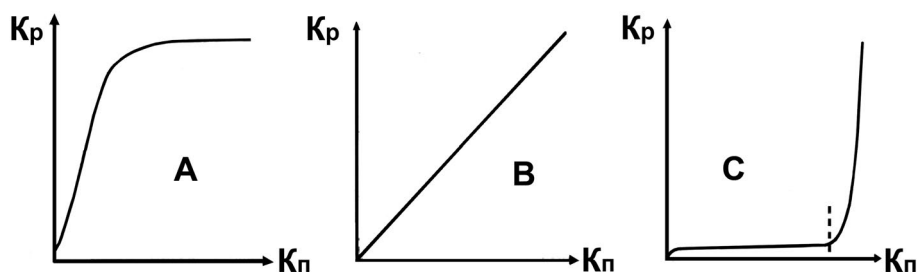


Рис. 1.5. Типы реакции на увеличение концентрации металлов в почве;  $K_p$  – концентрация металлов в надземной части растения;  $K_n$  – концентрация металлов в почве

В. индикаторы – растения, у которых концентрация веществ в надземной части прямо связана с их концентрацией в почве; С. эксклюдеры – растения, у которых концентрация металлов в побегах поддерживается постоянной и низкой в широком ранге почвенных концентраций до критического значения их в почве.

Нами изучена внутривидовая изменчивость по накоплению поллютантов у овощных культур. Для исследования накопления нитратов использовалась диаллельная схема между 8 генотипами томата в течение двух лет на двух фонах минерального питания (контрольном и повышенном). На контрольном фоне удобрения вносились на планируемую урожайность 400 ц/га, на фоне повышенного плодородия – на планируемую урожайность 600 ц/га. Изучались следующие генотипы: Талалихин 186 (1), Доходный (2), П-7 (3), Beta (4), Sub-arctic mini (5), Лияния 7 (6), *L. pimpinellifolium* (7), Torosa (8), а также диаллельные гибриды между ними (табл. 1.15, 1.16).

Таблица 1.15. Общая и специфическая комбинационная способность по содержанию нитратов в плодах томата на контрольном фоне минерального питания, мг/кг

№ генотипа	Номер генотипа								Эффект ОКС	Варианса СКС	
	1	2	3	4	5	6	7	8			
1991 г.											
1	15,7	20,4	22,3	14,2	28,0	28,0	19,2	12,8	-2,4	0	
2		21,1	24,1	26,1	19,1	22,2	21,8	16,0	-0,7	0	
3			19,2	21,9	27,9	55,0	18,5	15,8	2,4	75,9	
4				34,6	25,1	16,0	15,7	27,0	1,5	33,2	
5					22,3	22,1	15,4	19,8	1,0	0	
6							37,5	18,9	20,4	5,8	105,1
7								18,6	16,4	-3,7	0
8									16,1	-3,9	0
1992 г.											
1	18,5	16,2	14,5	15,7	13,5	37,5	18,5	27,2	2,4	42,0	
2		23,2	15,0	12,3	15,8	33,5	16,3	18,3	1,8	17,9	
3			17,7	15,2	21,5	14,2	18,5	17,3	-0,5	12,5	
4				17,2	13,8	13,5	13,8	19,3	-1,8	5,8	
5						14,7	15,7	11,8	12,7	-2,2	3,1
6							24,8	16,2	14,2	3,8	53,9
7								12,7	10,0	-2,6	0
8									13,7	-1,0	13,2

**Таблица 1.16. Общая и специфическая комбинационная способность по содержанию нитратов в плодах томата на повышенном фоне минерального питания, мг/кг**

№ генотипа	Номер генотипа								Эффект ОКС	Варианса СКС	
	1	2	3	4	5	6	7	8			
1991 г.											
1	22,9	27,4	35,6	17,4	19,7	23,3	15,5	17,7	−4,2	21,2	
2		24,6	19,3	16,4	31,1	39,0	19,5	14,7	−2,8	50,4	
3			24,9	29,5	25,5	69,4	19,5	33,9	3,8	173,4	
4				113,3	22,0	31,8	16,1	16,3	13,2	751,9	
5					27,4	25,5	18,5	23,3	−2,4	6,6	
6							40,6	17,0	23,3	6,6	155,7
7								24,2	18,6	−7,1	25,0
8									13,5	−7,0	11,8
1992 г.											
1	32,7	30,3	35,7	20,3	32,3	26,8	15,3	10,0	0,3	39,9	
2		25,3	18,5	21,0	18,5	55,3	14,5	24,3	0	89,7	
3			29,2	27,8	25,8	50,7	17,7	22,8	2,4	40,5	
4				49,2	27,7	25,0	18,8	20,0	2,6	75,9	
5					31,0	34,7	16,7	26,8	1,1	11,2	
6						37,8	19,8	29,5	8,4	116,1	
7							14,8	13,7	−8,7	2,3	
8									11,3	−6,3	13,0

Различия в накоплении нитратов между родительскими и гибридными формами составили на контрольном фоне 3,8–4,3 раза, на повышенном – 5,5–8,3 раза. Важно отметить, что генотипы различались не только по уровню накопления, но и по норме реакции на изменения условий среды от абсолютно стабильных до отзывчивых на агрофон. Среднее значение признака и параметры стабильности были относительно независимы [3, 70, 71, 73].

Внутривидовую изменчивость по накоплению тяжелых металлов (кадмий, свинец) исследовали в коллекции из 19 генотипов томата, а также используя диаллельную схему между 7 генотипами без реципрокных скрещиваний. Исследовались следующие генотипы: Талахихин 186 (1), Доходный (2), Линия 7 (3), Спринт (4), Опус (5), Поварек (6), Радек (7). Были созданы фоны воздушного загрязнения растений при дозе внесения 0,25 ПДК от массы почвы под растением.

Различия по генотипам в коллекционном питомнике составили по накоплению свинца 5,7–11,5 раза, кадмия 8,7–50,3 раза (табл. 1.17).

В диаллельных скрещиваниях изменчивость по накоплению свинца колебалась от 7,0 до 14,1 раза, по накоплению кадмия – от 12,8 до 15,5 раза (табл. 1.18). Также отмечена генотипическая специфика в норме реакции по изучаемым признакам [3, 71, 77–81].

Внутривидовую изменчивость по накоплению радионуклидов исследовали на 4 овощных культурах (томат, капуста, морковь, лук) в Брагинском районе Гомельской области при плотности загрязнения  $^{137}\text{Cs}$  10 Ку/км<sup>2</sup>,  $^{90}\text{Sr}$  – 1 Ку/км<sup>2</sup>. Объектами служили 5 сортов каждой культуры. Межсортовые различия по накоплению  $^{137}\text{Cs}$  составили у томата – 3,1; капусты – 3,3; моркови – 3; лука – 0,8 раза; по накоплению  $^{90}\text{Sr}$  – у томата – 1,8; капусты – 2,6; моркови – 1,5; лука – 2,3 раза (табл. 1.19, 1.20).

**Таблица 1.17. Содержание тяжелых металлов в плодах томата (мг/кг продукции)  
в коллекционном питомнике, 1995–1996 гг.**

Форма	1995 г.				1996 г.			
	контрольный фон		загрязнение кадмием	загрязнение свинцом	контрольный фон		загрязнение кадмием	загрязнение свинцом
	кадмий	свинец			кадмий	свинец		
Beta	0,0173	0,3241	0,4314	0,8480	0,0051	0,3422	0,1039	0,8339
Yavor	0,0121	0,3784	0,0358	1,0021	0,0107	0,3865	0,1509	1,0134
Спринт	0,0017	0,2365	0,5484	0,4281	0,0098	0,2819	0,0707	0,6382
Линия 7	0,0083	0,3268	0,3984	3,4120	0,0064	0,4113	0,3128	0,7223
WPR-188	0,0123	0,3218	0,8981	1,8280	0,0079	0,3526	0,1699	1,1744
Irka	0,0265	0,1915	0,0302	2,1721	0,0211	0,4284	0,1801	2,0189
Riposta	0,0058	0,3624	0,2601	2,0920	0,0076	0,3277	0,1185	1,6708
Opus	0,0231	0,4568	0,8050	1,9201	0,0184	0,4316	0,4865	1,2604
Povarek	0,0095	0,4561	0,3767	1,7713	0,0035	0,4114	0,2333	1,0614
Талахихин 186	0,0098	0,4030	0,0444	1,0561	0,0071	0,3632	0,0787	1,0108
L. pimpinellifolium	0,0235	0,2312	0,2701	1,1123	0,0086	0,3899	0,1376	0,9885
Santa	0,0067	0,2567	0,3812	0,5083	0,0131	0,2983	0,2377	0,6217
Radek	0,0131	0,2489	1,5191	0,4441	0,0142	0,2711	0,5646	0,9152
Грот	0,0226	0,4813	0,3331	0,6937	0,0183	0,4317	0,1939	0,8467
Калинка	0,0065	0,2458	0,3840	0,2001	0,0117	0,2988	0,0758	0,3567
New Yorker	0,0296	0,4816	0,2223	0,5520	0,0068	0,4551	0,2496	0,9245
Parteno	0,0082	0,4919	0,0594	0,7114	0,0205	0,4789	0,1521	1,0431
S. a. mini	0,0172	0,3986	0,7720	0,7620	0,0087	0,3292	0,3482	0,9273
Доходный	0,0193	0,2265	0,0311	0,7001	0,0017	0,3126	0,0646	1,5475
Ружа	0,0085	0,2519	0,0840	0,2963	0,0098	0,2867	0,0755	0,3931
Среднее	0,0141	0,3386	0,3942	1,1255	0,0106	0,3645	0,2002	1,0001
HCP <sub>05</sub>	0,0091	0,1567	0,1135	0,2354	0,003	0,1132	0,0214	0,2241

**Таблица 1.18. Общая и специфическая комбинационная способность по содержанию кадмия и свинца в плодах томата (мг/кг)**

№ генотипа	1	2	3	4	5	6	7	Эффект ОКС	Варианса СКС
<i>Содержание кадмия, 1995 (HCP<sub>05</sub> = 0,22)</i>									
1	0,41	0,65	0,24	0,42	0,64	0,89	0,45	0,05	0,04
2		0,13	0,36	0,13	0,52	0,60	0,32	–0,09	0,04
3			0,53	0,23	0,21	0,22	0,19	–0,12	0,04
4				0,51	1,67	0,28	0,61	0,09	0,21
5					0,69	0,26	0,13	0,14	0,22
6						0,57	0,33	0,01	0,06
7							0,42	–0,08	0,03
<i>Содержание кадмия, 1996 (HCP<sub>05</sub> = 0,12)</i>									
1	0,36	0,22	0,30	0,29	0,20	0,30	0,30	0,02	0,00
2		0,15	0,17	0,14	0,38	0,25	0,20	–0,05	0,01
3			0,54	0,43	0,22	0,06	0,04	0,02	0,03
4				0,46	0,25	0,24	0,20	0,04	0,01

Продолжение табл. 1.18

№ генотипа	1	2	3	4	5	6	7	Эффект ОКС	Варианса СКС
5					0,55	0,09	0,09	0,02	0,03
6						0,62	0,05	0,01	0,04
7							0,37	-0,06	0,02
<i>Содержание свинца, 1995 (<math>HCP_{05} = 0,41</math>)</i>									
1	2,03	0,37	0,39	1,14	0,48	1,13	1,08	0,09	0,28
2		1,25	0,43	1,24	0,88	0,53	0,63	-0,14	0,19
3			2,58	0,43	0,53	0,31	1,16	0,06	0,72
4				2,97	0,21	0,41	0,93	0,27	0,71
5					0,89	0,34	0,46	-0,35	0,20
6						1,74	1,88	0,02	0,45
7							1,08	0,05	0,15
<i>Содержание свинца, 1996 (<math>HCP_{05} = 0,26</math>)</i>									
1	2,16	0,44	0,93	0,37	0,59	0,55	1,11	0,12	0,37
2		2,05	0,45	1,31	1,88	0,51	0,49	0,22	0,56
3			0,79	0,31	0,75	0,75	0,92	-0,17	0,05
4				0,68	0,39	0,40	0,57	-0,28	0,10
5					0,94	0,37	0,52	-0,10	0,22
6						1,77	1,80	0,08	0,35
7							1,48	0,13	0,22

Таблица 1.19. Коэффициент накопления  $Cs^{137}$  в сортах овощей

Культура	Сорт	Годы			Среднее
		1996	1997	1998	
Томат	Спринт	0,0047	0,0045	0,0054	0,0049
	Перамога 165	0,0093	0,0067	0,0071	0,0077
	Калинка	0,0129	0,0108	0,0078	0,0105
	Доходный	0,0158	0,0153	0,0142	0,0151
	Ружа	0,0089	0,0078	0,0095	0,0087
	$HCP_{05}$	0,0037	0,0025	0,0030	0,0025
Капуста	№ 1 Грибовский 147	0,0222	0,0263	0,0106	0,0197
	Белорусская 85	0,0073	0,0045	0,0060	0,0060
	Русиновка	0,0207	0,0149	0,0127	0,0161
	Амагер 611	0,0127	0,0123	0,0078	0,0109
	Туркиз	0,0192	0,0235	0,0151	0,0193
	$HCP_{05}$	0,0047	0,0068	0,0049	0,0068
Морковь	Нантская	0,0067	0,0047	0,0065	0,0060
	Лосиноостровская	0,0084	0,0134	0,0117	0,0112
	Витаминная	0,0162	0,0101	0,0114	0,0126
	НИИ ОХ 336	0,0192	0,0190	0,0151	0,0178
	Шантене	0,0222	0,0179	0,0142	0,0181
	$HCP_{05}$	0,0035	0,0029	0,0072	0,0051
Лук	Ветразь	0,0246	0,0214	0,0170	0,0210
	Штутгартен ризен	0,0257	0,0194	0,0173	0,0208
	Янтарный	0,0258	0,0235	0,0218	0,0237
	Крывіцкі ружовы	0,0263	0,0201	0,0158	0,0207
	Сквирский	0,0231	0,0170	0,0192	0,0198
	$HCP_{05}$	0,0075	0,0039	0,0056	0,0034



Таблица 1.20. Коэффициент накопления  $Sr^{90}$  в сортах овощей

Культура	Сорт	Годы			Среднее
		1996	1997	1998	
Томат	Спринт	0,0302	0,0191	0,0204	0,0232
	Перемога 165	0,0596	0,0369	0,0304	0,0423
	Калинка	0,0498	0,0229	0,0227	0,0318
	Доходный	0,0445	0,0160	0,0199	0,0268
	Ружа	0,0325	0,0195	0,0176	0,0232
Капуста	НСР <sub>05</sub>	0,0179	0,0062	0,0068	0,0094
	№ 1 Грибовский 147	0,0901	0,0934	0,0756	0,0863
	Белорусская 85	0,1942	0,2017	0,1931	0,1963
	Русиновка	0,1971	0,1896	0,1805	0,1891
	Амагер 611	0,1621	0,1776	0,1700	0,1699
	Туркиз	0,2469	0,0220	0,2120	0,2263
	НСР <sub>05</sub>	0,0283	0,0231	0,0284	0,0181
	Нантская	0,1959	0,1612	0,1616	0,1729
Морковь	Лосиноостровская	0,2171	0,1990	0,2036	0,2066
	Витаминная	0,2093	0,1759	0,1721	0,1858
	НИИ ОХ 336	0,2779	0,2305	0,2267	0,2450
	Шантене	0,2903	0,2580	0,2435	0,2640
	НСР <sub>05</sub>	0,0477	0,0276	0,0234	0,0148
	Ветразь	0,4786	0,4098	0,4062	0,4315
	Штутгартен ризен	0,7925	1,1206	1,0633	0,9921
Лук	Янтарный	0,6359	0,5345	0,5210	0,5638
	Крывіцкі ружовы	0,5525	0,5506	0,5456	0,5496
	Сквирский	0,6529	0,5510	0,5420	0,5820
	НСР <sub>05</sub>	0,0953	0,0759	0,0931	0,1876

Также установлена относительная независимость уровня накопления радионуклидов и нормы реакции по этим признакам. Последнее свидетельствует о возможности отбора генотипов с низким накоплением поллютантов и стабильным проявлением этого признака [3, 71, 90, 91]. В целом следует отметить, что анализ литературных сведений и полученные нами данные говорят о достаточно большом потенциале внутривидовой изменчивости по накоплению поллютантов и возможности успешной селекции в направлении снижения их аккумуляции в продуктивных органах.

### 1.7.3. Характер наследования накопления поллютантов

Поступление, распределение, аккумуляция и детоксикация поллютантов – сложный генетически детерминированный процесс, в котором участвуют различные физиолого-биохимические системы растений. Однако характер наследования накопления поллютантов изучен недостаточно. Между тем для обоснования стратегии селекции на минимальное накопление поллютантов в продукции необходимо изучить тип наследования признаков, выявить доноров минимального накопления, оптимальные фоны для скрининга изменчивости в популяциях, установить возможность использования косвенного отбора по сопряженным признакам, в том числе на ранних этапах онтогенеза, разработать общую схему селекционного процесса в зависимости от конечной цели (сорт или гибрид  $F_1$ ).

Нами изучен характер наследования нитратов и тяжелых металлов методом диаллельного анализа [3, 70, 71, 73, 77, 78, 81]. Для характеристики типа наследования использовалась степень доминирования  $H_p$  (табл. 1.21).

Таблица 1.21. Степень доминирования по содержанию нитратов в плодах томата

Фон	Гибриды	$H_p < -1$	$-1 \leq H_p \leq 1$	$H_p > 1$
1991 г.				
Контрольный	Количество	11	10	7
	%	39,3	35,7	25,0
Повышенный	Количество	13	12	3
	%	46,4	42,9	10,7
1992 г.				
Контрольный	Количество	13	9	6
	%	46,4	32,1	21,4
Повышенный	Количество	12	13	3
	%	42,9	46,4	10,7

В большинстве случаев (39,3–46,4%) проявляется эффект отрицательного сверхдоминирования, т. е. гетерозис в сторону уменьшения содержания нитратов в плодах. Часты случаи промежуточного наследования (32,1–46,4%). Дополнительную информацию о наследовании содержания нитратов могут дать параметры Хеймана (табл. 1.22).

Таблица 1.22. Параметры Хеймана по содержанию нитратов в плодах томата

Фон	Год	$\sqrt{H_1/D}$	$H_2/4H_1$	$\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$	$r$	$D_{\max}$	$R_{\max}$	$h^2/H_2$
Контрольный	1991	0,95	0,27	1,30	0,65	14,96	34,31	0,21
	1992	2,74	0,22	1,45	−0,37	18,53	13,60	0,06
Повышенный	1991	1,10	0,12	5,24	0,98	16,87	123,13	0,69
	1992	1,08	0,19	2,17	0,89	12,96	61,02	0,90

Средняя степень доминирования  $\sqrt{H/D}$  колебалась по средам испытания от 0,95 до 2,74, что свидетельствует о проявлении доминирования и сверхдоминирования. Произведение частот доминантных и рецессивных генов  $H_2/4H_1$  на контрольном фоне близко к максимальному (0,25), что говорит о равной частоте доминантных и рецессивных генов. На повышенном агрофоне частота доминантных генов увеличивается, так как параметр

$$\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F} > 1.$$

На контрольном фоне корреляция  $r$  между значением признака и суммой вариантов и коварианс может быть как отрицательной, так и положительной, что говорит о смене направления доминирования под действием условий года. На повышенном агрофоне доминирует минимальное содержание нитратов вне зависимости от погодных условий. Прогноз полностью доминантного ( $D_{\max}$ ) и полностью

рецессивного ( $R_{\max}$ ) родителей показывает как направление доминирования (главным образом в сторону уменьшения значения признака), так и степень проявления признака в зависимости от условий среды. Изучаемые сорта различались по одной группе генов ( $h^2/H_2 < 1$ ).

Выявлены сильные и средние корреляционные связи между признаками скороспелости (ранняя урожайность, высота заложения первой кисти) и содержанием нитратов у родительских форм. У гибридов  $F_1$  эти связи проявляются слабее, что дает возможность получить скороспелые гибридные комбинации с низким содержанием нитратов в плодах.

Проведен анализ характера расщепления по признаку «содержание нитратов» в популяциях  $F_2$  и  $F_3$ . Установлено, что кривая распределения признака в  $F_2$  носит асимметричный характер (преобладают формы с низким содержанием). Однако среди генотипов встречаются и трансгрессивные формы с высоким содержанием нитратов, что говорит о необходимости контроля признака в ранних поколениях. Большинство гибридов поколения  $F_3$  (89,3%) имели содержание нитратов в плодах ниже, чем у родительских форм, причем варьирование значений признака было более существенным на повышенном фоне минерального питания.

Анализ степени доминирования по накоплению свинца и кадмия в плодах томата позволяет сделать вывод, что основной тип наследования тяжелых металлов – сверхдоминирование в сторону уменьшения содержания поллютантов (табл. 1.23).

Параметры Хеймана подтверждают это заключение (табл. 1.24).

**Таблица 1.23. Степень доминирования  $H_p$  по содержанию тяжелых металлов в плодах томата**

Среда	Параметры	$H_p < -1$	$-1 \leq H_p \leq 1$	$H_p > 1$
<i>1995 г.</i>				
Загрязнение кадмием	Количество генотипов	10	6	5
	%	47,6	28,6	23,8
Загрязнение свинцом	Количество генотипов	18	2	1
	%	85,6	9,6	4,8
<i>1996 г.</i>				
Загрязнение кадмием	Количество генотипов	16	5	0
	%	76,2	23,8	0
Загрязнение свинцом	Количество генотипов	16	4	1
	%	76,2	19	4,8

**Таблица 1.24. Параметры Хеймана по содержанию кадмия и свинца в плодах томата**

Признак	Год	$\sqrt{H_1/D}$	$\sqrt{H_1/D}$	$\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$	$r$	$D_{\max}$	$R_{\max}$	$h^2/H_2$
Содержание кадмия	1995	1,82	0,21	1,72	0,82	0,24	0,98	0,08
	1996	1,84	0,21	1,97	0,66	0,25	0,72	1,49
Содержание свинца	1995	1,34	0,22	1,96	0,98	0,90	3,09	1,85
	1996	1,15	0,21	1,85	0,96	0,72	2,12	1,96

Средняя степень доминирования  $\sqrt{H_1/D}$  больше единицы, что показывает проявление сверхдоминирования. Отношение доминантных и рецессивных генов изменялось от 1,72 до 1,97, что свидетельствует о преобладании доминантных аллелей. Коэффициент корреляции  $r$  между значением признака и суммой вариантов и коварианс близок к 1. Это показывает, что максимальное накопление тяжелых металлов будет проявляться у генотипов с полностью рецессивными аллелями. Полученная информация подтверждается значениями полностью доминантных  $D_{\max}$  и полностью рецессивных  $R_{\max}$  родителей. Изменчивость в накоплении кадмия и свинца у томата контролируется одним-двумя локусами, поскольку параметр  $h^2/H_2$  изменяется от 0,08 до 1,96. Установлено, что гибриды томата в среднем аккумулируют меньше кадмия и свинца в плодах в сравнении с родителями и различаются большей стабильностью признака «накопление тяжелых металлов».

Различные ранги генотипов по накоплению свинца и кадмия свидетельствуют о том, что механизмы наследования свинца и кадмия имеют независимую природу. Выявлена тенденция к сопряженному формированию осыпаемости цветков у томата и накоплению свинца и кадмия в плодах. Не установлено тесных связей между урожайностью и накоплением поллютантов. Существует тесная связь между накоплением свинца на ранних этапах онтогенеза и его аккумуляцией в плодах томата, что позволяет вести косвенный отбор на минимальное накопление свинца на ранних этапах онтогенеза (по проросткам).

#### **1.7.4. Стратегия селекции растений на минимальное накопление поллютантов**

Анализ литературных сведений и результаты проведенных нами исследований показывают, что селекция на уменьшение накопления поллютантов в продукции сельского хозяйства является наиболее радикальным и экологически оправданным средством снижения поступления поллютантов с пищей. Внутривидовая изменчивость по накоплению поллютантов вполне достаточна для выделения генотипов, снижающих их поступление с пищей в 2–5 раз. Особый интерес такое направление селекции представляет для овощных культур и картофеля, часто возделываемых в индивидуальных хозяйствах и на приусадебных участках, в пригородных зонах, наиболее подверженных антропогенному загрязнению. Неконтролируемое применение удобрений и пестицидов на приусадебных участках также может привести к накоплению поллютантов в продукции. Большое значение имеет создание сортов сельскохозяйственных растений с минимальным накоплением радионуклидов для возделывания их на территориях, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на ЧАЭС.

Анализ наследования накопления нитратов и тяжелых металлов в плодах томата показывает, что основным типом наследования является сверхдоминирование в сторону снижения содержания поллютантов. Это позволяет считать гетерозисную селекцию методом снижения накопления поллютантов в сельскохозяйственной продукции. Вероятные физиолого-биохимические механизмы такого феномена – повышение общей устойчивости к стрессам, в том числе и агрохими-

ческим в результате проявления адаптивного гетерозиса, а также «биологическое разбавление» поллютантов у гибридов как следствие гетерозиса по урожайности. Необходимо продолжить исследования по генетике накопления поллютантов в сельскохозяйственной продукции с целью разработки эффективных методов селекции сортов для получения экологически безопасной продукции.

Для обоснованной и направленной селекционной работы необходимо проведение генетического анализа наследования накопления поллютантов в продукции в различных условиях среды. Важное значение при этом имеет фон отбора. Выбор фона зависит от характера загрязнения (почвенное, воздушное). Воздушное загрязнение по своей вредоносности может представлять большую угрозу в сравнении с почвенным, особенно если продуктивный орган расположен над землей (стебель, лист, плод), поскольку в этом случае исключаются механизмы детоксикации на пути поллютанта из почвы в продуктивный орган. Если воздушное загрязнение преобладает, целесообразно создавать соответствующий ему фон отбора генотипов при обработке поллютантом их надземной части.

Общая стратегия селекции на снижение накопления поллютантов в продукции сельского хозяйства, по нашему мнению, должна включать три основных этапа:

1) оценка исходного материала по комплексу хозяйственно ценных признаков и накоплению поллютантов на загрязненном участке, выбор исходных форм для гибридизации, соответствующих задаче селекции;

2) проведение отбора в ранних поколениях ( $F_2$ – $F_5$ ) по хозяйственно ценным признакам, а также по признакам, корреляционно связанным с накоплением поллютантов на незагрязненном участке;

3) проведение конкурсного или экологического испытания на загрязненной территории для оценки результативности селекции.

Дороговизна анализов содержания поллютантов вряд ли позволит вести контроль их накопления в большом числе образцов в  $F_2$ – $F_5$ , поэтому очень важно изучение корреляционных связей этих признаков с другими морфобиологическими и физиологическими признаками для косвенного отбора. Такой отбор у томата по накоплению нитратов можно вести, отбирая генотипы по высоте заложения первой кисти. По накоплению  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{137}\text{Cs}$  возможен отбор на основе анализа содержания элементов-аналогов Са и К, по глубине проникновения корневой системы и другим признакам. Следует отметить, что параллельная оценка материала на загрязненной и чистой от поллютантов территории на начальном и заключительном этапах селекции позволила бы вести контроль экологической стабильности признаков, т. е. решать задачи адаптивной селекции.

Вероятно, число признаков по накоплению поллютантов в продукции может быть расширено. Например, важным вопросом является реакция сортов сельскохозяйственных растений на внесение пестицидов. Наличие межвидовой изменчивости по устойчивости растений к пестицидам, а также накоплению пестицидов в продукции позволяет предполагать возможность внутривидовых различий по накоплению пестицидов.

Важным нерешенным вопросом является изучение связи между устойчивостью генотипов к поллютанту и его накоплением в продуктивных органах. Не-

обходимо также изучение на генетическом и физиологическом уровнях механизмов поступления, транспорта и накопления поллютантов в растениях, а также механизмов их детоксикации на этом пути.

\* \* \*

Экологизация селекции растений является объективной необходимостью, вытекающей из современных тенденций развития устойчивого сельского хозяйства, основанного на повышении стабильности, энергоэффективности агроэкосистем и экологической безопасности продукции. Наиболее актуальными аспектами экологизации селекции являются:

1. Повышение экологической устойчивости сортов к абиотическим, биотическим и антрополическим стрессам. Решение этой проблемы возможно в результате экологической организации селекционного процесса, предполагающей анализ средовых и агротехнических условий возделывания сорта, разработку модели сорта для конкретной экониши, выбор или создание исходного материала с учетом параметров модели, выбор схемы селекции, средовых и агротехнических условий в питомниках, контроль признаков продуктивности, устойчивости и качества на всех этапах селекционного процесса, поддержание адаптивного потенциала сорта в процессе семеноводства.

2. Создание системы энергоэффективных сортов для технологий различного энерговклада. Почвенно-климатическое и агротехническое разнообразие условий, дифференциация хозяйств по уровню энерговклада в технологию предполагают необходимость создания сортов, максимально компенсирующих затраченные энергоресурсы. Невозможность создания универсальных сортов для технологий низкого, среднего и высокого энерговклада предполагает создание различных моделей сортов для каждой технологии, дифференциацию условий отбора и испытания генотипов. Такой подход может обеспечить разумное и целесообразное многосортие для различных технологий (от биологического земледелия до интенсивных технологий).

3. Создание сортов с высоким и экологически безопасным качеством продукции. Для ряда стран Западной Европы при высоких урожаях сельскохозяйственной продукции и возникающих проблемах ее сбыта, а также повышающихся требованиях к качеству пищи качественные параметры продукции выходят на первое место. Не менее важна проблема качества и для нашей страны, в особенности после Чернобыльской катастрофы. В проблеме качества наряду с наличием хозяйственно ценных веществ особую значимость имеет экологическая безопасность. Накопление поллютантов в продукции находится под генетическим контролем и может управляться методами селекции. Такой подход является наиболее дешевым и рациональным способом получения экологически безопасной продукции растениеводства.

## Литература

1. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробеоценоз). – Кишинев, 1980. – 586 с.
2. Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (Эколого-генетические основы). – Кишинев, 1988. – 767 с.

3. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Экологическая селекция растений. – Минск, 1997. – 372 с.
4. Пивоваров В. Ф., Добруцкая Е. Г. Экологические основы селекции и семеноводства овощных культур. – М., 2000. – 592 с.
5. Swaminathan M. S. Sustainable agriculture. Towards an Evergreen Revolution. – Delhi, 1996. – 219 с.
6. Paroda R. S. Sustaining the green revolution: new paradigms. 2 ND Intern. Crop Science Congress. – New Delhi, India, 1996.
7. Altieri M. A. Agricultural ecology. – Colorado, 1987.
8. *Plants for the Future*. 2025 a European vision for plant genomics and biotechnology. – Luxembourg, 2004. – 23 p.
9. Одум Ю. Экология. – М., 1986. – 376 с.
10. Ceccarelli S. Yield potential and drought tolerance of segregating barley populations in contrasting environments // *Euphytica*. – 1987. – Vol. 36. – P. 265–274.
11. Ceccarelli S. Adaptation to low / high input cultivation // *Adaptation in plant breeding*. Kluwer Academic Publishers, 1997. – P. 225–236.
12. Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений (Эколого-генетические основы). – М., 2001. – Т. I. – 780 с.
13. Кадыров М. А. Принципы и методы оптимизации селекционного процесса самоопыляющихся культур (на примере *Hordeum sativum* L.): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Жодино, 1991.
14. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М., 1968. – 451 с.
15. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избр. тр. – М., 1983. – 360 с.
16. Кильчевский А. В. Эффективность первого цикла реципрокного периодического отбора у томатов: Дис. ... канд. биол. наук. – Горки, 1982. – 135 с.
17. Кильчевский А. В. Взаимодействие генотипа и среды в селекции растений (на примере овощных культур и картофеля): Дис. ... д-ра биол. наук. – Горки, 1993. – 423 с.
18. Кильчевский А. В. Генетико-экологические основы селекции растений // Информационный вестник ВОГИС. – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 518–526.
19. Кильчевский А. В. Основные особенности адаптивной селекции растений // Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Кишинев, 1987. – С. 8–9.
20. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Генотип и среда в селекции растений. – Минск, 1989. – 191 с.
21. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Определение адаптивной способности генотипов и дифференцирующей способности среды // Докл. АН БССР. – 1985а. – Т. 29, № 4. – С. 374–376.
22. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщ. I. Обоснование метода // Генетика. – 1985б. – Т. 21, № 9. – С. 1481–1490.
23. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщ. II. Числовой пример и обсуждение // Генетика. – 1985в. – Т. 21, № 9. – С. 1491–1498.
24. Кильчевский А. В. Комплексный подход к оценке среды как фона для отбора в селекционном процессе // Докл. АН БССР. – 1986. – Т. 30, № 9. – С. 846–849.
25. Bradshaw A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // *Advances in genetics*. New York; London, 1965. – Vol. 13. – P. 115–155.
26. Jinks J. L., Jayasekara N. E. M., Boughey H. Joint selection for both extremes of mean performance and sensitivity to a macroenvironmental variable. II Single seed descent // *Heredity*. – 1977. – Vol. 39, N. 3. – P. 345–355.
27. Кильчевский А. В., Скорина В. В. Оценка комбинационной способности исходных форм томата в пленочных теплицах // Интенсивное плодовоовощеводство. – Горки, 1990а. – С. 46–51.
28. Кильчевский А. В., Скорина В. В. Проявление эффекта гетерозиса по продуктивности и экологической стабильности у томата // Достижения и новые методы селекции с.-х. культур.: Тез. докл. науч. конф. – Горки, 1990б. – С. 19.
29. Никонович Т. В. Исследование количественных признаков томата в культуре *in vitro* и *in vivo*: Дис. ... канд. биол. наук. – Горки, 1995. – 150 с.
30. Кильчевский А. В., Никонович Т. В. Генетический анализ каллусогенеза у томата // Управление генет. изменчивостью с.-х. растений: Тез. докл. Междунар. симпоз. – Ялта, 1992. – С. 24–25.



31. Одум Г., Одум Э. Энергетический базис человека и природы. – М., 1978. – 379 с.
32. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. – М., 1990. – 637 с.
33. Булаткин Г. А., Ватолин В. И. Затраты энергетических ресурсов в агроценозах // Экспериментальная биогеоэкология и агроценозы. – М., 1979. – С. 115–117.
34. Свентицкий И. И. Экологическая биоэнергетика и сельскохозяйственное производство. – Пушкино, 1982. – 222 с.
35. Кривченко В. И., Буренин В. И., Коринец В. В. и др. Системно-энергетический подход к методическим основам классификации растений // Науч.-техн. бюл. ВИР. – Л., 1988. – Вып. 186. – С. 3–6.
36. Коринец В. В., Попова Л. Н., Попов В. И. Системно-энергетический подход к основам селекции сельскохозяйственных растений (на примере томатов) // Науч.-техн. бюл. ВИР. – Л., 1988. – Вып. 186. – С. 7–12.
37. Dambroth M., Bassam N. E. Low input varieties: definition, ecological requirements and selection // Plant and Soil. – 1983. – Vol. 72, N 2–3. – P. 365–377.
38. Simmonds N. N. Principles of crop improvement. – Longman, London and New York, 1984. – P. 408.
39. Боролевич С. Принципы и методы селекции растений. – М., 1984. – 344 с.
40. Купер Д. П. Генетическая изменчивость компонентов фотосинтетической продуктивности // Генетика и благосостояние человечества. Тр. XIV Междунар. генет. конгресса. – М., 1981. – С. 480–486.
41. Насыров Ю. С. Генетический контроль фотосинтеза и пути дальнейшего повышения продуктивности растений // Генетика и благосостояние человечества. Тр. XIV Междунар. генет. конгресса. – М., 1981. – С. 508–517.
42. Уоллес Д. Генетика фотосинтеза и продуктивности (на примере фасоли) // Генетика и благосостояние человечества. Тр. XIV Междунар. генет. конгресса. – М., 1981. – С. 469–479.
43. Efficient use of energy, nutrients and water.: Proc. 10th Congress EUCARPIA. – Wageningen, 1984.
44. Epstein E. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. – New York, 1972.
45. Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений. – М., 1991. – 415 с.
46. Гамзикова О. И. Генетические аспекты отзывчивости пшеницы на условия минерального питания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск, 1992. – 43 с.
47. Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (Эколого-генетические основы). – Кишинев, 1990. – 431 с.
48. Ригин В. Г., Барашкова Э. А. Особенности генетики морозостойкости мягкой пшеницы // Генетика, физиология и селекция зерновых культур. – М., 1987. – С. 6–11.
49. Орлюк А. П. Научные основы селекции интенсивных сортов озимой мягкой пшеницы в условиях орошения: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Л., 1980.
50. Гудзь Ю. В., Лавриненко Ю. А. Методические вопросы селекции кукурузы на адаптированность к условиям орошения // Экологическая генетика растений, животных, человека: Тез. докл. IV Всесоюз. науч. конф. – Кишинев, 1991. – С. 246–247.
51. Гриб С. И. Ячменному полю – интенсивные сорта. – Минск, 1992. – 158 с.
52. Кант Г. Биологическое растениеводство: возможности биологических агросистем. – М., 1988. – 206 с.
53. Минеев В. Г., Дебрецени Б., Мазур Т. Биологическое земледелие и минеральные удобрения. – М., 1993. – 413 с.
54. Lammerts van Bueren E. T., Hulscher M., Jongerden J. et al. Sustainable organic plant breeding: Final report – a vision, choices, consequences and steps. Louis Bolk Instituut Publ. no G 24 // Plant Breeding, Louis Bolk Instituut and Wageningen, 1999.
55. Кильчевский А. В., Бабак О. Г. Изучение наследования продуктивности и отзывчивости на минеральные удобрения генотипов томата // С.-х. экология и биотехнология: Сб. науч. тр. – Белорус. гос. с.-х. акад. – Горки, 1997. – С. 41–46.
56. Кильчевский А. В., Бабак О. Г. Изучение гетерозиса по признакам, характеризующим эффективность работы ассимиляционного аппарата у томата на различных агрофонах // Весці НАН Беларусі. – Сер. біял. навук. – 2000. – № 3. – С. 68–71.
57. Kilchevsky A., Babak O. Studies of cultivar specification of the fertilizer-use efficiency and harvest index and its dependence on agrophone in tomatoes grown in the open // Sodininkystė ir daržininkystė. – 2000. – N 19 (3)-2. – P. 110–118.

58. *Бабак О. Г.* Генетический анализ признаков энергоэффективности томата: Дис. ... канд. биол. наук. – Горки, 2002. – 179 с.
59. *Jinks J. L., Pooni H. S.* Determination of the environmental sensitivity of selection lines of *Nicotiana rustica* by the environment // *Heredity*. – 1992. – Vol. 49, N. 3. – P. 291–294.
60. *Вавилов Н. И.* Селекция как наука // Теоретические основы селекции растений. – М., 1935. – Вып. 20. – С. 1–16.
61. *Иванов Н. Н.* Биохимические основы селекции растений // Теоретические основы селекции растений. – М., 1935. – Вып. 20. – С. 65–70.
62. *Базилевская Н. А.* Селекция на химический состав // Теоретические основы селекции растений. – М., 1935. – Т. 1. – С. 1017–1041.
63. *Жученко А. А., Андрющенко В. К.* Возможности снижения содержания нитратов в овощах методом селекции // *Вестн. с.-х. наук*. – 1980. – № 12. – С. 62–71.
64. *Eenink A. H., Blom-Zandstra M., Hollman P. C. H., Aarts P., Groenwold R.* Research on reduction of nitrate content in lettuce via breeding // *Collaq. eucarpia legumes feuilles*. – Versailles, 1984. – Paris, 1985. – P. 100–109.
65. *Федорова М. И., Мугниев А. Ф.* Селекция редиса на снижение уровня накопления нитратов // Экологические проблемы накопления нитратов в окружающей среде: Тез. докл. Всесоюз. конф. (10–13 окт. 1989 г.). – Пушкино, 1989. – С. 123–124.
66. *Nieuwhof M.* Variation in nitrate content in early cultivars of radish (*Raphanus sativus* L.) // *J. Genet. Breed.* – 1989. – Vol. 43. – N 2. – P. 107–112.
67. *Nieuwhof M.* Breeding for low nitrate content in radish (*Raphanus sativus* L.) // *Euphytica*. – 1991. – Vol. 55, N 2. – P. 171–177.
68. *Соколов О. А., Семенов В. М., Агаев В. А.* Нитраты в окружающей среде. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. – 316 с.
69. *Агапов А. С., Шманаева Т. Н., Пышина О. Н.* Влияние условий выращивания на содержание нитратов в плодах томата // *Вестн. с.-х. наук*. – 1990. – № 6. – С. 26–32.
70. *Кільчэўскі А. У., Кагоцька Л. Г.* Генетычны кантроль назапашвання нітратаў у пладах тамата // *Весці Акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук*. – 1995. – № 4. – С. 40–44.
71. *Kilchevsky A., Khotylyova L., Peshich V., Kogotko L., Shchoor A., Gavrilov A., Kruk A.* Breeding of vegetables with minimum pollutant accumulation// XV EUCARPIA, General Congress. – Viterbo, Italy, 1998 / Edited by G. T. Scarascia Mugnozza. – London, 1998. – P. 313–323.
72. *Пивоваров В. Ф., Скворцова Р. В., Кондратьева И. Ю.* Частная селекция пасленовых культур (томат и физалис). – М., 1999. – 285 с.
73. *Коготько Л. Г.* Создание и оценка исходного материала для селекции сортов томата в открытом грунте с минимальным накоплением нитратов: Дис. ... канд. с.-х. наук. – Горки, 2003.
74. *Hinesly T. D., Alexander D. E., Redborg K. E., Liegler E. L.* Differential accumulation of cadmium and Zinc by Corn Hybrids Grown on Soil Amended with Seavage Sludge // *Agron. J.* – 1982. – Vol. 74. – P. 469–474.
75. *Florijn P. J., van Beusichem M. L.* Uptake and distribution of cadmium in maize inbred lines // *Plant and Soil*. – 1993. – Vol. 150. – P. 25–32.
76. *Gyo Y.* Genotypic Differences in Uptake and Translocation of Cadmium and Nickel in Different Plant Species. – Stuttgart, 1995. – 124 p.
77. *Кильчевский А. В., Щур А. В., Мартыняк-Пишибышевская Б., Новик С. В.* Особенности накопления тяжелых металлов в плодах томата // Сельскохозяйственная экология и биотехнология: Мат. Междунар. науч. конф. – Горки, 1997. – С. 52–62.
78. *Кильчевский А. В., Щур А. В., Бабак О. Г., Новик С. В.* Оценка исходного материала и выбор фонов для отбора в селекции томата на минимальное накопление тяжелых металлов в плодах // Селекция овощных культур / Под ред. акад. РАСХН проф. В. Ф. Пивоварова. – М., 1998. – С. 86–90.
79. *Kilchevsky A., Szur A., Martyniak-Przybyszewska B.* Badania nad wplywem cech genetycznych na gromadzenie metaliczekich w owocach pomidora: XIV Spotkanie zespól Herbologicznego Komitetu Nauk Ogrodniczych PAN. – Olsztyn, Poland, 1997. – S. 131–134.
80. *Kilchevsky A. W., Szur A. W., Walko O. W., Romankowa S. W.* Akumulacja kadmu i ołowiu kolejnych etapach ontogenezy pomidora hodowanego na Białorusi// *Biuletyn Naukowy*. – Olsztyn: UWM. Poland. – 2000. – N 8. – S. 317–323.

81. *Щур А. В.* Оценка исходного материала для селекции сортов томата в открытом грунте с минимальным накоплением кадмия и свинца: Дис. ... канд. с.-х. наук. – Горки, 2004.
82. *Ушаков В. А.* Разработка элементов селекционной технологии на стабильный уровень накопления химических элементов в продукции овощных культур (салат, шпинат, томат, редька): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – М., 2005. – 22 с.
83. *Криволюцкий Д. А., Тихомиров Ф. А. и др.* Действие ионизирующей радиации на биоценоз. – М., 1988. – 240 с.
84. *Гродзинский Д. М.* Радиобиология растений. – Киев, 1989. – 380 с.
85. *Пристер Б. С., Лоцилов Н. А., Немец О. Ф., Поярков В. А.* Основы сельскохозяйственной радиологии. – Киев, 1991. – 256 с.
86. *Алексахин Р. М., Васильев А. В., Дикарев В. Г. и др.* Сельскохозяйственная радиоэкология. – М.: Экология, 1991. – 396 с.
87. *Парфенов В. И., Якушев Б. И., Мартинович Б. С. и др.* Радиоактивное загрязнение растительности Беларуси. – Минск, 1995. – 582 с.
88. *Анцугай Ф. И.* Радиационное загрязнение плодов томата в зависимости от сорта и способа выращивания // Проблемы и перспективы развития овощеводства в Республике Беларусь. – Минск, 1996. – С. 7–8.
89. *Жишкевич М. М., Подобедов И. И., Пешков С. А.* Накопление радионуклидов различными сортами овощных культур // Проблемы и перспективы развития овощеводства в Республике Беларусь. – Минск, 1996. – С. 32–35.
90. *Крук А. В., Кильчевский А. В., Гончаренко Г. Г.* Эколого-генетические аспекты накопления радионуклидов различными сортами капусты // Проблемы экологии Белорусского Полесья. – Гомель, 2004. – С. 172–177.
91. *Крук А. В.* Эколого-генетическая оценка накопления радионуклидов сортами овощных культур: Дис. ... канд. биол. наук. – Гомель, 2004.

## Глава 2

### ОЦЕНКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОТИПА И СРЕДЫ В АДАПТИВНОЙ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

#### 2.1. Экологическая стабильность и пластичность: определение и методы оценки

Экологическая стабильность сортов, их устойчивость к лимитирующим факторам среды и способность давать высокий и стабильный урожай привлекают все большее внимание селекционеров. Понятия «стабильность» и «пластичность» в отечественной и зарубежной литературе трактуются по-разному, что затрудняет оценку этих параметров и их использование при отборе. A. D. Bradshaw [1] определил пластичность как свойство генотипа изменять значения признаков в различных условиях среды, а стабильность – как отсутствие пластичности. Им выделена морфологическая и физиологическая пластичность, показано, что морфологическая стабильность может быть результатом физиологической пластичности. Автор пришел к выводу, что пластичность признака является независимым его свойством и находится под собственным специфическим генетическим контролем. R. W. Allard, P. E. Hansche [2] считают, что стабильность в агрономическом понимании не означает общего фенотипического постоянства в различных условиях среды, а касается в первую очередь хозяйственно ценных признаков, в особенности урожая, его качества, вегетационного периода. Такая стабильность в действительности может быть связана с широкой изменчивостью некоторых морфологических и физиологических признаков. Сорта, которые приспосабливаются к среде, обеспечивая максимальную экономическую отдачу в различных местностях и в разные годы, авторы называли высокобуферными.

Селекционеры, как правило, понимают под пластичностью способность сорта давать высокий и устойчивый урожай в различных условиях произрастания [3, 4].

Одна из причин расхождения в трактовке этих понятий заключается в наличии ряда методов оценки связанных с ними параметров и различных их селекционных интерпретаций. Методы оценки экологической стабильности отличаются как по степени сложности вычислений, так и по применяемым подходам (регрессионный, дисперсионный, кластерный и др.).

Метод D. Lewis [5] основан на использовании для оценки стабильности (SF) отношения значения признака в высокопродуктивной среде ( $X_{HE}$ ) и низкопродуктивной среде ( $X_{LE}$ ).

I. L. Langer et al. [6] предложили для оценки стабильности два индекса:  $R_1$  – разница между минимальным и максимальным урожаями сорта в серии сред;  $R_2$  – разница между урожаями сорта в лучшей и худшей средах. Авторы указывают, что  $R_1$  обеспечивает более точную оценку отзывчивости, чем  $R_2$ . Недостатком этого метода можно считать отсутствие относительных оценок стабильности, по-

скольку высокопродуктивные генотипы могут иметь и большую прибавку урожая при улучшении среды.

Н. А. Соболев [7] оценивает экологическую стабильность по показателю относительной стабильности признака  $St^2$ :

$$St^2 = \frac{\bar{X}^2 - S^2}{\bar{X}^2},$$

где  $\bar{X}$  – средний урожай сорта;  $S^2$  – общая дисперсия урожаев данного сорта. Значение  $St^2$  изменяется от 0 до 1. Достоверность различий между показателями  $St^2$  находят по критерию  $t$ :

$$t = \frac{\Delta St^2}{m^2_{St_1^2} + m^2_{St_2^2}},$$

где  $m^2_{St_2^2}$  – ошибка репрезентативности;

$$m^2_{St^2} = \frac{1 - St^2}{2n},$$

где  $n$  – число наблюдений.

Л. В. Сазонова, Э. А. Власова [8] предложили оценить стабильность проявления признака по показателю, дополняющему коэффициент вариации до 100%, назвав его коэффициентом агрономической стабильности  $A_s$ :

$$A_s = 100 - V_e; \quad V_e = S/X \cdot 100,$$

где  $V_e$  – экологический коэффициент вариации;  $S$  – стандартное отклонение;  $X$  – среднее значение сортового признака.

Авторы предложили группировать селекционный материал по степени агрономической стабильности (величине  $A_s$ ): стабильность очень низкая (<20%), низкая (20–40%), средняя (41–60%), высокая (61–80%), очень высокая (>80%).

В. В. Хангильдин и др. [9] определяют общую гомеостатичность сорта  $H_{om}$  по урожаю зерна:

$$H_{om} = \frac{\bar{X}^2}{\sigma(\bar{X}_{opt} - \bar{X}_{lim})},$$

где  $\bar{X}$ ,  $\bar{X}_{opt}$ ,  $\bar{X}_{lim}$  – соответственно обобщенная по сорту, оптимальная и лимитированная средние арифметические. Аналогично можно установить гомеостатичность других признаков.

С. S. Lin, M. R. Binns [10, 11] предложили интегральную оценку для отбора сортов, приспособленных к ряду местностей, – меру превосходства сорта  $P_i$ :

$$P_i = \sum_{j=1}^n (X_{ij} - M_j)^2 / 2n,$$

где  $X_{ij}$  – урожай  $i$ -того сорта, выращенного в  $j$ -той местности;  $M_j$  – максимальный урожай любого сорта в  $j$ -той местности;  $n$  – число местностей. Чем меньше  $P_i$ , тем выше превосходство сорта над другими образцами. Достоинство метода в использовании одного критерия для отбора сортов.

Э. М. Григорян [12] считает, что экологическая стабильность может быть выражена дисперсией отклонений значения признака генотипа от межсортовых средних значений во всех пунктах испытания

$$\sigma^2 = \sum_{i=1}^n (d_i - \bar{d})^2 / n,$$

где  $d_i = Y_i - \xi_i$ ;  $\xi_i = \sum_{j=1}^m Y_{ij} / m$  – индекс среды;  $m$  – набор генотипов;  $n$  – число испытаний в различных средах.

R. L. Plaisted, L. C. Peterson [13] применили метод оценки стабильности на основе анализа дисперсии взаимодействия для каждой комбинации из двух генотипов. Среднее значение дисперсии взаимодействия для каждого генотипа было использовано как показатель вклада генотипа в общее взаимодействие генотип  $\times$  среда. Недостатком метода является большой объем вычислений.

Близкий подход к оценке стабильности использован G. Wricke [14, 15] путем расчленения общей дисперсии взаимодействия на вклады каждого сорта:

$$W_i = \sum \left( X_{ij} - \frac{X_{i.}}{g} - \frac{X_{.j}}{p} + \frac{X_{..}}{pg} \right)^2,$$

где  $p$  – число сортов;  $g$  – число сред.

Чем меньше экологическая валентность (ecovalence), тем более стабилен, по мнению автора, генотип. Недостаток этого метода, на наш взгляд, состоит в отсутствии связи между «экологической валентностью» и «экологической стабильностью» в понимании A. D. Bradshaw [1]. На относительность оценок расчленения дисперсии взаимодействия на доли сортов обращает внимание D. E. Byth [16]. Метод G. Wricke не получил широкого распространения в практической селекции.

Ряд методов оценки экологической стабильности основан на регрессионном анализе. Первыми предложили использовать регрессию сортов на индексы среды (среднее значение всех сортов в данной среде) F. Yates, W. G. Cochran [17] по данным испытания 5 сортов ячменя на 6 станциях штата Миннесота.

K. W. Finlay, G. N. Wilkinson [18] применили метод регрессии на средовые средние при изучении 277 сортов мировой коллекции ячменя, выращенной в трех местностях Южной Австралии. Авторы использовали два параметра для оценки приспособленности сортов: среднее значение сорта во всех средах и линейную регрессию урожая на средний урожай всех сортов для каждого места выращивания и сезона. Коэффициент регрессии при этом служил мерой фенотипической стабильности. Если коэффициент регрессии больше 1, сорт обладает повышенной чувствительностью к изменениям среды (стабильность ниже средней); если близок к 1 – сорт среднестабилен; если коэффициент регрессии ниже 1 – стабильность

выше средней; при абсолютной фенотипической стабильности коэффициент регрессии равен 0. Идеальным считался сорт, имеющий высокую общую адаптивную способность (средний урожай в средах), максимальный потенциал урожая в наиболее благоприятных условиях и максимальную фенотипическую стабильность.

S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] усовершенствовали регрессионный анализ и несколько изменили трактовку параметров стабильности. Использовалась следующая модель:

$$Y_{ij} = \mu_i + b_i I_j + \delta_{ij},$$

где  $Y_{ij}$  – значение  $i$ -того сорта в  $j$ -той среде ( $i = 1, 2, \dots, v; j = 1, 2, \dots, n$ );  $\mu_i$  – среднее значение  $i$ -того сорта во всех средах;  $b_i$  – коэффициент регрессии сорта на среду;  $\delta_{ij}$  – отклонение от линии регрессии  $i$ -того сорта в  $j$ -той среде;  $I_j$  – средовый индекс, полученный как среднее значение всех сортов в  $j$ -той среде минус общее среднее:

$$I_j = \left( \sum_i Y_{ij} / v \right) - \left( \sum_i \sum_j Y_{ij} / vn \right), \quad \sum_j I_j = 0.$$

Коэффициент регрессии  $b_i$  является первым параметром стабильности:

$$b_i = \sum_j Y_{ij} I_j / \sum_j I_j^2.$$

Второй параметр стабильности – варiances отклонений от линий регрессии  $s_{di}^2$ :

$$s_{di}^2 = \left[ \sum_j \delta_{ij}^2 / (n-2) \right] - s_e^2 / r,$$

где  $s_e^2$  – ошибка;  $r$  – число повторностей;

$$\sum_i \hat{\delta}_{ij}^2 = \left( \sum_j Y_{ij}^2 - \frac{Y_j^2}{n} \right) - \left( \sum_j Y_{ij} I_j \right)^2 / \sum_j I_j^2.$$

Примеры вычисления этих параметров стабильности подробно изложены в работах В. З. Пакудина [20], В. З. Пакудина, Л. М. Лопатиной [21], Л. В. Хотылевой, Л. А. Тарутиной [22].

Взаимодействие генотип  $\times$  среда при этом методе расчленяется на две части: линейную реакцию сорта на среду и нелинейные отклонения от линии регрессии. К стабильным относят сорт, у которого  $b_i = 1,0$  и  $s_{di}^2 = 0$ .

Наиболее широкое распространение среди других методов оценки получил метод S. A. Eberhart, W. A. Russell [19]. На регрессионном подходе основаны близкие к нему методы оценки стабильности J. M. Perkins, J. L. Jinks [23], G. H. Freeman, J. M. Perkins [24], П. П. Литуна [25], Лыу Нгок Чинь [26] и др. В то же время выска-



зываются замечания относительно разрешающей способности этих методов и особенно их селекционной интерпретации.

Используя метод G. H. Freeman, J. M. Perkins [24], D. S. Virk et al. [27], сравнивали эффективность применения трех средовых индексов при изучении 20 гибридов и 13 сложных сортов проса в 19 пунктах Индии. Установлено слабое влияние различных средовых индексов на общую интерпретацию регрессионного анализа.

L. Gusmao [28] предлагает использовать для регрессионного анализа полностью рендомизированную схему оценки генотипов и заменить регрессию средней сорта на общую среднюю регрессию урожая на делянке на среднюю блока. Автор считает, что за счет увеличения числа степеней свободы  $F$ -критерия и уменьшения стандартной ошибки достигается повышение точности оценки коэффициента регрессии.

K. Miezian et al. [29] отмечали, что одним из важнейших допущений эффективного использования регрессионного анализа для оценки стабильности служит случайная выборка генотипов. Невыполнение этого условия ведет к ошибочной интерпретации полученных данных. Изучаемые селекционером сорта, как правило, не являются случайной выборкой и не удовлетворяют этому требованию.

Коэффициент регрессии, как справедливо отмечали R. C. Hardwick [30], В. А. Драгавцев и др. [31], зависит от среднего значения признака. Сорта с высоким значением признака будут иметь и больший коэффициент регрессии (эффект шкалы). Для устранения этого недостатка предложен коэффициент мультипликативности (КМ), который является безразмерной величиной:

$$a_i = \frac{\bar{y}_i + b_i \bar{x}}{\bar{y}_i},$$

где  $a_i$  – КМ  $i$ -того сорта;  $\bar{y}_i$  – среднее значение исследуемого признака у  $i$ -того сорта по пунктам испытания;  $b_i$  – коэффициент регрессии  $i$ -того сорта;  $\bar{x}$  – среднее значение для всех  $x_j$  – средних по всем родителям и гибридам признака для каждого  $j$ -того пункта [31].

Как известно, коэффициент регрессии отражает отзывчивость на среду конкретного набора генотипов. Замена части испытываемых сортов приводит к изменению эффектов сред, а следовательно, и к смещению коэффициентов регрессии. Влияет на коэффициенты регрессии также выборка сред испытания. В. Westcott [32] использовал результаты опыта F. Yates, W. G. Cochran [17], исключив из обработки данные по двум пунктам с наиболее высокой и низкой урожайностью. Сопоставление коэффициентов регрессии, определенных на основе испытания сортов в исходном и усеченных наборах сред, показало существенные отклонения.

D. S. Virk et al. [33] оценили повторяемость параметров экологической стабильности у 25 генотипов жемчужного проса в 20 средах по признаку устойчивости к *Sclerospora graminicola*. Определялись средние значения, коэффициент регрессии и среднее квадратическое отклонение по методу J. M. Perkins, J. L. Jinks [23]. Среды ранжировались на две группы по 10 сред в каждой по четырем принципам: 1) по годам испытания; 2) случайная выборка; 3) стратифицированная выборка

(среды располагались парами по мере увеличения значения признака, после чего одна среда была отнесена случайно к одной выборке, а вторая среда – к другой); 4) выборка сред с наибольшими и наименьшими значениями признака. Мерой повторяемости служил коэффициент корреляции между параметрами 25 генотипов для двух наборов сред. Наименьшая повторяемость среднего значения признака ( $r = 0,57$ ) и среднего квадратического отклонения ( $r = 0,58$ ) наблюдалась при первом методе ранжировки сред, а остальные методы обеспечивали высокую повторяемость этих параметров ( $r = 0,90$ ). Наиболее зависим от выборки сред коэффициент регрессии на среду ( $r$  составил у четырех наборов сред соответственно  $-0,17$ ;  $0,12$ ;  $0,14$  и  $-0,58$ ). Таким образом, оценка основного показателя экологической стабильности существенно изменяется в средах с крайними значениями признака. Авторы пришли к выводу, что для обеспечения высокой повторяемости параметров стабильности наиболее приемлемы случайная или стратифицированная выборка сред, а для идентификации широко адаптированных генотипов испытание должно проводиться в широком ранге сред. W. I. R. Boyd, C. F. Konzak [34] также отмечали, что коэффициенты регрессии сортов на различных уровнях плодородия менялись для одних сортов в сторону увеличения, для других – в сторону уменьшения.

В еще большей степени подвержены колебаниям в зависимости от изучаемого материала и сред испытания параметры  $s_{d_i}^2$ . H. S. Easton, R. J. Clements [35] исследовали отзывчивость генотипов пшеницы на азотные удобрения. Авторами установлено, что в зависимости от того, в какой выборке оценивается материал, одни и те же сорта могут быть стабильными и нестабильными. На основании этого сделан вывод о неприменимости  $s_{d_i}^2$  как параметра стабильности, так как он зависит не столько от присущего сорту характера ответа на среду, сколько от отклонения этого ответа от усредненной реакции большинства изучаемых сортов.

Главный недостаток регрессионного метода оценки стабильности заключается в том, что взаимодействие генотип  $\times$  среда рассматривается как линейная функция индекса среды [16]. Поскольку реакция организма на изменение какого-либо фактора среды подчиняется общебиологическому закону оптимума, выраженному колоколообразной кривой, линейность – есть результат сложения точек на кривой оптимума в одну кривую, на которой расположены значения признаков при изменении сред от оптимальных к неоптимальным [36].

V. E. Mungomery et al. [37], D. E. Byth [16], D. S. Virk et al. [27], W. Powell et al. [38] установили, что в ряде случаев изменчивость генотипов нельзя описать на основе линейной модели, которая является сверхупрощением. Недостаток метода заключается также в невозможности установить индивидуальную реакцию генотипа на отдельные среды.

При нелинейной реакции сорта на среду параметр  $s_{d_i}^2$  отличается от нуля. В этой ситуации неясно, какому из параметров следует отдать предпочтение при отборе стабильных генотипов ( $b_i$  или  $s_{d_i}^2$ ), тем более что они взаимосвязаны [39]. Наиболее важно, что S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] изменили трактовку стабильности и требований к идеальному генотипу. Если K. W. Finlay, G. N. Wilkinson [18] понимали под стабильностью реакцию генотипа на изменяющиеся условия

среды, выраженную коэффициентом регрессии  $b_i$ , то S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] – средний квадрат отклонений от регрессии  $s_{d_i}^2$ . Наиболее точно это высказано в работе I. L. Langer et al. [6]: стабильность есть мера того, как действительные урожаи предсказываются с помощью линейной регрессии. Такая трактовка стабильности лишена всякого биологического содержания. Параметр  $s_{d_i}^2$ , по нашему мнению, не является мерой экологической стабильности, но позволяет оценить степень предсказуемости ответа генотипа на среду, а коэффициент регрессии при всех указанных недостатках характеризует отзывчивость генотипа на среду и может использоваться для грубой оценки экологической стабильности.

D. E. Byth [16], B. Westcott [32] считают метод оценки стабильности с помощью регрессионного анализа недостаточно надежным и отдают предпочтение другим методическим подходам, в первую очередь кластерному анализу. W. I. R. Boyd, C. F. Konzak [34] подвергли критике методы G. Wricke [14] и S. A. Eberhart, W. A. Russell [19], считая, что оценка стабильности на основе вклада генотипа во взаимодействие приводит к ошибкам. Агрономически выдающиеся генотипы вносят большие вклады во взаимодействие генотип  $\times$  среда, что может привести к ложным выводам относительно них. В то же время эти генотипы могут иметь низкий коэффициент вариации. Ф. И. Моргунов [4] пришел к выводу, что при оценке пластичности сортообразцов по методике S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] необходимо учитывать величину коэффициента вариации урожайности, который независим от среднего значения признака.

W. Powell et al. [38] считают, что линейная функция не всегда адекватно описывает взаимодействие генотип  $\times$  среда и предлагают использовать для оценки стабильности фенотипическую дисперсию генотипа в средах.

Наличие двух параметров, характеризующих реакцию сорта на среду ( $b_i$  и  $s_{d_i}^2$ ), привело к тому, что в отечественной литературе пластичность, оцениваемая по  $b_i$ , и стабильность, определяемая по  $s_{d_i}^2$ , оказались независимыми параметрами (сорт может быть пластичным, но стабильным и т. д.) [20, 25]. Такая трактовка, на наш взгляд, не имеет биологического основания и усложняет использование параметров стабильности в селекционном процессе.

Мы понимаем под экологической стабильностью способность генотипа в результате действия регуляторных механизмов поддерживать определенный фенотип в различных условиях среды. Пластичность – реакция генотипа на изменение условий среды, проявляющаяся в фенотипической изменчивости. Стабильность и пластичность признака являются двумя противоположными сторонами модификационной изменчивости генотипа, т. е. генотип не может быть одновременно стабильным и пластичным по изучаемому признаку. Теоретической основой такого определения стабильности являются разработанная Уоддингтоном (цит. по Lerner [40]) концепция «канализации развития», представления R. W. Allard, P. E. Hansche [2] об «индивидуальной буферности», а также идеи И. И. Шмальгаузена [41] об автономизации развития особей в результате действия стабилизирующей формы естественного отбора. Стабилизирующий отбор является эволюционной основой создания регуляторных механизмов, обеспечивающих фенотипическую стабильность генотипа. При этом стабильность в проявлении одного признака может сочетаться с пластичностью в проявлении другого [1, 42, 43].

Наряду с регрессионным анализом для оценки экологической стабильности используется дисперсионный анализ.

G. C. C. Tai [44] предложил разделить эффект взаимодействия генотип  $\times$  среда для  $i$ -того генотипа на два компонента генотипической стабильности:  $\alpha_i$  – линейный ответ на средовые эффекты и  $\lambda_i$  – отклонение от линейного ответа. Они связаны с параметрами S. A. Eberhart, W. A. Russell следующим образом:

$$\alpha_i = \frac{MSL(b-1)}{MSL - MSE}, \quad \lambda_i = \left( \frac{m}{m-1} \right) \left( \frac{n-2}{n-1} \right) \frac{s_d^2}{MSE/p} - \alpha_i \left( \frac{B-1}{m-1} \right) \frac{MSB}{MSE},$$

где  $MSL$ ,  $MSB$ ,  $MSE$  – средние квадраты, обусловленные средами, повторностями в средах и ошибкой соответственно. Генотип с  $\alpha = 0$  и  $\lambda = 1$  определяется как имеющий среднюю стабильность. Метод G. C. C. Tai [44] обеспечивает информацию о генетической стабильности, близкую к методу S. A. Eberhart, W. A. Russell.

Q. Zhang, S. Geng [45] предложили метод анализа стабильности сортов в долговременных опытах, где имеется единый стандартный сорт и меняются наборы испытываемых форм. Метод включает следующие ступени: регрессию стандартного сорта на средовые средние, регрессию испытываемых сортов на стандартный сорт, трансформацию регрессии, подсчитанной для каждого испытываемого сорта на стандартный сорт, в регрессию сорта на средовой индекс. Ранее модель экологической пластичности, основанная на сравнении реакции на среду изучаемого сорта и стандарта, разработана В. О. Островерховым [46].

Дальнейшим развитием методов, позволяющих оценивать реакцию генотипа на средовые переменные, являются различные модификации кластерного анализа [37, 47–58].

Кластерный анализ позволяет сгруппировать генотипы по их реакции на среду или среды по однотипности реакции генотипов на них, уменьшить данные для упрощения сравнений, идентифицировать общие или специфические различия между генотипами или средами [16]. Одними из первых применили этот подход в экологии и ботанике для классификации объектов исследований D. W. Goodall [59], W. T. Williams, J. M. Lambert [60], R. R. Sokal, P. H. A. Sneath [61]. Кластерный анализ в последнее время находит широкое применение на различных растительных объектах [62–64].

Недостаток метода заключается в наличии большого количества подходов к установлению меры несходства между генотипами (средами), а также стратегии их группировки [32, 65]. Применение тех или иных методов может изменять группы кластеров, предпочтение же того или иного метода трудно обосновать.

В ряде работ проведено сравнительное изучение методов оценки экологической стабильности. С. О. Qualset [66], О. Р. Luthra et al. [67], Т. N. Hung et al. [68] не выявили существенных корреляций между значениями эковаленсы (Wricke, [14]) и параметрами стабильности  $b_j$  и  $s_{d_j}^2$  (Eberhart, Russell, [19]). I. L. Langer et al. [6], Лыу Нгок Чинь [26] не обнаружили тесной связи между коэффициентом регрессии  $b_i$  и эковаленсой  $W_i$ , но установили существенную корреляцию между  $s_{d_j}^2$  и  $W_i$ . О. Р. Luthra et al. [67] выявили корреляцию между  $s_{d_j}^2$ , определенной по ме-

тому G. H. Freeman, J. M. Perkins [24], и эквивалентной  $W_i$ . H. C. Becker [69] считает, что коэффициент регрессии эквивалентен дисперсии в различных средовых условиях как мере экологической стабильности согласно биологической концепции стабильного генотипа (постоянство урожая в различных условиях среды), а средний квадрат отклонений от линии регрессии эквивалентен эквиваленту как мере агрономической стабильности генотипа (предсказуемость урожая в зависимости от уровня продуктивности среды). По мнению автора, ранжирование генотипов на основе различных концепций стабильности приведет к различным выводам относительно генотипов.

O. P. Luthra, R. K. Singh [70] установили, что методы S. A. Eberhart, W. A. Russell [19], J. M. Perkins, J. L. Jinks [23] обеспечивают близкую информацию об основных параметрах стабильности  $b_i$  и  $s_{d_j}^2$ . Метод G. H. Freeman, J. M. Perkins [24] и метод G. Wricke [14] близки в оценке стабильности генотипов.

R. L. Eisemann et al. [52] сопоставили разработанный ими метод кластерного анализа с регрессионным анализом J. M. Perkins, J. L. Jinks [23] и показали, что линейная регрессия менее эффективна в описании характера ответа генотипов на среду по сравнению с кластерным анализом. Для всех генотипов, за исключением пяти, отклонение квадратов взаимодействия генотип  $\times$  среда от группового взаимодействия было меньше, чем сумма квадратов отклонения от регрессии, что свидетельствует о более информативной характеристике ответа на среду путем группировки по методу кластерного анализа, чем через коэффициент регрессии. На преимущества кластерного анализа по сравнению с регрессионными подходами оценки стабильности указано в работах D. E. Byth [16], B. Westcott [32].

Сопоставление девяти методов оценки экологической стабильности и девяти методов кластерного анализа проведено в обзорах C. S. Lin, M. R. Binns et al. [71, 72]. Авторы подразделили все параметры стабильности на четыре группы. В группу А вошли межсредовая дисперсия генотипа и коэффициент вариации генотипа в средах [73]; в группу В – параметры, основанные на выявлении и расчленении эффекта взаимодействия генотип  $\times$  среда [13, 14, 74]; в группу С – коэффициент регрессии генотипа на среду [18, 23]; к группе D отнесены параметры, характеризующие отклонение от линии регрессии генотипа на среду [19, 23].

Авторы выделяют три основные концепции экологической стабильности: 1) генотип считается стабильным, если его межсредовая дисперсия мала (тип 1); 2) генотип рассматривается как стабильный, если его ответ на среду параллелен среднему ответу всех генотипов в опыте (тип 2); 3) генотип считается стабильным, если остаточная ошибка от регрессии на средовой индекс мала (тип 3). Параметры группы А соответствуют первой концепции стабильности, параметры группы В – второй концепции, параметры группы D – третьей. Группа параметров С может быть интерпретирована на основе концепции 1 или 2 в зависимости от определения стандартного стабильного генотипа. Если стабильным считается генотип, имеющий коэффициент регрессии на среду  $b = 1$  [18] или  $\beta_i = 0$  [23], можно использовать концепцию 2, а при  $b = 0$  ( $\beta_i = -1$ ) – концепцию 1.

В целом, по мнению авторов, среди всех концепций стабильности третья наименее справедлива. Вторая концепция полезна для сравнения специфического

набора генотипов, но, будучи относительной мерой, не может служить достаточно широкой основой для общей оценки стабильности. Первая концепция стабильности имеет такую основу, поскольку в этом случае стабильность одного генотипа не зависит от стабильности другого и является недвусмысленной. Однако она не обеспечивает информации о характере ответа генотипа на изменение условий среды. Концепции стабильности носят несколько противоречивый характер, поскольку генотипы, отнесенные к стабильным на основе концепции 1, могут быть нестабильными согласно концепциям 2 и 3 и т. д.

В дальнейшем С. С. Лин, М. Р. Биннс [10] усовершенствовали регрессионный подход к оценке стабильности и предложили расчленить средовые эффекты генотипов на предсказуемые (связанные с условиями местности) и непредсказуемые (связанные с условиями года в данной местности) компоненты. Анализ состоит из двух частей: 1) регрессионный анализ, основанный на эффектах местности (усредненных по годам); 2) оценка стабильности, обозначенной типом 4 и основанной на среднем квадрате изменчивости эффектов года внутри местности. Регрессионный анализ позволяет подобрать лучшие местности для генотипа, а параметр стабильности – выбрать наиболее устойчивый к непредсказуемой средовой изменчивости сорт. Преимущество параметра стабильности типа 4 состоит в том, что он не зависит от других сортов, включенных в испытание, и статистически не связан с регрессионным анализом.

С. С. Лин, М. Р. Биннс [72] изучили наследование параметров стабильности четырех типов, используя результаты испытания диаллельных скрещиваний костра безостого в четырех провинциях Канады в течение трех лет. Использовались следующие параметры:

- 1) средовая дисперсия каждого генотипа (тип 1);
- 2) эковаленса G. Wricke [14] (тип 2);
- 3) дисперсия отклонений от линии регрессии S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] (тип 3);
- 4) параметр стабильности С. С. Лин, М. Р. Биннс [10] (тип 4).

Установлено, что параметры стабильности типа 1 и 4 наследуются и могут быть использованы в селекционном процессе, в то время как параметры типа 2 и 3 не наследуются и бесполезны для селекции. Авторы считают, что коэффициент регрессии на среду  $b_i$  также может наследоваться при  $b_i \rightarrow 0$  (тип 1) и не наследуется при  $b_i \geq 1$  (тип 2). Неудачи в процессе селекции на стабильность авторы в значительной степени связывают с использованием ненаследуемых параметров стабильности.

Параметрические подходы позволяют выявить индивидуальные аспекты стабильности, но не могут обеспечить общую картину ответов генотипов на среды. Качественный анализ полной картины средовых ответов генотипов может быть получен на основе кластерного анализа.

Заклячая обсуждения методов оценки экологической стабильности, следует отметить следующие моменты: 1) противоречивость трактовки понятий «стабильность» и «пластичность» в отечественной и зарубежной литературе; 2) наличие большого количества методов оценки стабильности, различающихся как по статистическому подходу и степени сложности, так и по трактовке параметров.



В проблеме стабильности наиболее важен, по нашему мнению, не столько метод ее оценки, который может отличаться в зависимости от этапа селекционной работы, объема изучаемого материала и методов его испытания, сколько биологическое содержание понятия «стабильность», наличие у организмов наследуемых регуляторных систем, обеспечивающих их гомеостатичность [40], относительную автономность от условий окружающей среды [41]. Статистические подходы должны базироваться на биологических концепциях, а не наоборот. С этих позиций регрессионные методы оценки стабильности, недостатки которых обсуждались ранее, представляются малоинформативными и часто упрощающими и искажающими характер ответа генотипа на среду.

Варианса взаимодействия генотип  $\times$  среда, отнесенная к одному генотипу при любом методическом подходе [14, 19], не может рассматриваться как параметр экологической стабильности. Этот показатель характеризует скорее степень типичности нормы реакции генотипа в популяции, а также возможность предсказания ответа на среду. Коэффициент регрессии при всех недостатках может служить грубым мерилем оценки экологической стабильности.

Основные требования, которые предъявляются нами к параметрам стабильности, следующие:

1) биологическая обоснованность и наследственная обусловленность, поскольку варианса взаимодействия генотипа со средой обусловлена не столько самим генотипом, сколько остальными особями изучаемой популяции;

2) независимость параметра стабильности от реакции на среду других генотипов;

3) независимость параметра стабильности от размерности признака и среднего его значения;

4) простота определения, достаточная информативность, возможность биологической интерпретации и отбора в сторону увеличения или уменьшения экологической стабильности.

На ранних этапах селекции, вероятно, целесообразно использовать простые методы оценки стабильности (в том числе регрессионный подход). Коэффициент вариации генотипа в различных средах также может быть полезным в этих ситуациях для контроля стабильности. На заключительных этапах селекции (экологическое и государственное сортоиспытание), а также при изучении коллекционного материала могут быть полезны методы кластерного анализа, позволяющие выявить группы генотипов с близкой нормой реакции или сред, дающих близкую информацию о генотипах, что предоставляет возможность более объективно подойти к выбору исходного материала, оценке полученных сортов, локализации их использования, совершенствованию расположения участков экологического и государственного сортоиспытания и обоснованному выбору агрофона при оценке генотипов.

Параметры стабильности, являясь количественной мерой приспособленности генотипов, тем не менее не дают информации об общей и специфической адаптации к определенным условиям среды. Однако такая информация необходима для ведения направленной селекции генотипов с широкой или узкой нор-



мой реакции к конкретному набору сред. В литературу уже прочно вошли термины «общая» и «специфическая адаптивная способность», отражающие общую реакцию генотипа во всей совокупности сред и специфическую реакцию в определенной среде [18, 43, 75, 76]. Однако пока отсутствуют методы оценки этих параметров, что ограничивает возможности адаптивной селекции.

## 2.2. Оценка общей и специфической адаптивной способности генотипов

Н. Я. Ока [76] определил общую адаптивную способность (ОАС) как способность культур давать постоянно высокий урожай в различных условиях произрастания, а специфическую адаптивную способность (САС) – как способность реагировать и быть устойчивыми к специфическим условиям, таким, как холод, засуха или вредители. В последнем случае установлены средовые факторы, обуславливающие изменчивость в урожае, и реакции культур на средовые факторы приблизительно известны. Близкое к этому определение ОАС и САС дал N. W. Simmonds [75], однако методы оценки этих параметров недостаточно разработаны.

Нами [77–81, 114] разработан метод генетического анализа, основанный на испытании генотипов в различных средах и позволяющий выявить общую и специфическую адаптивную способность генотипов, их стабильность, селекционную ценность генотипа и вести отбор по адаптивной способности в зависимости от поставленной селекционной задачи. Наряду с оценкой ОАС и САС метод позволяет дать информацию о средах как фонах для отбора, а также расчленить фенотипическую вариацию популяции на вариации общей и специфической адаптивной способности с целью сравнения популяций и выбора методов селекционной работы с ними.

Под адаптивной способностью понимается способность генотипа поддерживать свойственное ему фенотипическое выражение признака в определенных условиях среды. Общая адаптивная способность генотипа (ОАС) характеризует среднее значение признака в различных условиях среды, специфическая адаптивная способность (САС) – отклонение от ОАС в определенной среде.

Предлагаемый нами метод оценки ОАС и САС основан на испытании популяции из  $n$  генотипов в  $m$  средах. Число повторений равно  $s$ . Тогда

$$x_{ikr} = u + v_i + d_k + (vd)_{ik} + e_{ikr},$$

где  $x_{ikr}$  – фенотипическое значение  $i$ -того генотипа, выращенного в  $k$ -той среде в  $r$ -том повторении;  $u$  – общая средняя всей совокупности фенотипов;  $v_i$  – эффект  $i$ -того генотипа;  $d_k$  – эффект  $k$ -той среды;  $(vd)_{ik}$  – эффект взаимодействия  $i$ -того генотипа с  $k$ -той средой;  $e_{ikr}$  – эффект, обусловленный случайными причинами и отнесенный к  $ikr$ -тому фенотипу [22]. На элементы модели накладываются следующие ограничения:

$$\sum_i v_i = \sum_k d_k = \sum_i (vd)_{ik} = \sum_k (vd)_{ik} = \sum e_{ik} = 0.$$

Таблица 2.1. Схема дисперсионного анализа

Источник вариации	Сумма квадратов		Степени свободы
Общая	$\sum_{ikr} X_{ikr}^2 - \frac{T_{...}^2}{nmc} = S_{\text{общ}}$		$nmc-1$
Генотипы	$\frac{1}{cm} \sum_i T_{i..}^2 - \frac{T_{...}^2}{nmc} = S_n$		$n-1$
Среды	$\frac{1}{cn} \sum_k T_{.k.}^2 - \frac{T_{...}^2}{nmc} = S_m$		$m-1$
Генотипы $\times$ среды	$\frac{1}{c} \sum_{ik} T_{ik.}^2 - \frac{T_{...}^2}{nmc} - S_n - S_m = S_{nm}$		$(n-1)(m-1)$
Случайные отклонения	$\sum_{ikr} X_{ikr}^2 - \frac{1}{c} \sum_{ik} T_{ik.}^2 = S_e$		$nm(c-1)$
Источник вариации	Средние квадраты	Ожидаемые средние квадраты	
		Модель I	Модель II
Генотипы	$M_n$	$\sigma_e^2 + \frac{m}{n-1} \sum_i v_i^2$	$\sigma_e^2 + c\sigma_{G \times E}^2 + m\sigma_E^2$
Среды	$M_m$	$\sigma_e^2 + \frac{n}{m-1} \sum_k d_k^2$	$\sigma_e^2 + c\sigma_{G \times E}^2 + n\sigma_E^2$
Генотипы $\times$ среды	$M_{nm}$	$\sigma_e^2 + \frac{1}{(n-1)(m-1)} \sum_i \sum_k (dv)_{ik}^2$	$\sigma_e^2 + c\sigma_{G \times E}^2$
Случайные отклонения	$M_e$	$\sigma_e^2$	$\sigma_e^2$

Примечание.  $i = 1, 2, \dots, n$  ( $n$  – число генотипов);  $k = 1, 2, \dots, m$  ( $m$  – число сред);  $r = 1, 2, \dots, c$  ( $c$  – число повторностей).

Для установления существенности вкладов генотипов, сред и взаимодействия между ними в фенотипическую изменчивость популяции используется двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 2.1) [22, 82].

Интерпретация результатов дисперсионного анализа зависит от предположений относительно изучаемого материала. Если генотипы и среды являются неслучайными выборками, их эффекты считаются фиксированными и можно получить информацию о конкретных генотипах и средах. В этом случае используется модель I, в которой все эффекты, кроме независимо варьирующей  $e_{ikr}$ , рассматриваются как постоянные величины. Величина  $e_{ikr}$  распределена нормально с нулевым средним и дисперсией, равной  $\sigma_e^2$ .

Достоверность различий между эффектами генотипов, сред и взаимодействия определяется по  $F$ -критерию. При этом соответствующие средние квадраты сравниваются со средним квадратом случайных отклонений  $M_e$ :

для генотипов

$$F_{[n-1, nm (c-1)]} = M_n / M_e,$$

для сред

$$F_{[m-1, nm (c-1)]} = M_m / M_e,$$

для взаимодействия генотип  $\times$  среда

$$F_{[(n-1) (m-1), nm (c-1)]} = M_{nm} / M_e.$$

Если генотипы являются случайной выборкой из популяции, а среды – случайной выборкой из совокупности сред, используется модель II. В этом случае можно получить информацию о параметрах популяции генотипов в определенной совокупности сред.

Примем допущения модели I, тогда, согласно определению, эффект общей адаптивной способности  $i$ -того генотипа  $OAC_i$  равен  $v_i$ . Отклонение от суммы  $u + v_i$  будет составлять эффект специфической адаптивной способности  $i$ -того генотипа в  $k$ -той среде –  $CAC_{ik}$ . Этот эффект состоит из линейной (эффект  $k$ -той среды) и нелинейной части (эффект взаимодействия  $(vd)_{ik}$ ).

Для определения эффектов  $OAC_i$  и  $CAC_{ik}$  усредним значения фенотипов по повторностям. Тогда результаты испытания  $n$  генотипов в  $m$  средах можно записать в виде таблицы из  $nm$  клеток, в которой  $X_{i.}$  – сумма всех фенотипов  $i$ -того генотипа;  $X_{.k}$  – сумма всех фенотипов в  $k$ -той среде;  $X_{..}$  – общая сумма всех фенотипов;  $x_{ik}$  – фенотипическое значение  $i$ -того генотипа в  $k$ -той среде:

$$X_{i.} = \sum_k x_{ik} = x_{i1} + \dots + x_{ik} + \dots + x_{im},$$

$$X_{nk} = \sum_i x_{ik} = x_{1k} + \dots + x_{ik} + \dots + x_{nk},$$

$$X_{..} = \sum_i \sum_k x_{ik} = x_{11} + \dots + x_{1m} + \dots + x_{21} + \dots + x_{2m} + \dots + x_{nm},$$

$$x_{ik} = u + v_i + d_k + (vd)_{ik},$$

$$x_{ik} = u + OAC_i + CAC_{ik}.$$

Эффекты  $OAC$  и  $CAC$  вычисляются по следующим формулам:

$$u = \frac{1}{nm} X_{..};$$

$$OAC_i = v_i = \frac{1}{m} X_{i.} - \frac{1}{nm} X_{..},$$

$$d_k = \frac{1}{n} X_{.k} - \frac{1}{nm} X_{..},$$

$$(vd)_{ik} = x_{ik} - \frac{1}{m} X_{i.} - \frac{1}{n} X_{.k} + \frac{1}{nm} X_{..},$$

$$CAC_{ik} = d_k + (vd)_{ik} = x_{ik} - \frac{1}{m} X_{i.}$$

Варианса случайных отклонений для среднего значения фенотипа в определенной среде  $x_{ik}$  равна

$$\text{var}(x_{ik}) = \frac{\sigma_e^2}{c} = \sigma^2.$$

Варианса разности средних значений двух фенотипов

$$\text{var}(x_{ik} - x_{nm}) = 2\sigma^2.$$

Вариансы эффектов можно найти по формулам [83]:

$$\begin{aligned} \text{var}(u) &= \frac{1}{nm} \sigma^2, \quad \text{var}(v_i) = \frac{n-1}{nm} \sigma^2, \\ \text{var}(d_k) &= \frac{m-1}{nm} \sigma^2, \quad \text{var}(vd)_{ik} = \frac{nm-n-m+1}{nm} \sigma^2. \end{aligned}$$

Вариансы сумм эффектов вычисляются по формулам:

$$\text{var}(v_i + vd_{ik}) = \frac{n-1}{n} \sigma^2, \quad \text{var}(d_k + vd_{ik}) = \frac{m-1}{m} \sigma^2.$$

Вариансы разности эффектов равны:

$$\begin{aligned} \text{var}(v_i - v_n) &= \frac{2}{m} \sigma^2, \quad \text{var}(d_k - d_m) = \frac{2}{n} \sigma^2, \\ \text{var}(vd_{ik} - vd_{nm}) &= \left( \frac{n-2}{n} + \frac{m-2}{m} \right) \sigma^2, \\ \text{var}(v_i + vd_{ik} - v_n - vd_{nm}) &= \frac{2(n-1)}{n} \sigma^2, \\ \text{var}(d_k + vd_{ik} - d_m - vd_{nm}) &= \frac{2(m-1)}{m} \sigma^2. \end{aligned}$$

Для получения стандартной ошибки разности эффектов необходимо извлечь квадратный корень из соответствующей вариансы. Наименьшая существенная разница определяется умножением стандартной ошибки разности на величину  $Q$  [82, 84]. Сравнение генотипов по общей адаптивной способности можно провести путем сопоставления ОАС<sub>*i*</sub>. Для оценки способности *i*-того генотипа вступить во взаимодействие со средами можно использовать вариансу взаимодействия

$$\sigma_{(G \times E)_{gi}}^2 = \frac{1}{m-1} \sum_k (vd)_{ik}^2 - \frac{nm-n-m+1}{nm} \sigma^2.$$

В качестве меры стабильности *i*-того генотипа предлагается применять вариансу САС<sub>*i*</sub>:

$$\sigma_{\text{CAC}_i}^2 = \frac{1}{m-1} \sum_k (d_k + vd_{ik})^2 - \frac{m-1}{m} \sigma^2.$$

Предлагаемая методика оценки стабильности основана на объединении линейной и нелинейной части реакции генотипа на среду и этим отличается от метода R. W. Finlay, G. N. Wilkinson [18], где мерой стабильности является линейная реакция; метода G. Wricke [14], где стабильность оценивается по нелинейной реакции, и методов S. A. Eberhart, W. A. Russell [19], G. C. C. Tai [44], где введены соответствующие параметры линейной и нелинейной реакции генотипа.

Введем понятие относительной стабильности генотипа:

$$s_{gi} = \frac{\sigma_{CAC_i}}{u + OAC_i} \cdot 100\%.$$

Этот показатель позволит сравнивать результаты опытов, проведенных с различным набором культур, генотипов, сред и изучаемых признаков. По существу, относительная стабильность генотипа аналогична коэффициенту вариации при изучении его в ряде сред.

Отношение  $l_{gi} = \sigma_{(G \times E)_{gi}}^2 / \sigma_{CAC_i}^2$  может служить показателем нелинейности ответа  $i$ -того генотипа на среду. Если  $l_{gi} \rightarrow 1$ , генотип реагирует на большинство сред нелинейно; при  $l_{gi} \rightarrow 0$  преобладает линейная реакция генотипа на среду.

Реакцию генотипа на улучшение условий среды можно определить по величине коэффициента регрессии генотипа на среду [18, 19]

$$b_i = \sum_k x_{ik} d_k / \sum_k d_k^2.$$

Окончательная оценка селекционного материала зависит от поставленной селекционной задачи. Основными можно считать следующие направления адаптивной селекции: 1) отбор на САС к определенной среде; 2) отбор на ОАС к ряду сред; 3) отбор на ОАС с учетом стабильности [78–81]. Последнее направление предполагает наряду с ОАС контролировать стабильность и по существу является попыткой получения селекционной аналогии двух форм естественного отбора – движущей и стабилизирующей [41], т. е. того совершенного механизма, который создала природа для выделения наиболее приспособленных форм.

Отбор на ОАС с учетом стабильности требует определенного селекционного критерия, позволяющего сочетать в генотипе продуктивность и стабильность. В. В. Хангильдин и др. [9] применили для выявления селекционной ценности сорта формулу

$$S_c = \bar{x} \frac{x_{\text{lim}}}{x_{\text{opt}}},$$

что ограничивает возможности отбора двумя фонами (оптимальным и лимитирующим).

Мы предлагаем определить селекционную ценность генотипа СЦГ следующим образом:

$$\text{СЦГ}_i = u + OAC_i - p\sigma_{CAC_i}.$$

Обычный селекционный критерий  $p = 2, 3$  вряд ли применим, так как при большой  $\sigma_{\text{CAC}_i}$  возможны отрицательные значения  $\text{СЦГ}_i$ . В качестве первого приближения к достижению оптимального баланса при отборе по продуктивности и стабильности предлагается использовать среднее значение  $\text{СЦГ}$  в популяции, примерно равное  $0,5u$ . Тогда нетрудно установить связь между относительной стабильностью генотипов в среднем для популяции

$$\bar{s}_g \left( \bar{s}_g = \frac{s_{g1} + \dots + s_{gn}}{n} \right)$$

и числом

$$P \left( P = \frac{100}{2\bar{s}_g} \right).$$

Такой подход означает, что при низкой  $\bar{s}_g$  будет идти более интенсивный отбор на стабильность, а при высокой  $\bar{s}_g$  – на продуктивность.

Предлагаемой для вычисления  $\text{СЦГ}$  формулой можно пользоваться только в том случае, если отбор идет в сторону увеличения значения признака. Если отбираются генотипы с наименьшим значением признака, формула имеет вид

$$\text{СЦГ}_i = u + \text{OAC}_i + p\sigma_{\text{CAC}_i}.$$

При интерпретации вариантов САС возникает вопрос, насколько они информативны и могут ли они быть заменены вариантами взаимодействия генотипа и среды. Многие авторы [14, 19, 44] считают, что варианта взаимодействия генотип  $\times$  среда может быть принята в качестве меры стабильности генотипов. При этом статистическая оценка заслоняет биологическую сущность взаимодействия генотипа и среды, которая состоит в усилении или ослаблении эффектов сред. При несовпадении знаков эффектов среды и взаимодействия варианты САС генотипа уменьшаются (эффект компенсации), а при совпадении – увеличиваются (дестабилизирующий эффект). Поэтому при одинаковой вариансе взаимодействия генотипа и среды варианты САС генотипов могут отличаться. Аналогичные рассуждения применимы и для вариантов дифференцирующей способности среды ДСС (см. параграф 2.4).

В качестве иллюстрации эффекта компенсации (дестабилизации) может быть использована модель наследования количественного признака К. Mather, J. L. Jinks [85] с некоторыми дополнениями (табл. 2.2).

Для определения компенсирующего эффекта нами предложен коэффициент компенсации генотипа:

$$K_{gi} = \frac{\sigma_{\text{CAC}_i}^2}{\sigma_{\text{CAC}'}^2}, \text{ где } \sigma_{\text{CAC}'}^2 = \frac{1}{m-1} \sum_k d_k^2 - \frac{m-1}{m} \sigma^2,$$

т. е.  $\sigma_{\text{CAC}'}^2$  показывает, какова стабильность любого генотипа при отсутствии взаимодействия  $\sigma_{(G \times E)_{gi}}^2 = \sigma_{(G \times E)^{gn}}^2 = 0$ . Если  $\sigma_{\text{CAC}_i}^2 \rightarrow 0$ , то  $K_{gi} \rightarrow 0$ , что свиде-

тельствует о преобладании компенсирующего эффекта взаимодействия генотип  $\times$  среда. При  $K_{gi} = 1$  эффекты компенсации и дестабилизации близки. При  $K_{gi} > 1$  эффекты взаимодействия генотипа и среды совпадают по знаку с эффектами среды, и дисперсия  $\sigma^2_{\text{САС}_i}$  возрастает по сравнению с  $\sigma^2_{\text{САС}}$  (дестабилизирующий эффект). При отборе стабильных генотипов следует отдавать предпочтение генотипам с  $K_{gi} \leq 1$ .

**Таблица 2.2. Четыре фенотипа из двух генотипов в двух средах, выраженные как отклонения от общей средней (Mather, Jinks, [85] с дополнениями)**

Среда	Генотипы		Среднее значение	$\sigma^2_{G \times E}$	$\sigma^2_{\text{дсс}}$	Эффект
	АА	аа				
X	$v + d + (vd)$	$-v + d - (vd)$	$d$	$\Sigma(vd)^2$	$\Sigma(v + vd)^2$	дестабилизации
Y	$v - d - (vd)$	$-v - d + (vd)$	$d$	$\Sigma(vd)^2$	$\Sigma(v - vd)^2$	компенсации
Среднее значение	$v$	$-v$				
$\sigma^2_{G \times E}$	$\Sigma(vd)^2$	$\Sigma(vd)^2$				
$\sigma^2_{\text{САС}}$	$\Sigma(v + vd)^2$	$\Sigma(v - vd)^2$				
Эффект	дестабилизации	компенсации				

Примечание.  $v$  – эффект генотипов АА, аа;  $d$  – эффект сред X, Y;  $vd$  – эффект взаимодействия генотип  $\times$  среда.

Главное прикладное значение выявленного нами эффекта компенсации (дестабилизации) заключается в непредсказуемости экологической стабильности генотипов при использовании дисперсии  $\sigma^2_{(G \times E)}$  как критерия их выделения. Дисперсия САС дает более объективную информацию о стабильности генотипов по сравнению с дисперсиями взаимодействия генотипа и среды. Аналогичное утверждение верно и для дисперсий дифференцирующей способности среды (см. параграф 2.4) как параметра, характеризующего способность среды выявлять изменчивость в селекционируемой популяции.

Числовой пример применения предлагаемой методики оценки адаптивной способности и экологической стабильности генотипов и его обсуждение даны нами ранее [78–81].

Нами [81] проведено сравнение параметров стабильности, определенных по нашему методу и применяемым в настоящее время методам [19, 44]. Для этой цели использовались результаты испытания восьми образцов картофеля в трех провинциях Канады в течение двух лет [44]. Показано, что дисперсия взаимодействия генотипа и среды  $\sigma^2_{(G \times E)gi}$  дает практически такую же информацию о генотипе, что и соответствующие параметры нелинейной реакции на среду  $s^2_{d_i}$  [19] и  $\lambda_i$  [44]. Коэффициенты корреляции между  $\sigma^2_{(G \times E)gi}$  и  $s^2_{d_i}$ ,  $\sigma^2_{(G \times E)gi}$  и  $\lambda_i$



составили соответственно 0,996 и 0,996. Варианса  $\sigma_{\text{CАС}_i}^2$  более тесно связана с показателем нелинейной реакции на среду (коэффициенты корреляции между  $\sigma_{\text{CАС}_i}^2$  и  $b_i$ ,  $\sigma_{\text{CАС}_i}^2$  и  $s_{di}^2$  равны соответственно 0,709 и 0,761).

Методы [19, 44] позволяют выявить три параметра продуктивности и средовой устойчивости: среднее значение генотипа, показатели линейной и нелинейной реакции на среду. Графический метод выделения продуктивных и стабильных генотипов, предложенный [44], делает затруднительным одновременный отбор по трем параметрам и ограничивает возможности использования этих методов в селекционных программах.

Предлагаемый метод выгодно отличается от существующих тем, что позволяет выявить индивидуальную реакцию генотипов на среды по эффектам САС; сводит оценку стабильности к выявлению вариансы САС, а также показателя относительной стабильности  $s_{di}$ ; позволяет отбирать генотипы, сочетающие высокую продуктивность и средовую устойчивость по одному показателю – селекционной ценности генотипа СЦГ. Среди всех показателей стабильности ( $\sigma_{\text{CАС}_i}^2$ ,  $s_{gi}$ ,  $b_i$ ,  $K_{gi}$ ) мы отдаем предпочтение относительной стабильности генотипа  $s_{gi}$ , поскольку она не связана с ОАС и носит относительный характер.

Параметр относительной стабильности генотипа  $s_{gi}$  имеет под собой реальную биологическую основу и может служить мерой приспособленности генотипов к ряду сред. Согласно классификации параметров стабильности [10],  $s_{gi}$  может быть отнесен к параметрам группы А (тип стабильности 1). Эти параметры, согласно [72], наследуются и могут быть использованы в селекции для отбора стабильных генотипов.

Дополнительной информацией для выявления реакции генотипа на улучшение среды может служить коэффициент регрессии на среду  $b_i$ . Коэффициент регрессии  $b_i$  и коэффициент компенсации  $K_{gi}$  дают близкую информацию (коэффициент корреляции между ними 0,711), поскольку и тот и другой характеризуют способность генотипа обеспечить высокое (низкое) значение признака в благоприятных средах и низкое (высокое) в неблагоприятных.

### 2.3. Проблема фона в селекции растений

Эффективность отбора на различных этапах селекционного процесса во многом зависит от правильного выбора фона, на котором ведется отбор. Фон играет активную роль, обеспечивая ту или иную степень изменчивости в селектируемой популяции. М. М. Камшилов [86] указывает, что среда не только оценщик и сортировщик признаков, она ответственна и за особенности отбираемого материала. Рядом авторов выявлено влияние условий местности, года, элементов агротехники на эффективность селекционного процесса. Фон является элементом естественного отбора в косвенной форме, поскольку обеспечивает селекционное преимущество генотипов, специфически приспособленных к конкретным условиям среды.

Первым и наиболее важным качеством, которым должен обладать селекционный фон, является типичность, т. е. соответствие условий отбора средовым и агро-

техническим условиям, в которых в дальнейшем будет выращиваться сорт [41, 43, 87–89]. Отсутствие типичности может привести только к локальному преимуществу отобранного сорта. Требование типичности сложновыполнимо, в особенности на ранних этапах селекции, поскольку практически невозможно создать условия отбора в данной местности в течение года, которые соответствовали бы полному разнообразию погодно-климатических и агротехнических условий региона, где предполагается использовать сорт.

Для количественной оценки типичности среды используются два подхода. Первый основан на сопоставлении поведения сортов-тестеров в данной среде и во всех средах испытания, для чего обычно применяется коэффициент корреляции между значениями признака у сортов в среде и в среднем по всем средам [90, 91]. Возможно и установление связи между поведением сортов во всех средах методом диаллельных корреляций [92], для чего строится корреляционная матрица. Второй подход предполагает типизацию средовых условий по значению конкретных факторов среды на основе их многолетних наблюдений [12].

Вторым необходимым условием приемлемости фона для отбора является его способность выявлять изменчивость. Одна и та же популяция может быть фенотипически однообразной в одних условиях и разнообразной в других [93–100]. В естественных и искусственных популяциях имеется запас скрытой изменчивости, в особенности по трудноидентифицируемым признакам, а также признакам, по которым отбор не проводился. Этот запас изменчивости носит адаптивный характер, поскольку обеспечивает возможность приспособления к изменяющимся условиям среды. Е. Н. Синская [95] подразделила фоны по их способности выявлять изменчивость на три группы: стабилизирующий фон, в котором полиморфизм не проявляется; анализирующий фон, способствующий обнаружению изменчивости в популяции; нивелирующий фон – угнетающий жизнеспособность биотипов и нивелирующий различия между ними.

Автор пришла к выводу, что для разностороннего и глубокого биотипического анализа растительных популяций следует использовать методы, основанные на испытании в различных экологических условиях, и применять различные экспериментальные приемы (дробная яровизация, разные сроки посева и т. д.). Использование провокационных фонов нашло широкое применение в селекции на устойчивость к болезням, вредителям и абиотическим факторам среды.

Для количественной оценки изменчивости применяются генотипическая и фенотипическая варианты, коэффициент вариации, коэффициент наследуемости, регрессии среды на генотип [91, 98]. Последний подход по существу является зеркальным отражением метода [18], и ему свойственны те же недостатки, что и коэффициенту регрессии при оценке экологической стабильности.

Предложены различные подходы к изучению влияния факторов среды на характер изменчивости селектируемой популяции, которые в той или иной степени позволяют оценивать роль условий как дифференцирующего фактора [99–102]. Для сравнения опытов по их способности дифференцировать образцы [99] предложил индекс дифференциации

$$D = 200 \sum m / n(n-1),$$

где  $m$  – число сортов, которые данный сорт превзошел достоверно;  $n$  – число изучаемых сортов. В. А. Драгавцев и др. [31] разработали специальный тест рангового контроля продуктивности, который позволяет путем суммирования разницы между рангами в различных условиях выявлять, как влияет изменение факторов среды на характер изменчивости в селектируемой популяции. К. J. Frey с сотрудниками оценили ряд параметров изменчивости (генотипическая вариация, коэффициент наследуемости) генотипов овса в зависимости от условий окружающей среды [100–102]. Использование коэффициента наследуемости для прогнозирования эффекта отбора не дало положительного результата [102].

Авторы пришли к выводу, что коэффициент наследуемости, генетический коэффициент вариации, продуктивность среды дают недостаточно информации для распознавания оптимальной для селекции среды из-за взаимодействия генотип  $\times$  среда.

Большую значимость имеет сходство среды с той, в которой генотипы будут использоваться (типичность). На первостепенное значение типичности в иерархии параметров фона указывается в работах F. L. Allen et al. [90], J. Hamblin et al. [91], M. A. B. Fakorede [103].

Важным параметром фона является его продуктивность, которая оценивается по среднему значению всех генотипов в данных условиях среды или отклонению его от общей средней (индекс среды). Данные относительно того, какой фон оптимален для селекции, благоприятный или лимитирующий, противоречивы. По-видимому, этот параметр фона должен увязываться с двумя предыдущими, имеющими приоритетный характер. J. Hamblin et al. [91] считают, что продуктивность фона должна быть выше средней, чтобы обеспечить достаточный запас семян для дальнейшего испытания. Большой интерес представляет изучение связи между основными параметрами фона. По мнению авторов, оптимальный пункт испытания должен обеспечивать повторяемость урожайности сортов по годам. Повторяемость важна и для других параметров фона (типичность, дифференцирующая способность), для чего можно находить коэффициенты корреляции между параметрами сред в разные годы или при изменении набора генотипов [104].

К. D. Brown et al. [98] пришли к выводу, что оптимальная для селекции среда должна: 1) способствовать проявлению признака; 2) максимизировать генетическую вариацию; 3) минимизировать средовую вариацию генотип  $\times$  среда; 4) быть типичной; 5) доступной для эффективного и дешевого испытания; 6) сохранять условия 1–5 по годам.

Значительно усложняется выбор оптимальных сред при параллельном испытании генотипов на заключительных этапах селекции. В этом случае используются различные способы группировки сред на основе указанных выше критериев. Т. W. Horner, К. J. Frey [105] подразделили штат Айова на 4 субрайона на основе минимизации взаимодействия сорт  $\times$  среда в каждом из них при оценке сортов овса. А. А. Guitard [92], используя метод диаллельных корреляций, пришел к выводу, что число пунктов испытания ячменя может быть уменьшено с 10 до 5 без существенной потери информации.

J. Hamblin et al. [91] группировали среды для оценки сортов пшеницы в Западной Австралии на основе четырех критериев: типичности, способности среды выявлять изменчивость (по коэффициенту регрессии среды на генотип), урожайности выше средней по опыту и не отличающейся более чем на 20% от общей средней. Установлено, что ни одна из 25 местностей не соответствует всем четырем критериям. Авторы выявили четыре комбинации пунктов по трем критериям. Они были проверены по предсказующей способности урожая других сортов в другие годы испытания, после чего была выделена одна комбинация из трех пунктов для предварительной оценки сортов. Аналогичный опыт по выделению лучших местностей для отбора кукурузы в Нигерии на основе указанных выше принципов, а также с использованием метода А. С. Fasoulas [99] использовал М. А. В. Fakorede [103]. Ни один из 5 пунктов и 10 комбинаций двух пунктов не давал удовлетворительного предсказания средних значений сортов. Однако 5 комбинаций в трех пунктах имели значения, сходные со всеми 5 пунктами.

К. D. Brown et al. [98] предлагают два пути повышения эффективности оценки генотипов в крупномасштабных селекционных программах: 1) объединение сред испытания в гомогенные по норме реакции генотипов группы; 2) отбор оптимальных сред на основе объективных критериев. Первый этап проводится путем кластерного анализа, второй – на основе коэффициента регрессии среды на генотип как меры дифференциации и коэффициента детерминации как показателя точности, с которой среда дифференцирует генотипы.

Различные модификации кластерного анализа для группировки сред используются в работах ряда авторов [4, 47, 52, 53, 56, 106]. Для этой же цели применяется метод главных компонентов [107–109].

Анализ существующих методических подходов к оценке среды как фона для отбора позволяет сделать вывод об отсутствии комплексного подхода к оценке среды, который мог бы быть положен в основу выбора оптимальных сред.

## **2.4. Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе**

С целью комплексной оценки среды как фона для отбора нами предложен метод, основанный на статистической модели количественного признака, представленной в параграфе 2.2 настоящей главы [22, 78]. Метод предполагает испытание  $n$  генотипов в  $m$  средах и  $s$  повторностях. Первым этапом комплексной оценки среды является двухфакторный дисперсионный анализ. Установление достоверных различий между эффектами сред, а также эффектами взаимодействия генотип  $\times$  среда позволяет перейти к оценке параметров фона. Основными параметрами, характеризующими пригодность среды как фона, являются следующие: 1) типичность среды; 2) способность среды выявлять изменчивость в селектируемой популяции (дифференцирующая способность); 3) продуктивность среды; 4) повторяемость вышеперечисленных параметров среды по годам и при изменении набора генотипов.

Под типичностью конкретной среды понимается ее способность сохранять ранги генотипов, полученные при их усредненной оценке во всей совокупности сред, для которых ведется селекция. Количественной мерой типичности среды может служить коэффициент корреляции  $t_k$  между значениями признака у генотипов в данной среде и средними значениями генотипов при их изучении в ряде сред [90, 91, 104].

Для оценки способности среды выявлять изменчивость в популяции предлагаются следующие параметры.

Для сравнения сред по способности вызывать взаимодействие генотип  $\times$  среда

$$\sigma^2_{(G \times E)_{ek}} = \frac{1}{n-1} \sum_i (vd)_{ik}^2 - \frac{nm - n - m + 1}{nm} \sigma^2.$$

Для определения дифференцирующей способности  $k$ -той среды можно использовать дисперсию

$$\sigma^2_{ДСС_k} = \frac{1}{n-1} \sum_i (v_i + vd_{ik})^2 - \frac{n-1}{n} \sigma^2.$$

Дифференцирующая способность среды (ДСС) дает информацию о среде как фоне для отбора. Чем больше  $\sigma^2_{ДСС}$   $k$ -той среды, тем сильнее будет выявлен полиморфизм в популяции по данному признаку. Относительная дифференцирующая способность среды

$$\bar{s}_{ek} = \frac{\sigma_{ДСС_k}}{u + d_k} \cdot 100\%$$

позволяет сопоставить результаты исследований с разным набором культур, генотипов, сред и признаков.

Отношение  $l_{ek} = \frac{\sigma^2_{(G \times E)_{ek}}}{\sigma^2_{ДСС_k}}$  можно определить как коэффициент нелинейности ответа генотипа на среду. При  $l_{ek} \rightarrow 1$  изменчивость в  $k$ -той среде носит преимущественно нелинейный характер, а при  $l_{ek} \rightarrow 0$  – линейный.

Выявленный нами [79–81] эффект компенсации проявляется и при анализе дифференцирующей способности среды. При несовпадении знаков эффектов генотипа и взаимодействия дисперсия ДСС уменьшается, а при совпадении – увеличивается. Поэтому дисперсии взаимодействия генотип  $\times$  среда и ДСС дают неотжественную характеристику способности сред выявлять изменчивость.

Для количественной оценки установленного эффекта предлагается использовать коэффициент компенсации

$$K_{ek} = \frac{\sigma^2_{ДСС_k}}{\sigma^2_{ДСС'}},$$

$$\sigma^2_{ДСС'} = \frac{1}{n-1} \sum_i v_i^2 - \frac{n-1}{n} \sigma^2.$$

Варианса  $\sigma_{\text{ДСС}}^2$  показывает, какова дифференцирующая способность любой среды при  $\sigma_{(G \times E)_{ek}}^2 = \sigma_{(G \times E)_{em}}^2 = 0$ . Как провокационный фон предпочтительна среда, в которой преобладают эффекты дестабилизации.

Продуктивность  $k$ -той среды равна отклонению среднего значения всех генотипов в данной среде от среднего популяционного (эффект среды  $d_k$  – см. параграф 2.2). Повторяемость параметров среды можно оценить по коэффициентам корреляции  $r$  между параметрами среды в различных пунктах испытания в различные годы или при изменении набора генотипов.

При выборе среды как селекционного фона может создаваться ситуация, когда не ясно, какому из параметров следует отдать предпочтение (нетипичный фон может способствовать выявлению изменчивости, типичный – нивелировать ее и пр.). Необходим комплексный показатель, позволяющий ранжировать среды по их пригодности в качестве селекционного фона. А. В. Кильчевский [104] предложил использовать для этой цели коэффициент предсказуемости:

$$P_k = t_k s_{ek} / 100\%,$$

где  $t_k$  – коэффициент типичности  $k$ -той среды;  $s_{ek}$  – относительная дифференцирующая способность  $k$ -той среды.

При необходимости коэффициент предсказуемости может быть усреднен по пункту испытания или агроприему в различные годы, а также при испытании в данном пункте (на данном агрофоне) нескольких наборов генотипов. Естественно, что чем большее количество генотипов испытывалось в данном пункте в течение ряда лет на разных агрофонах, тем более объективной будет оценка коэффициента предсказуемости. Числовой пример применения предлагаемой методики оценки среды как фона для отбора и его обсуждение даны нами ранее [80–81].

При оценке типичности сред возникает вопрос, какие данные следует считать «точкой отсчета». R. E. Comstock [110] разработал концепцию целевой популяции (совокупности) сред (target population of environment – TPE), которая включает среды, обеспечивающие близкую информацию о наборе генотипов, т. е. лучший генотип будет лучшим в каждой среде совокупности. По существу, идея о TPE является реализацией принципа экологической целенаправленности селекционного процесса, так как R. E. Comstock считает, что каждая программа периодического отбора должна соответствовать определенной TPE. Дальнейшее развитие идея TPE получила в работе P. N. Fox, A. A. Rosielle [55], которые предложили считать центром цели долговременные средние данные испытания набора сортов в такой совокупности сред. Авторы ввели понятие идеального опыта, ранжирующего набор генотипов идентично их долговременному среднему значению при испытании в течение нескольких лет в ряде пунктов региона, где ведется отбор. Генотипы, отобранные в «неидеальном» пункте в течение короткого периода испытания, могут оказаться далеко не лучшими при более широкой их проверке. Авторы предложили также применять сравнительный набор сортов для оценки расположения каждой среды относительно селекционной цели. Рекомендации использовать справочный набор генотипов содержатся в работах ряда авторов [4, 105, 108, 111].



А. В. Кильчевским [104, 112] предложен следующий способ применения концепции «целевой совокупности сред» на различных этапах селекционного процесса. Селекционный материал оценивается в процессе селекционно-семеноводческой работы и производственного использования в шести основных совокупностях сред. Каждая совокупность сред представляет собой погодно-климатические и агротехнические условия в различные годы испытания в следующих пунктах: 1) генбанки, генколлекции; 2) научно-исследовательские учреждения, создающие сорт; 3) несколько научно-исследовательских и опытных учреждений, проводящих экологическое сортоиспытание; 4) сеть сортоучастков государственного сортоиспытания; 5) специализированные семеноводческие хозяйства; 6) хозяйства, занимающиеся производством данной культуры.

Общая направленность селекционного процесса – увеличение количества пунктов испытания и переход от последовательной оценки материала в одном пункте за один год к параллельной оценке в нескольких пунктах в течение нескольких лет.

Идеальным центром цели «целевой совокупности сред» были бы средние значения признака у сортов при многолетнем их возделывании в условиях производства в ряде пунктов региона, для которого ведется селекция. Однако, как правило, такие данные отсутствуют. Поэтому точкой отсчета для оценки типичности среды и ее предсказуемости могут служить средние данные по группе сортов при многолетнем их использовании в качестве стандартов в государственном сортоиспытании в регионе (республике). Таким путем можно оценить основные параметры в любой совокупности сред: в пунктах экологического сортоиспытания, а также в пунктах, где проводится селекционная работа на ранних этапах селекционного процесса (коллекционный и селекционные питомники). Целесообразно на всех этапах селекции использовать 3–4 единых сорта-стандарта для эффективного контроля за фоном для отбора, что даст возможность корректировать интенсивность отбора в зависимости от предсказующей способности среды [81, 104, 113]. Предложенная [104, 112] концепция основных совокупностей сред в селекции растений предъявляет следующие требования к первым пяти совокупностям сред:

1) совокупность сред должна моделировать разнообразие предсказуемых и непредсказуемых условий производства в том регионе, для которого ведется отбор;

2) схема селекционного процесса должна позволять вести оценку не только среднего значения признака генотипа, но и его экологической стабильности, а также давать возможность анализировать и оптимизировать параметры среды как фона для отбора;

3) в селекционном процессе должен быть реализован принцип экологической направленности на конечную совокупность сред – производственные условия региона, где будет возделываться сорт. Для этого необходимо использование на различных этапах биологических индикаторов (сортов-тестеров), ранее испытанных в Госсортосети.

Предлагаемый подход позволит рассматривать отдельные этапы селекционного процесса как единое целое, обосновать методические подходы к выбору



пунктов экологического сортоиспытания, правильность расположения селекционного учреждения, выбор агроприемов, соответствующих селекционной задаче. Ошибки в выборе фона на ранних этапах селекционного процесса могут привести к выбраковке ценного материала и значительно снизить эффективность селекции.

Концепция основных совокупностей сред является практическим применением использования понятия «большой информационный канал» в селекции растений [112, 114]. Снятие информационных помех, связанных с взаимодействием генотип × среда на каждом этапе селекционного процесса, позволит повысить качество эколого-генетической информации и улучшить результативность селекции.

\* \* \*

Оценка взаимодействия генотипа и среды на различных этапах селекционного процесса является важнейшим элементом экологизации селекции и повышения эффективности отбора. Разработанный нами статистический метод позволяет выявлять приспособительные возможности генотипов (общую и специфическую адаптивную способность, экологическую стабильность), а также устанавливать основные параметры среды как фона для отбора (типичность, дифференцирующую и предсказующую способность). Наиболее приемлемо использование метода на первых и заключительных этапах селекции (выбор исходного материала, питомник гибридизации, конкурсное, экологическое и государственное сортоиспытание, селекция на гетерозис). Для отдельных культур с высоким коэффициентом размножения (к примеру томат) возможно его применение в ранних поколениях при оценке на различных агрофонах. Возможно также применение метода в культуре *in vitro*. Следует сказать, что увеличение объема работ по испытанию генотипов на различных средах многократно компенсируется повышением информативности селекции. При этом особая роль отводится правильному выбору агрофонов (уровень энерговклада, интенсивность и продолжительность абиотических и биотических стрессов и др.). Главный принцип при этом – экологическая направленность на целевую совокупность сред (почвенно-климатические и агротехнические условия возделывания сорта).

Разработанный метод оценки ВГС прошел широкую апробацию селекционерами Беларуси, России, Украины, был представлен на секциях Европейской ассоциации исследователей в области селекции растений EUCARPIA. Наши российские коллеги В. Ф. Пивоваров, Л. Г. Добруцкая и др. [115–117] (Всероссийский Институт селекции и семеноводства овощных культур), используя разработанную нами методику оценки ВГС, провели большое количество экспериментов по экологической оптимизации селекции и семеноводства на обширной территории Российской Федерации и обобщили результаты в ряде монографий.

Таким образом, оценка различных аспектов ВГС в селекции растений позволяет значительно повысить эффективность селекционного процесса за счет двух важнейших составляющих селекции – экологизации и информатизации.

## Литература

1. *Bradshaw A. D.* Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // *Advances in genetics*. – New York; London, 1965. – Vol. 13. – P. 115–155.
2. *Allard R. W., Hansche P. E.* Some parameters of population variability and their implications in plant breeding // *Advances in agronomy*. – New York; London, 1964. – Vol. 16. – P. 281–325.
3. *Мамонтова В. Н.* Селекция и семеноводство яровой пшеницы: Избр. тр. – М., 1980. – 287 с.
4. *Моргунов А. И.* Влияние условий отбора и испытания на результаты оценки селекционного материала (яровая мягкая пшеница): Дис. ... канд. с.-х. наук. – Немчиновка, 1985.
5. *Lewis D.* Gene-environment interactions. A relationship between dominance and variability, heterosis, phenotypic stability and variability // *Heredity*. – 1954. – Vol. 8, N. 3. – P. 333–356.
6. *Langer I. L., Frey K. I., Bailey T.* Associations among productivity production response and stability indexes in oat varieties // *Euphytica*. – 1979. – Vol. 28, N 1. – P. 17–24.
7. *Соболев Н. А.* Методика оценки экологической стабильности сортов и генотипов // *Проблемы отбора и оценки селекционного материала*. – Киев, 1980. – С. 100–106.
8. *Сазонова Л. В., Власова Э. А.* Корнеплодные растения: морковь, сельдерей, петрушка, пастернак, редис, редька. – Л., 1990. – 296 с.
9. *Хангильдин В. В., Шаяхметов И. Ф., Мардамышин А. Г.* Гомеостат компонентов урожая зерна и предпосылки к созданию модели сорта яровой пшеницы // *Генетический анализ количественных признаков растений*. – Уфа, 1979. – С. 5–39.
10. *Lin C. S., Binns M. R.* A superiority measure of cultivar performance for cultivar-location data // *Canad. J. Plant Sci.* – 1988. – Vol. 68, N 1. – P. 193–198.
11. *Lin C. S., Binns M. R.* A method of analyzing cultivar x location x year experiments: a new stability parameter // *Theor. Appl. Genet.* – 1988. – Vol. 76, N 3. – P. 425–430.
12. *Григорян Э. М.* Эколого-генетическая модель формирования урожая ярового ячменя: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1982.
13. *Plaisted R. L., Peterson L. C.* A technique for evaluating the ability of selection to yield consistently in different locations and seasons // *Amer. Potato J.* – 1959. – Vol. 36, N 10. – P. 381–385.
14. *Wricke G.* Über line methoden zur Erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen // *Z. Pflanzenzüchtung*. – 1962. – B. 47, N 1. – S. 92–96.
15. *Wricke G.* Über eine biometrische methoden zur erfassung der ökologischen anpassung // *Acta Agric. Scand.* – 1966. – Suppl. 16. – P. 98–101.
16. *Byth D. E.* A conceptual basis of Gx E interactions for plant improvement // *Proc. 3rd Intern. Congr. SABRAO. Plant Breed Papers*. – Canberra, 1977. – Vol. 1, Sec. 3 (d). – P. 16–22.
17. *Yates F., Cochran W. G.* The analysis of groups of experiments // *J. Agric. Sci.* – 1938. – Vol. 28, N 4. – P. 566–580.
18. *Finlay K. W., Wilkinson G. H.* The analysis of adaptation in plant breeding programmes // *Austral. J. Agric. Res.* – 1963. – Vol. 14, N 6. – P. 742–754.
19. *Eberhart S. A., Russell W. A.* Stability parameters for comparing varieties // *Crop Sci.* – 1966. – Vol. 6, N 1. – P. 36–40.
20. *Пакудин В. З.* Параметры экологической пластичности сортов и гибридов // *Теория отбора в популяциях растений*. – Новосибирск, 1976. – С. 178–189.
21. *Пакудин В. З., Лопатина Л. М.* Методы оценки экологической пластичности сортов сельскохозяйственных растений // *Итоги работ по селекции и генетике кукурузы*. – Краснодар, 1979. – С. 113–121.
22. *Хотылева Л. В., Тарутин Л. А.* Взаимодействие генотипа и среды: Методы оценки. – Минск, 1982. – 109 с.
23. *Perkins J. M., Jinks J. L.* Environmental and genotype – environmental components of variability. IV. Non-linear interactions for multiple inbred lines // *Heredity*. – 1968. – Vol. 23, N. 3. – P. 525–535.
24. *Freeman G. H., Perkins J. M.* Environmental and genotype – environmental components of variability. VIII. Relations between genotypes grown in different environments and measures of these environments // *Heredity*. – 1971. – Vol. 27, N. 1. – P. 15–23.
25. *Литун П. П.* Взаимодействие генотип–среда в генетических и селекционных исследованиях и способы его изучения // *Проблемы отбора и оценки селекционного материала*. – Киев, 1980. – С. 63–93.

26. *Льву Нзюк Чинь*. Количественные методы оценки пластичности генотипов растений: Дис. ... канд. с.-х. наук. – Харьков, 1984.
27. *Virk D. S., Singh N. B., Srivastava M., Harinarayana G.* Regression analysis for general adaptation in pearl millet using different environmental indices // *Theor. Appl. Genet.* – 1984. – Vol. 68, N 6. – P. 509–513.
28. *Gusmao L.* An adequate design for regression analysis of yield trial // *Theor. Appl. Genet.* – 1985. – Vol. 71, N 2. – P. 314–319.
29. *Miezan K., Milliken G. A., Liang G. H.* Using regression coefficient as a stability parameter in plant breeding programs // *Theor. Appl. Genet.* – 1979. – Vol. 54, N 1. – P. 7–9.
30. *Hardwick R. C.* The analysis of genotype  $\times$  environment interactions: What does is mean if varietal stability is linearly related to varietal performance // *Euphytica.* – 1981. – Vol. 30, N 1. – P. 217–221.
31. *Драгацьев В. А., Цильке П. А., Рёйтер Б. Г. и др.* Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. – Новосибирск, 1984. – 230 с.
32. *Westcott B.* Some methods of analyzing genotype – environment interaction // *Heredity.* – 1986. – Vol. 56, N 2. – P. 243–253.
33. *Virk D. S., Chahal S. S., Pooni H. S.* Repeatability of stability estimators for downy mildew incidence in pearl millet // *Theor. Appl. Genet.* – 1985. – Vol. 70, N 1. – P. 102–106.
34. *Boyd W. J. R., Konzak C. F.* Discriminating between adapted genotypes of high mean yield over environments // *Proc. 3 rd. Intern. Congr. SABRAO. Plant Breed Papers.* – Canberra, 1977. – Vol. 1, Sec. 3 (d). – P. 46–50.
35. *Easton H. S., Clements R. J.* The interaction of wheat genotypes with a specific factor of the environment // *Agric. Sci.* – 1973. – Vol. 80. – P. 43–52.
36. *Knight R.* The measurement and interpretation of genotype – environment interactions // *Euphytica.* – 1970. – Vol. 19, N 2. – P. 225–235.
37. *Mungomery V. E., Shorter R., Byth D. E.* Genotype  $\times$  environment interactions and environmental adaptation. 1. Pattern analysis – application to soya bean populations // *Austral. Journ. Agric. Res.* – 1974. – Vol. 25, N 1. – P. 59–72.
38. *Powell W., Caligari P. D. S., Philips M. S., Jinks J. L.* Some methods of analysing genotype – environment interaction // *Heredity.* – 1986. – Vol. 56, N 2. – P. 243–253.
39. *Hardwick R. C., Wood J. T.* Regression methods for studying genotype – environment interactions // *Heredity.* – 1972. – Vol. 28, N. 2. – P. 209–222.
40. *Lerner I. M.* Genetic homeostasis. – New York, 1954. – 134 p.
41. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М., 1968. – 451 с.
42. *Morishima H., Oka H. I.* Phenotypic plasticity, growth pattern and yield stability // *Adaptability in plants: Use and management of biological resources.* – Tokyo, 1975. – Vol. 2. – P. 133–140.
43. *Жученко А. А.* Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиогенез). – Кишинев, 1980. – 587 с.
44. *Tai G. C. C.* Genotypic stability analysis and its application to potato regional trials // *Crop Sci.* – 1971. – Vol. 11, N 2. – P. 184–190.
45. *Zhang Q., Geng S.* A method of estimating varietal stability for data of long term trials // *Theor. Appl. Genet.* – 1986. – Vol. 71, N 6. – P. 810–814.
46. *Островерхов В. О.* Сравнительная оценка экологической пластичности сортов сельскохозяйственных культур // *Генетика количественных признаков с.-х. растений.* – М., 1978. – С. 128–141.
47. *Abou-El-Fittouh, Rawlings H. A., Miller P. A.* Classification of environments to control genotype by environment interaction with application to cotton // *Crop Sci.* – 1969. – Vol. 9, N 2. – P. 135–140.
48. *Williams W. T., Gillard P.* Pattern analysis of a grazing experiment // *Austral. Journ. Agric. Res.* – 1971. – Vol. 22, N 3. – P. 245–260.
49. *Lin C. S., Thompson B.* An empirical method of grouping genotypes based on a linear function of the genotype – environment interactions // *Heredity.* – 1975. – Vol. 34, N. 2. – P. 255–263.
50. *Byth D. E., Eiseemann R. L., De Lacy I. H.* Two-way pattern analysis of a large date set to evaluate genotypic adaptation // *Heredity.* – 1976. – Vol. 37, N. 2. – P. 189–201.
51. *Eiseemann R. L., Byth D. E., De Lacy I. H., Taylor P. I.* A new approach to the analysis of genotypic adaptation and genotype  $\times$  environment interactions // *Proc. 3 rd. Intern. Congr. SABRAO. Plant Breed Papers.* – Canberra, 1977. – Vol. 1, Sec. 3 (d). – P. 25–41.

52. *Eisemann R. L., Byth D. E., De Lacy I. H., Taylor P. I.* A comparison of some methods of analysis of GxE interactions and adaptation responses in a large data set // Proc. 3rd Intern. Congr. SABRAO. Plant Breed Papers. – Canberra, 1977. – Vol. 1, Sec. 3 (d). – P. 41–46.
53. *Chadery A., Evenson E., Cress C. E.* Classification of environments and genotypes in wheat // Crop Sci. – 1980. – Vol. 20, N 6. – P. 707–710.
54. *Lin C. S.* Grouping genotypes by a cluster method directly related to genotype – environment interaction mean square // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol. 62, N 3. – P. 277–280.
55. *Fox P. N., Rosielle A. A.* Reference sets of genotypes and selection for yield in unpredictable environments // Crop Sci. – 1982. – Vol. 22, N 6. – P. 1171–1175.
56. *Ramey T. B., Rosielle A. A.* Hass cluster analysis: a new method of grouping genotypes or environments in plant breeding // Theor. Appl. Genet. – 1983. – Vol. 66. – P. 131–133.
57. *Souza E., Sorrells M. E.* Relationships among 70 North American oat germplasms: I Cluster analysis using quantitative characters // Crop Sci. – 1991. – Vol. 31, N 3. – P. 599–605.
58. *Souza E., Sorrells M. E.* Relationships among 70 north American oat germplasms: II Cluster analysis using quantitative characters // Crop Sci. – 1991. – Vol. 31, N 3. – P. 605–612.
59. *Goodall D. W.* Objective methods for the classification of vegetation. The use of positive inter-specific correlation // Austr. J. Bot. – 1953. – Vol. 1. – P. 39–63.
60. *Williams W. T., Lambert J. M.* Multivariate methods in plant ecology. II The use of an electronic digital computer for association analysis // J. Ecol. – 1960. – Vol. 48. – P. 689–710.
61. *Sokal R. R., Sneath P. H. A.* Principles of numerical taxonomy. – San Francisco, 1963. – 359 p.
62. *Broich S. L., Palmer R. G.* A cluster analysis of mild and domesticated soybean phenotypes // Euphytica. – 1980. – Vol. 29, N 1. – P. 23–32.
63. *Hayward M. D., De Lacey I. M., Tyler B. F., Drake D. W.* The application of pattern analysis for the recognition of adaptation in a collection of *Lolium multiflorum* populations // Euphytica. – 1982. – Vol. 31, N 2. – P. 383–396.
64. *Singh D.* Selecting of isoresponsive genotypes in toria (*Brassica campestris* L.) based on the pattern of response to environmental variations: a proposed method // Theor. Appl. Genet. – 1985. – Vol. 70, N 4. – P. 413–416.
65. *Cormack R. M.* Testing a linear relation among variances // J. Royal Stat. Soc. – 1971. – Vol. 34. – P. 321–367.
66. *Qualset C. O.* Population structure and performance in wheat // Proc. III Intern. Wheat Genet. Symp. / Eds. K. W. Finlay, K. W. Shepherd. – New Delhi, 1968. – P. 397–402.
67. *Luthra O. P., Kakar S. N., Singh R. K.* Genotype-environment interaction and ranking of varieties in wheat // Proc. 3rd Intern. Congr. SABRAO. Plant Breed Papers. – Canberra, 1977. – Vol. 1, Sec. 3 (d). – P. 22–25.
68. *Hung T. N., Slepser D. A., Hunt K. L.* Genotype – environment interactions and stability analysis for herbage yield of tall Fescue Synthetics // Crop Sci. – 1980. – Vol. 20, N 2. – P. 221–224.
69. *Becker H. C.* Correlations among some statistical measures of phenotypic stability // Euphytica. – 1981. – Vol. 30, N 3. – P. 835–840.
70. *Luthra O. P., Singh R. K.* A comparison of different stability models in wheat // Theor. Appl. Genet. – 1974. – Vol. 45, N 4. – P. 143–149.
71. *Lin C. S., Binns M. R.* Comparison of unpredictable environmental variation generated by year and by seeding time factors for measuring type 4 stability // Theor. Appl. Genet. – 1989. – Vol. 78. – P. 61–64.
72. *Lin C. S., Binns M. R.* Genetic properties of four types of stability parameter // Theor. Appl. Genet. – 1991. – Vol. 82, N 4. – P. 505–509.
73. *Francis N. R., Kannenberg L. W.* Yield stability studies in shortseason maize. I A descriptive method for grouping genotypes // Canad. J. Plant Sci. – 1978. – Vol. 58, N 4. – P. 1029–1034.
74. *Shukla G. K.* Some statistical aspects of partitioning genotype – environmental components of variability // Heredity. – 1972. – Vol. 29. – P. 237–245.
75. *Simmonds N. W.* Variability in cropplants, its use and conservation // Biol. Rev. – 1962. – Vol. 37, N 3. – P. 422–465.
76. *Breeding wide adaptability // Adaptability in plants: Use and management of biological resources.* – Tokyo, 1975. – Vol. 2. – P. 177–185.

77. Кильчевский А. В. Оценка общей и специфической адаптивной способности генотипов // Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. – Кишинев, 1984. – С. 44–45.
78. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Определение адаптивной способности генотипов и дифференцирующей способности среды // Докл. АН БССР. – 1985а. – Т. 29, № 4. – С. 374–376.
79. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение I. Обоснование метода // Генетика. – 1985б. – Т. 21, № 9. – С. 1481–1490.
80. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение II. Числовой пример и обсуждение // Генетика. – 1985в. – Т. 21, № 9. – С. 1491–1498.
81. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Генотип и среда в селекции растений. – Минск, 1989. – 191 с.
82. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Минск, 1973. – 319 с.
83. Савченко В. К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнокачественных наборов родительских форм // Методики генетико-селекционных и генетических экспериментов. – Минск, 1973. – С. 48–77.
84. Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. – М., 1961. – 503 с.
85. Mather K., Jinks J. L. Biometrical Genetics. – New York; London, 1971. – P. 1–64.
86. Камшилов М. М. Онтогенез и эволюция // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л., 1972. – С. 168–186.
87. Вавилов Н. И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции растений: В 3 т. – М.; Л., 1935. – Т. 1. – С. 1–16.
88. Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции растений: В 3 т. – М.; Л., 1935. – Т. 1. – С. 17–74.
89. Серебровский А. С. Селекция животных и растений. – М., 1969. – 295 с.
90. Allen F. L., Comstock R. E., Rasmusson D. C. Optimal environments for yield testing // Crop Sci. – 1978. – Vol. 18, № 5. – P. 747–751.
91. Hamblin J., Fisher H. M., Ridings H. J. The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation // Euphytica. – 1980. – Vol. 29, N 1. – P. 161–168.
92. Guitard A. A. The use of diallel correlations for determining the relative locational performance of varieties of barley // Canad. J. Plant Sci. – 1960. – Vol. 40, N 4. – P. 645–651.
93. Cook O. F. Cotton improvement through type selection with special reference to the Acala variety // U. S. Agric. depart. techn. bul. – Washington, 1932. – № 302. – P. 1–62.
94. Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. – 1957. – № 21, вып. 4. – С. 18–44.
95. Синская Е. Н. Учение о популяциях и его значение в растениеводстве // Вестн. с.-х. наук. – 1958а. – № 1. – С. 52–61.
96. Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. – 1958б. – № 9. – С. 5–13.
97. Синская Е. Н., Борковская В. А. К методике анализа растительных популяций // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. – 1960. – Т. XV, вып. 1. – С. 77–89.
98. Brown K. D., Sorrells M. E., Coffman W. R. A method for classification and evaluation of testing environments // Crop Sci. – 1983. – Vol. 23, N 5. – P. 889–893.
99. Fasoulas A. C. Rating cultivars and trials in applied plant breeding // Euphytica. – 1963. – Vol. 32, N 3. – P. 939–943.
100. Johnson G. R., Frey K. J. Heritability of quantitative attributes of oats (*Avena* sp.) at varying levels of environmental stress // Crop Sci. – 1967. – Vol. 7, N 1. – P. 45–46.
101. Vela-Gardenas M., Frey K. J. Optimum environment for maximum heritability and genetic gain from selection // Iowa State J. Sci. – 1972. – Vol. 46, N 3. – P. 381–394.
102. Mc Neill, Frey K. J. Gains from selection and heritabilities in oat populations tested in environments with varying degrees of productivity levels // Egypt. J. Genet. Cytol. – 1974. – Vol. 3, N 1. – P. 79–86.
103. Fakorede M. A. B. Selection of sites for preliminary maize yield trials in rainforest zone of south-western Nigeria // Euphytica. – 1986. – Vol. 35, N 2. – P. 441–447.

104. Кильчевский А. В. Комплексный подход к оценке среды как фона для отбора в селекционном процессе // Докл. АН БССР. – 1986. – Т. 30, № 9. – С. 846–849.
105. Horner T. W., Frey K. J. Methods for determining areas for oat varietal recommendations // Agron. J. – 1957. – Vol. 49, N 6. – P. 313–315.
106. Campbell L. G., Lafever H. N. Cultivar-environment interactions in soft red winter wheat yield tests // Crop Sci. – 1977. – Vol. 17, N 4. – P. 604–608.
107. Googchild N. A., Boyd W. J. R. Regional and temporal variations in wheat yield in Western Australia and their plant breeding implications // Austral. Journ. Agric. Res. – 1975. – Vol. 26, N 2. – P. 209–217.
108. Boyd W. J. R., Googchild N. A., Waterhouse W. K., Singh B. B. An analysis of climatic environments for plant breeding purposes // Austral. Journ. Agric. Res. – 1976. – Vol. 27. – P. 19–33.
109. Fox P. N., Ratjen A. J. Relationships between sites used in the interstate wheat variety trials // Austral. Journ. Agric. Res. – 1981. – Vol. 32, N 5. – P. 691–702.
110. Comstock R. E. Quantitative genetics and the design of breeding programs // Proc. Int. Conf. Quant. Genet. Ames. – Iowa, 1977. – P. 705–718.
111. Неттевич Э. Д., Моргунов А. И., Максименко М. М. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на стабильность урожайности и качества зерна // Вестн. с.-х. наук. – 1985, № 1. – С. 66–74.
112. Кильчевский А. В. Генетико-экологические основы селекции растений // Информ. вестник БОГИС. – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 518–526.
113. Смиряев А. В., Мартынов С. П., Кильчевский А. В. Биометрия в генетике и селекции растений. – М., 1992. – 269 с.
114. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Экологическая селекция растений. – Минск, 1997. – С. 372.
115. Пивоваров В. Ф., Добруцкая Е. Г., Балашова Н. Н. Экологическая селекция сельскохозяйственных растений (на примере овощных культур). – М., 1994. – 248 с.
116. Пивоваров В. Ф., Арамов М. Х. Экологическая селекция томата. – М., 1996. – 232 с.
117. Экологические основы селекции и семеноводства овощных культур. – М., 2000. – 592 с.



## Глава 3

### ГЕНЕТИКА ГЕТЕРОЗИСА

Гетерозис, или гибридная мощьность, как общебиологическое явление предполагает скрещивание родительских линий, сортов или пород, которое в результате приводит к получению гибридов первого поколения, превосходящих исходные формы по продуктивности, скорости развития, размерам, фертильности и другим признакам. Феномен гетерозиса интенсивно используется в практике растениеводства и животноводства при выращивании сельскохозяйственной продукции, а также как мощный резерв эволюции. И хотя экономическая целесообразность использования эффекта гетерозиса в практике сельского хозяйства продемонстрирована при выращивании гибридов  $F_1$  многих культур, теоретические предпосылки и генетические механизмы этого явления остаются дискуссионными.

Исследования причин гетерозиса с использованием генетико-статистических моделей привели к построению гипотез, в основу которых положен эффект взаимодействия наследственных факторов, полученных гибридами от родительских форм. Предложенные в начале XX в. гипотезы доминирования [1, 2] и сверхдоминирования [3, 4] наследственных факторов возникли при первых же попытках объяснить гибридную мощьность у растений. Между собой эти гипотезы различаются в зависимости от того, какой вид наследственных факторов рассматривается каждой из них в качестве главной причины гетерозиса. Необходимость построения гипотез возникла в связи с решением практических задач в селекции гибридной кукурузы. Авторами этих гипотез стали ученые, которым принадлежит главная заслуга в разработке основных принципов и методов получения межлинейных гибридов кукурузы, завоевавших признание во всем мире как самого эффективного пути повышения продуктивности растений. Обе эти гипотезы дошли до наших дней и с некоторыми изменениями являются и сегодня основными концепциями гетерозиса.

В качестве основной генетической идеи, способной связать имеющиеся фрагменты в общую теорию гетерозиса, по мнению Н. В. Турбина, может служить теория генетического баланса [5–7], которая предполагает, что нормальное развитие признака есть результат определенного равновесия между противоположно направленными действиями различных наследственных факторов на данный признак.

Накоплено большое количество данных, свидетельствующих о важной роли в проявлении гетерозиса ядерно-цитоплазматических взаимодействий [8], био-



энергетических процессов [9], взаимодействий генотипа и среды [10, 11]. В последние годы для решения проблемы гетерозиса интенсивно привлекаются методы молекулярной генетики.

Однако сколько бы мы ни расширяли спектр методов, вскрывающих причины гетерозиса, все они направлены на выяснение характера действия и взаимодействия генов, контролирующих развитие тех или иных хозяйственно важных признаков, которые в большинстве своем являются количественными. Поэтому центральным звеном в проблеме гетерозиса остается изучение на всех уровнях генетики количественных признаков.

### 3.1. Модель гетерозиса при аддитивно-доминантном характере наследования признака

Сегодня известны три возможные генетические причины гетерозиса: доминирование (от неполного до полного), сверхдоминирование и эпистаз. Прежде чем давать характеристику каждой из этих возможных причин, рассмотрим простую статистическую модель гетерозиса.

Однолокусная модель гетерозиса допускает, что генотип контролируется одним геном с двумя аллелями  $A$  и  $a$ . Влияние этого гена можно описать двумя параметрами, если значения этих параметров известны. В системе, предложенной R. Fischer [12] и принятой многими исследователями, разрабатывающими теорию наследования количественных признаков [13], параметр  $d$  отражает фенотипические различия между двумя гомозиготами  $AA$  и  $aa$ , параметр  $h$  – отклонение гетерозиготы  $Aa$  от средней двух гомозигот, которая принимается в качестве точки отсчета и обозначается через  $m$ . Эффекты гена в отношении величины признака можно представить как:

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ d_a & h_a & -d_a \end{array}$$

из чего видно, что вклады аллелей в аддитивную (или фиксированную) генетическую изменчивость пропорциональны  $d$ , в то время как  $h$  отражает эффект доминирования одного из аллелей гена и отвечает вкладу в нефиксированную наследственную изменчивость.

Относительные значения  $d_a$  и  $h_a$  зависят от степени доминирования. При отсутствии доминирования  $h_a = 0$ , при доминировании аллеля  $A$   $h_a$  положительно, при доминировании  $a$   $h_a$  отрицательно. При полном доминировании  $h_a = \pm d_a$ , поэтому степень доминирования можно оценить как  $h_a/d_a$ . Все это справедливо для любой пары генов.

При полигенном наследовании, когда  $n$  генов контролируют признак, все эффекты по каждому локусу суммируются с учетом знаков. Среднее значение признака для гомозиготных линий поэтому будет равно  $P_1 = m + \Sigma(d) = m + [d]$  (линия, у которой все гены представлены плюс-аллелями),  $P_2 = m - \Sigma(d) = m - [d]$  (линия, у которой все гены представлены минус-аллелями) при условии, что  $d_a = d_b = \dots = d_k = d$ .

Поклоение  $F_1$ , полученное от скрещивания гомозиготных линий, будет гетерозиготным по всем  $k$ -генам. Если особи этого поколения выращиваются в сходных условиях, то среднее значение признака у них будет отклоняться от среднего значения для родителей, равного  $m$ , на  $\Sigma(h) = [h]$  (если принять  $h_a = h_b = \dots = h_k = h$ ). Среднее значение  $F_1$  можно представить как

$$F_1 = m + [h] \quad (3.1)$$

и меру среднего доминирования можно оценить как  $[h]/[d]$ .

Все вышеизложенное характеризует так называемую аддитивно-доминантную модель наследования количественного признака, т. е. модель при отсутствии неаллельного взаимодействия.

Поскольку мы определили гетерозис как величину, на которую среднее значение признака в поколении  $F_1$  превышает значение этого признака у лучшего из родителей, его можно выразить через генетические параметры. Пусть  $P_1$  – родитель с большим средним значением признака, а  $P_2$  – с меньшим. Лучшим родителем может быть как  $P_1$ , так и  $P_2$  в зависимости от характера рассматриваемого признака. Если говорят о гетерозисе по урожайности, то обычно подразумевают, что  $F_1$  имеет большую урожайность, чем его более урожайный родитель, т. е.  $F_1 > P_1$ . Для таких признаков, как скороспелость или время достижения определенной стадии развития, принято обычно считать, что  $F_1$  характеризуется меньшим значением этих признаков, чем родитель с меньшим их значением, т. е.  $F_1 < P_2$ .

При аддитивно-доминантной модели наследования ожидаемую величину гетерозиса можно представить через следующие параметры:

$$\begin{aligned} \Gamma &= F_1 - P_1 = [h] - [d] \text{ (положительный гетерозис),} \\ \Gamma &= F_2 - P_2 = [h] - (-[d]) \text{ (отрицательный гетерозис).} \end{aligned} \quad (3.2)$$

Причем в первом случае гетерозис будет наблюдаться, когда  $[h]$  положителен и больше  $[d]$ , а во втором – когда  $[h]$  отрицателен и больше  $[d]$ .

Однако для проявления гетерозиса необходимо выполнение хотя бы одного из двух следующих условий.

1. Сумма  $\Sigma h$  больше  $\Sigma d$ , т. е. имеет место сверхдоминирование по некоторым или по всем локусам  $h/d > 1$ , что соответствует гипотезе сверхдоминирования.

2. Доминантные гены дисперсно распределены по линиям, т. е. каждая родительская линия несет набор как плюс-аллелей, так и минус-аллелей генов, ответственных за проявление изучаемого признака. Тогда при скрещивании этих линий в  $F_1$  будет наблюдаться накопление благоприятных доминантных генов, что соответствует гипотезе доминирования. В этом случае гетерозис может наблюдаться и при  $\Sigma h \leq \Sigma d$ .

Разграничение этих двух причин гетерозиса имеет большое практическое значение. К сожалению, ни степень доминирования, ни дисперсное распределение генов у родительских линий нельзя оценить только по средним значениям различных поколений; для этого нужны статистики второго порядка, которые описывают изменчивость внутри поколений. С другой стороны, высокое значение показателя гетерозиса указывает на преимущественно однонаправленное доминирование генов, но если показатель гетерозиса равен нулю, это не означает, что доминирование вообще отсутствует [14].

### 3.2. Модель гетерозиса при неаллельных взаимодействиях

Модель гетерозиса может быть расширена с учетом взаимодействия между парами неаллельных генов А-а, В-в [15]. Параметры взаимодействия подразделяются на три типа: I –  $i_{ab}$  отвечает взаимодействию  $d_a \times d_b$  и называется гомозиготно-гомозиготным; II –  $j_{ab}(d_a \times h_b)$  или  $j_{ba}(d_b \times h_a)$  соответствует гомозиготно-гетерозиготным взаимодействиям; III –  $l_{ab}(h_a \times h_b)$  описывает гетерозиготно-гетерозиготные взаимодействия. Эти параметры взаимодействия генов имеют ясный генетический смысл, и все классические типы взаимодействия можно описать с помощью  $i, j$  и  $l$ .

С учетом параметров взаимодействия средние значения признака у родительских линий и в поколении  $F_1$  будут равны соответственно:

$$\begin{aligned} P_1 &= m + [d] + [i], \\ P_2 &= m - [d] + [i], \\ F_1 &= m + [h] + [l]. \end{aligned} \quad (3.3)$$

В этом случае модель гетерозиса будет выглядеть так:

$$\Gamma = F_1 - P_1 = ([h] + [l]) - ([d] + [i])$$

или

$$\Gamma = F_1 - P_2 = ([h] + [l]) - (-[d] + [i]). \quad (3.4)$$

Аналогично представляется модель гетерозиса при учете тригенных и более высокого порядка взаимодействий.

Таким образом, гетерозис выражается как линейная функция параметров, характеризующих рассматриваемые генотипы, а  $\Sigma d$  и  $\Sigma h$  являются первыми приближениями, не учитывающими взаимодействий. В следующем приближении рассматриваются взаимодействия между двумя генами ( $i, j, l$ ), затем между тремя и т. д. Однако каждая последующая аппроксимация имеет все меньшее значение. Обычно различия по фенотипу обусловлены в основном  $d$  и  $h$ , затем идут по значимости параметры взаимодействия между двумя генами и т. д. И поэтому, пока не изучена простая модель, нет оснований рассматривать более сложные ситуации, да и это следует делать лишь тогда, когда с помощью простой модели уже нельзя адекватно описать фенотипические различия между гибридами и их родительскими линиями.

Для исследования причин гетерозиса в конкретном скрещивании необходимо сначала установить, адекватна ли аддитивно-доминантная модель конкретной ситуации. Если нет, то нужно ли учитывать дигенные и более высокого порядка взаимодействия или следует вводить предположение о наличии сцепления между взаимодействующими генами, которое хотя само и не влияет на величину гетерозиса, но может приводить к смещению в оценках некоторых компонент гетерозиса.

Когда подобрана адекватная модель, соответствующие компоненты можно оценить на основании средних значений признака по семьям. Однако в этом случае анализ только поколений  $F_1$  и родительских линий оказывается недостаточным и в анализ необходимо включить по крайней мере несколько более поздних поколений, например  $F_2$  и первые беккроссы  $B_1 (F_1 \times P_1)$  и  $B_2 (F_1 \times P_2)$ , средние значения которых с учетом неаллельных взаимодействий первого порядка можно представить в виде:

$$\begin{aligned} F_2 &= m + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{2}[l]; \\ B_1 &= m + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[i] + \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]; \\ B_2 &= m - \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[i] - \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Объединив (3.5) с аналогичными выражениями (3.3) для  $F_1$ ,  $P_1$  и  $P_2$ , получаем шесть уравнений с шестью неизвестными компонентами. Решая эти уравнения, находим значения параметров  $m$ ,  $d$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $j$  и  $l$ , выраженные через средние поколений [15], т. е.

$$\begin{aligned} m &= \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2 + 4F_2 - 2B_1 - 2B_2; \\ [d] &= \frac{1}{2}P_1 - \frac{1}{2}P_2; \\ [h] &= 6B_1 + 6B_2 - 8F_2 - F_1 - 3/2P_1 - 3/2P_2; \\ [i] &= 2B_1 + 2B_2 - 4F_2; \\ [j] &= 2B_1 - P_1 - 2B_2 + P_2; \\ [l] &= P_1 + P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 4B_1 - 4B_2. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Стандартные ошибки вычисленных параметров можно получить на основе стандартных ошибок средних каждого поколения. Например,

$$s[d] = \sqrt{(1/4s_{P_1^2} + 1/4s_{P_2^2})}. \quad (3.7)$$

Тогда значимость  $[d]$  проверяется с помощью критерия  $t = [d]/s_{[d]}$ .

В. I. Науман [16] предложил модифицировать формулы (3.6), привлекая средние поколений  $F_3$ ,  $F_4$  и самоопылений беккроссов  $B_1$  и  $B_2$ , что значительно усложняет расчеты, но соответственно и повышает точность оцениваемых параметров.

Несколько изменяется интерпретация компонентов гетерозиса в присутствии сцепления: оно приводит к завышению вклада доминирования и к занижению вклада неаллельного взаимодействия в гетерозис. В предельном случае полного сцепления (когда частота рекомбинации равна нулю) ответственным за гетерозис оказывается исключительно доминирование. Иными словами, если между двумя генами нет рекомбинации, то они эквивалентны одному гену, эффект которого равен суммарному эффекту отдельных генов, тогда неаллельное взаимодействие проявляется как доминирование [13]. Таким образом, сцепление всегда будет приводить к недооценке взаимодействия как причины гетерозиса.

### 3.3. Гетерозис в $F_2$

Наиболее адекватно отражают эффект гетерозиса различия по урожайности или другим признакам между родительскими формами и поколением  $F_1$ . Однако во втором поколении, полученном от самоопыления  $F_1$ , гетерозис хотя и падает, но остается достаточно высоким.

Как показывают теоретические исследования [17], гетерозис в  $F_2$  составляет только половину его величины в  $F_1$ , т. е. можно ожидать, что значение гетерозиса в  $F_2$  уменьшится наполовину по сравнению с  $F_1$ , и это уменьшение можно рассматривать как результат инбридинговой депрессии. Ее нельзя избежать, взяв большее число родителей для  $F_2$ , так как ограничение связано с тем, что в скрещивании участвуют только две линии. Уменьшение гетерозиса наполовину, ожидаемое в  $F_2$  по теоретическим соображениям, не всегда обнаруживается на практике, хотя  $F_2$ , как правило, оказывается промежуточным между  $F_1$  и средними для родителей.

Для некоторых признаков показатели в  $F_1$  и  $F_2$  ниже, чем средние родителей, и гетерозис в результате имеет отрицательный знак. Однако это не противоречит определению его как разницы между  $F_1$  и средним для родителей. Знак разницы определяется природой измерения признака. Например, признак число дней до появления первого плода у томатов часто проявляет гетерозис с отрицательным знаком, но если это превратить в признак скорость развития, обратно зависящий от времени, то знак при гетерозисе станет положительным [18].

### 3.4. Интерпретация генотипической изменчивости при гетерозисе

При изучении гетерозиса приходится оперировать, как правило, количественными признаками с непрерывной изменчивостью, в основе которой лежат как наследственные, так и ненаследственные факторы, причем большая часть наследственной изменчивости обусловлена различиями в ядерных генах. Изменчивость этих двух типов – наследственную и ненаследственную – нельзя разделить непосредственным наблюдением. Для этого необходимо проведение гибридологического анализа при соответствующем моделировании генного действия, которое помогает вскрыть природу связи между генами, контролирующими различия между признаками у особей различного класса.

При построении моделей количественных признаков и определении генетических эффектов и вариантов учитываются две особенности. Во-первых, они должны отражать действие генов, во-вторых, при определенных системах скрещивания поддаваться оценке и интерпретации. Еще со времен R. Fisher [12] и S. Wright [19] генетические эффекты и их варианты подразделялись на аддитивные, доминантные и эпистатические, причем последние в свою очередь – на компоненты, обусловленные различными типами неаллельных взаимодействий. В биометрической генетике все неаллельные взаимодействия объединяются в одну группу под общим названием «эпистаз», которое не следует смешивать с понятием эпистаза в менделевской генетике, где под ним понимаются лишь взаимодействия

между генами, при которых в поколении  $F_2$  наблюдается расщепление 9:3:4 или 12:3:1. Поэтому впоследствии употребляемые нами термины «эпистаз» и «неаллельные взаимодействия» будут эквивалентны.

К. Мазер и Дж. Джинкс [13] детально описывают природу генного действия, лежащего в основе изменчивости количественных признаков. Поэтому мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе, а коснемся только некоторых особенностей интерпретации генетических эффектов и их вариантов, отражающих определенное генное действие.

Например, если отсутствует эпистаз, тогда нет эпистатической вариации независимо от исходной популяции. Если отсутствует доминирование, то нет доминантной вариации. С другой стороны, при значительной доминантной и (или) эпистатической вариациях трудно определить точную генетическую ситуацию. В частности, аддитивный эффект несколько теряет свой смысл при наличии аллельного взаимодействия (доминирования). На самом деле его эффект в данном случае будет зависеть в какой-то мере от партнера, с которым скрещивается несущий этот ген генотип. Если взаимодействие невелико, т. е. при слабом доминировании, роль среднего эффекта гена нарушается мало. При сильном аллельном взаимодействии, т. е. при сильной степени сверхдоминирования, средний эффект гена лишается смысла и лучше обращаться к анализу специфических комбинаций аллелей. При наличии нескольких аллелей доминирование будет усложняться, соответственно будет усложняться и его влияние на аддитивный эффект гена. Аналогично аддитивные и доминантные эффекты аллелей в локусе начинают утрачивать простоту интерпретации при неаллельном взаимодействии (эпистазе). Чем больше неаллельных взаимодействий, тем меньше достоверность аддитивных и доминантных эффектов. Эти факты неизбежны, и их необходимо всегда принимать в расчет при определении генетических эффектов и, конечно, вариантов, которые, в свою очередь, должны отражать по возможности истинное положение в анализируемых популяциях.

Таким образом, при наличии взаимодействий, как аллельных, так и неаллельных, теряется простота интерпретации. И в подобных случаях для достижения более точных оценок лучше обращаться к выделению и изучению каждой комбинации или генотипа, причем более удовлетворительную информацию можно получить при сравнении средних величин или генных эффектов – показателей, менее чувствительных, чем генетические варианты. Тем не менее в отношении количественных признаков, имеющих полигенный характер наследования, генетические варианты остаются наиболее общим мерилем генного действия, к тому же они легче поддаются оценке.

Соответствующим образом спланированные эксперименты позволяют получать оценки относительной важности различных типов генного действия, обуславливающего любой количественный признак. Обширные данные, полученные к настоящему времени на многочисленных культурах и по многим количественным признакам, указывают на большое разнообразие типов генного действия и взаимодействия. Есть все основания допустить, что типы генного действия, определяющего гетерозис, могут быть также разнообразны, и с практической точ-

ки зрения необходимо знать, какой из типов генного действия или взаимодействия относительно более важен в выражении гетерозиса с тем, чтобы целенаправленно манипулировать гетерозисом для получения более продуктивных гибридов.

### 3.5. Компоненты гетерозиса у гибридов $F_1$ кукурузы

Метод расчета компонентов гетерозиса, основанный на линейных моделях (3.2) и (3.4), был применен нами [20] к данным, полученным от скрещивания 7 самоопыленных линий кукурузы различного эколого-географического происхождения, их диаллельных гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и беккроссов  $B_1$  и  $B_2$  на каждую родительскую линию (по 21 комбинации каждого гибрида). При анализе признака длина початка был обнаружен положительный достоверный гетерозис в  $F_1$  у 13 гибридов из 21, причем полученных от скрещивания неродственных линий. Отклонения величины признака от ожидаемого на основании модели (3.2) были значимыми для 15 гибридов. Это свидетельствует о том, что неаллельные взаимодействия проявляются в наследовании длины початка у большинства проанализированных гибридов и, следовательно, можно говорить о неадекватности аддитивно-доминантной модели (3.2) и необходимости использования для анализа компонентов гетерозиса более сложной модели (3.4).

Однако следует заметить, что из этих 15 гибридов с неаллельными взаимодействиями 7 гибридов не показали достоверного гетерозиса. С другой стороны, 3 гибрида, имеющие гетерозис около 20% и выше, не проявили неаллельных взаимодействий. Все это не позволяет говорить о наличии четкой связи гетерозиса и неаллельного взаимодействия.

Аналогичные результаты, указывающие на отсутствие прямой связи между гетерозисом и неаллельными взаимодействиями, были получены при анализе таких признаков, как масса первого развитого початка, высота растения и число рядов зерен на початке. Причем по первым двум признакам большинство гибридов имело достаточно высокий гетерозис от 30 до 70%, по последнему признаку достоверно отличающийся от нуля гетерозис был отмечен только у одного гибрида ( $G = 7,4 \pm 2,7\%$ ). В то же время по меньшей мере у 15 гибридов по каждому признаку независимо от уровня гетерозиса отмечено присутствие неаллельного взаимодействия.

При наличии данных о среднем значении признака у родительских линий в поколениях  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$  можно не только установить сам факт влияния неаллельных взаимодействий на эти средние значения, но и оценить их величину для каждой гибридной комбинации, используя формулы (3.6).

В табл. 3.1 представлены оценки шести параметров  $m$ ,  $d$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $j$  и  $l$  с их стандартными ошибками для 12 гибридов, показавших по длине початка достоверный гетерозис в  $F_1$ . Для трех гибридов оценки параметров взаимодействия оказались либо меньше, чем их стандартные ошибки, либо превышали их незначимо. Следовательно, неаллельные взаимодействия у этих гибридов отсутствовали. Для остальных 9 гибридов оценки, по крайней мере, одного из трех параметров



взаимодействия значимо отличаются от нуля. У гибридов Л25×Л21 и 018а×Л15 основной вклад во взаимодействие вносит один из параметров –  $[i]$  (гомозиготно-гомозиготный) и  $[j]$  (гомозиготно-гетерозиготный) соответственно; у гибрида 018а×Л21 – все три параметра; у остальных 6 гибридов – два, причем наиболее частым было сочетание параметров  $[i]$  и  $[l]$  (гомозиготно-гомозиготный и гетерозиготно-гетерозиготный).

К. Мазер, Дж. Джинкс [13] после соответствующих расчетов провели аналогию между типами взаимодействия генов, имеющими место в наследовании качественных и количественных признаков. Они пришли к выводу, что классифицировать все взаимодействия по количественным признакам можно лишь на два типа: взаимодействия, характеризующие комплементарность или рецессивный эпистаз, отнесенные ими к комплементарному типу, и взаимодействия, характеризующие дупликатность или доминантный эпистаз, отнесенные к дупликатному типу. На практике разделять их лучше всего с помощью параметров  $[h]$  и  $[l]$ : если эти параметры одного знака, то присутствует комплементарный тип эпистаза, если разного, то – дупликатный.

*Таблица 1. Компоненты гетерозиса у гибридов F<sub>1</sub> кукурузы по признаку длина початка*

Гибрид	$[m]$	$[d]$	$[h]$	$[i]$	$[j]$	$[l]$	Гетерозис = $[h]+[l] - ([d]+[i])$	Тип эпистаза
Л25 × 024а	12,80 ± 1,70*	0,10 ± 0,25	9,40 ± 4,20*	3,40 ± 1,60*	-3,6 ± 1,05*	-0,8 ± 2,42	5,1	Неизвестен
Л25 × 018а	14,35 ± 1,83*	0,05 ± 0,25	7,05 ± 3,60	1,80 ± 1,61	0,5 ± 1,10	-1,5 ± 2,42	3,7	Нет эпистаза
Л25 × Л15	18,00 ± 1,57*	0,30 ± 0,21	0,50 ± 3,90	-1,6 ± 1,56	1,4 ± 1,09	3,0 ± 2,45	4,8	Нет эпистаза
Л25 × Л21	11,10 ± 1,65*	0 ± 0,18	9,80 ± 3,85*	5,0 ± 1,55*	0,2 ± 1,06	-1,6 ± 2,43	3,2	Неизвестен
Л25 × Л20	5,80 ± 1,90*	0,10 ± 0,25	24,90 ± 4,46*	10,2 ± 1,88*	1,2 ± 1,12	-12,2 ± 2,72*	2,4	Дупликатный
018а × Л15	17,65 ± 1,51*	0,25 ± 0,25	-0,15 ± 3,69	-1,2 ± 1,49	-4,1 ± 1,02*	2,1 ± 2,29	2,9	Неизвестен
018а × 024а	12,45 ± 1,59*	0,05 ± 0,28	11,05 ± 3,94*	3,8 ± 1,56*	2,9 ± 1,14*	-3,5 ± 2,48	3,7	Дупликатный
018а × Л20	3,25 ± 1,82*	0,15 ± 0,28	30,85 ± 4,18*	12,8 ± 1,80*	0,1 ± 1,02	-15,1 ± 2,47*	2,8	Дупликатный
018а × Л21	9,15 ± 1,49*	0,05 ± 0,22	18,35 ± 3,57*	7,0 ± 1,47*	2,1 ± 0,96*	-9,3 ± 2,16*	2,0	Дупликатный
Л15 × 024а	15,10 ± 1,83*	0,20 ± 0,25	6,00 ± 4,17	1,4 ± 1,81	-0,2 ± 0,98	-1,2 ± 2,46	3,2	Нет эпистаза
024а × Л20	7,50 ± 1,78*	0,20 ± 0,28	23,1 ± 3,97*	8,6 ± 1,75*	1,8 ± 0,92	-11,8 ± 2,31*	2,5	Дупликатный
024а × Л21	9,00 ± 1,82*	0,10 ± 0,22	17,6 ± 4,15*	7,2 ± 1,81*	-0,6 ± 0,96	-6,0 ± 2,43*	4,3	Дупликатный

\* Достоверно отличается от нуля при  $P < 0,05$ .

У проанализированных нами гибридов преимущественно отмечается дубликатный тип эпистаза (табл. 3.1).

Есть несколько гибридов, у которых параметры  $[h]$  или  $[I]$  не отличаются значимо от нуля. В таких случаях провести классификацию неаллельного взаимодействия невозможно.

Значимость  $[h]$  у большинства гибридов свидетельствует о том, что среднее доминирование наряду с неаллельными взаимодействиями вносит существенный вклад в гетерозис этих гибридов. Однако оказалось, что у трех гибридов, имеющих достоверный гетерозис и не показывающих неаллельного взаимодействия, были недостоверными и величины параметра  $[h]$ . Возникает вопрос: за счет каких же генных взаимодействий проявляется у них гетерозис? Дело в том, что к этим гибридам необоснованно была применена модель, учитывающая взаимодействие неаллельных генов. Полученные в этом случае оценки аддитивной и доминантной компонент имеют большие стандартные ошибки, затрудняющие доказательство достоверности самих компонент. Для этих гибридов адекватной является аддитивно-доминантная модель (3.2), которая и была применена к оценке параметров  $[m]$ ,  $[d]$  и  $[h]$ . При сравнении их с аналогичными параметрами, полученными по модели (3.4), можно отметить, что аддитивная компонента  $[d]$  осталась прежней, а существенные изменения претерпели только средняя популяционная  $[m]$  и среднее доминирование  $[h]$ . Значительно снизились их стандартные ошибки и вследствие этого у всех трех гибридов  $[h]$  стала значимо отличаться от нуля, что позволило сделать вывод об определяющей роли доминирования в гетерозисе этих гибридов.

### **3.6. Неаллельные взаимодействия генов и гетерозис у гибридов тепличного томата**

В связи с эффективным использованием гетерозиса у тепличного томата особое значение придается правильному подбору компонентов скрещивания, основанному на знании величины и характера различных типов взаимодействия наследственных факторов, полученных гибридом от родительских форм. Эпистаз и здесь занимает особое место. С одной стороны, он обуславливает дополнительную разнородность средних показателей гибридов с участием одной и той же линии, что приводит к смещению в оценках других типов генного действия. С другой стороны, он может являться одной из причин достаточно высокого гетерозиса у гибридов.

Нами было проведено изучение роли эпистаза в генетической детерминации гетерозиса по основным компонентам продуктивности гибридов  $F_1$  тепличного томата [21]. Исходным материалом служили 10 индетерминантных линий различного происхождения, адаптированных к выращиванию в закрытом грунте в условиях Беларуси, а также 90 прямых и обратных гибридов  $F_1$ , полученных от них по полной диаллельной схеме. Линии и гибриды испытывались в весенне-летнем обороте в остекленных теплицах Института генетики и цитологии НАНБ и в пленочных теплицах Института овощеводства НАНБ в пятикратных повтор-

ностях. Анализировали следующие компоненты продуктивности: масса и количество плодов с растения, средняя масса плода в раннем и общем урожае.

В качестве оценки эпистаза использовали взаимосвязь между дисперсией  $V_i$  и ковариацией родитель-потомок  $W_i$  для членов одного ряда диаллельной таблицы. Известно, что с точностью до ошибки выборочности точки на графике зависимости  $W_i$  от  $V_i$  совпадают лишь в том случае, когда есть только аддитивная дисперсия [13]. При наличии доминирования эти точки лежат на прямой с наклоном 1, т. е. коэффициент линейной регрессии  $b_{W_i/V_i} = 1$ . Когда же присутствует эпистаз, столь простая зависимость перестает выполняться и линейность графика ( $W_i$ ,  $V_i$ ) нарушается: он становится «вогнутым» при комплементарном эпистазе и «выпуклым» при дупликатном, причем коэффициент регрессии  $W_i$  на  $V_i$  в первом случае будет  $> 1$ , а во втором  $< 1$ .

Как показывают результаты наших исследований, достоверного превышения коэффициентами регрессии  $W_i$  на  $V_i$  единицы не наблюдалось. Следовательно, эпистаза дупликатного типа отмечено не было ни по одному из признаков.

По массе плодов с растения в обеих теплицах коэффициенты регрессии  $b_{W_i/V_i}$  в диаллели 10×10 были достоверно  $< 1$ , указывая на присутствие в генетическом контроле этого признака эпистаза комплементарного типа. Эпистаз, по-видимому, способствовал тому, что по данному признаку наблюдалось максимальное количество гибридов с достоверным положительным гетерозисом как в остекленной теплице (36%), так и в пленочной (42–46%). Максимальный эффект гетерозиса по массе плодов в раннем и общем урожае наблюдался у гибридов с участием линии 23–Д, проявляющей неаллельные взаимодействия. Гетерозис колебался в раннем урожае от 41 до 490% и в общем урожае – от 28 до 322%. Помимо линии 23–Д, по массе плодов в общем урожае максимальный эффект гетерозиса в остекленной теплице давала линия 22–Г – до 260%. В пленочной теплице у гибридов с участием линий 12–В, 22–Г и 4–А, приводящих к разнородности  $W_i-V_i$  и отклонению  $b_{W_i/V_i}$  от 1, по массе плодов с растения в раннем урожае наблюдался достаточно высокий гетерозис (99%), хотя он был ниже, чем у лучших гибридов данной серии (167%). Естественно предположить, что эпистаз комплементарного типа является в данном случае одной из причин такого высокого гетерозиса.

По количеству плодов с растения проявление эпистаза комплементарного типа в значительной степени зависело от условий выращивания гибридов. Так, в остекленной теплице эпистаз был выявлен только у гибридов с участием линии 25–Ж в общем урожае, а в пленочной теплице – только у гибридов с линиями 12–В и Юрмалас в раннем урожае. Однако четкой взаимосвязи эпистаза с гетерозисом, как по предыдущему признаку, здесь не наблюдалось: большинство гибридов с этими линиями имели промежуточное наследование или показывали недостоверный гетерозис.

По средней массе плода в раннем урожае в обеих теплицах эпистаза не было обнаружено. По этому признаку процент гибридов с достоверным положительным гетерозисом был небольшим (2–6%) и степень проявления его в среднем не превышала 10%. Интересно отметить, что самое большое, хотя и недостоверное,

отклонение коэффициента регрессии  $b_{W_i/V_i} = 0,77$  от единицы наблюдалось в раннем урожае в остекленной теплице. Здесь выявлен и наибольший процент гибридов с положительным гетерозисом (6%), а у одного гибрида 12–В × 23–Д гетерозис достигал 75%. Тем не менее это не может служить доказательством связи эпистаза с гетерозисом.

Проведенные исследования позволили установить, что в генетическом контроле ряда количественных признаков, определяющих продуктивность гибридов первого поколения тепличного томата, присутствует эпистаз комплементарного типа, обусловленный одной или несколькими родительскими формами, причем уровень гетерозиса, наблюдаемого у разных гибридов с участием этих форм, не всегда находится в прямой зависимости от эпистаза.

### **3.7. Объяснение гетерозиса с точки зрения различных типов генного действия**

В настоящее время различают эпистаз генетический (физиологический), когда фенотип является результатом одного гена, маскирующего эффект другого гена, и эпистаз статистический, который описывает отклонение, имеющее место, когда комбинированный аддитивный эффект двух или более генов не объясняет наблюдаемый фенотип. Таким образом, генетический эпистаз – это генотипическое явление, в то время как статистический эпистаз – это и генетическое, и популяционное явление, основанное на частотах аллелей [17]. Выделить и оценить генетический эпистаз достаточно легко, используя соответствующие родительские формы, маркированные по качественным признакам. Что же касается статистического эпистаза, когда анализируется по количественным признакам потомство от скрещивания линий или случайно скрещивающиеся популяции, то выделить эпистаз и оценить его роль в эффекте гетерозиса становится очень сложно. Однако продемонстрировать его существование возможно с помощью соответствующих систем скрещивания, к которым относятся, в частности, и диаллельные скрещивания.

Ряд авторов, изучающих связь гетерозиса с неаллельными взаимодействиями [22, 23], отмечают, что, хотя и существует корреляция между этими двумя явлениями, тем не менее гетерозис может проявляться и при отсутствии неаллельного взаимодействия. Убедительно подтверждают это результаты наших анализов длины початка, массы початка, высоты растения и числа рядов зерен на початке у гибридов кукурузы. Если по первым трем признакам из 15 гибридов, в наследовании которых отмечены неаллельные взаимодействия, меньше половины имели достоверный гетерозис, то по признаку число рядов зерен из 21 гибрида только один гибрид 018а×024а имел невысокий, но достоверный гетерозис, равный 7,4%, в то время как неаллельные взаимодействия были отмечены для 17 гибридов. Анализ компонентов гетерозиса показал, что по длине початка в тех случаях, когда положительный гетерозис проявлялся в присутствии неаллельного взаимодействия, наблюдалось взаимодействие дупликатного типа (параметры  $[h]$  и  $[l]$  разного знака). Комплементарный тип эпистаза не встречался

ни у одного из проанализированных гибридов. Подобные результаты имели место при анализе гетерозиса и эпистаза у гибридов от скрещивания двухрядных и шестирядных сортов ячменя, где преобладающим типом неаллельного взаимодействия по таким признакам, как высота растения и длина междоузлий, был дубликатный эпистаз, причем он наблюдался в основном у гибридов с высоким положительным гетерозисом [24]. Однако подобные закономерности встречаются крайне редко. В литературе, если и отмечается связь между высоким и положительным гетерозисом и неаллельным взаимодействием, то, как правило, это взаимодействие бывает комплементарного типа, когда параметры  $[h]$  и  $[l]$  значимы и с одинаковым знаком [14, 25]. Результаты наших исследований диаллельных гибридов  $F_1$  тепличного томата также свидетельствовали о наличии эпистаза комплементарного типа в генетическом контроле компонентов продуктивности [21].

При изучении эффектов взаимодействия генов, определяющих гетерозис по ряду количественных признаков у хлопчатника [26], было показано даже, что дубликатный тип эпистатического взаимодействия генов является причиной сравнительно низкого гетерозисного эффекта у ряда гибридов.

Таким образом, можно сделать вывод, что уровень гетерозиса, наблюдаемого у разных гибридов, не всегда находится в прямой зависимости от величины и характера их генного действия. Например, более высокие оценки доминирования, равно как и присутствие неаллельного взаимодействия, не всегда сопровождаются более высоким гетерозисом. Это положение отмечалось во многих работах при изучении генетической детерминации гетерозиса у табака [15], ячменя [27], пшеницы [28] и других культур. Вероятно, все три типа генного действия (аддитивность, доминирование, эпистаз) совместно управляют конечным выражением гетерозисного эффекта, т. е. гетерозис не может быть объяснен действием какой-либо одной генетической причины, каким-либо одним типом взаимодействия генов. Это суммарный эффект часто фенотипически сходного действия разнородных генетических процессов, и, по-видимому, в основе разных форм проявления гетерозиса лежат разные генетические причины. Эту концепцию, объясняющую всю сложность генетической детерминации гетерозиса, первым высказал Н. В. Турбин [5, 6] исходя из идеи генетического баланса [7]. Согласно его гипотезе, гетерозис является следствием изменения генетического баланса у гибридов, полученных от скрещивания неродственных линий, причем речь идет об относительно небольших сдвигах генетического баланса, не вызывающих его резкого нарушения, которое ведет к падению жизнеспособности и к стерильности генетически не сбалансированных форм.

Рассмотрение явления гетерозиса с точки зрения гипотезы генетического баланса не исключает возможности изучения роли отдельных видов взаимодействия наследственных факторов как причин гетерозиса, т. е. изолированного исследования слагаемых генетического баланса, обуславливающего гетерозис, с помощью упрощенных теоретических моделей, рассмотренных нами выше.

Подтверждением концепции нарушения генетического баланса при гетерозисе является гипотеза, предложенная В. А. Струнниковым [29]. Работая с тутовым шелкопрядом, он показал, что ... помимо основных причин, вызывающих ге-

терозис (благоприятное сочетание неаллельных полностью доминантных генов, порознь унаследованных от обоих родителей – гипотеза доминирования; благоприятное действие некоторых аллелей в гетерозиготном состоянии – гипотеза сверхдоминирования), существенную роль в его проявлении играет аддитивное действие неаллельных и аллельных доминантных генов, обуславливающих жизнеспособность. В основе этой гипотезы становления гетерозиса лежит процесс, суть которого состоит в том, что у особей популяции, подвергшихся селекции на жизнеспособность, на фоне действия неблагоприятных генетических и некоторых негенетических условий образуются хорошо скоординированные компенсационные комплексы генов, погашающие указанное отрицательное действие [30]. Данные комплексы состоят из доминантных и полудоминантных генов, главным образом в гомозиготном состоянии. Экспериментально было показано, что весьма эффективный депрессирующий фактор – резко снижающие жизнеспособность полулеталя. Линии с таким геном после повышения жизнеспособности в результате селекции до нормы при скрещивании с неселектируемыми линиями передают гибридам  $F_1$  одну дозу достаточно скоординированных генов комплекса, пришедшего от селектируемой линии, в то время как депрессирующее действие полулеталя снимается в связи с переходом его в гетерозиготное состояние. Избыточное количество благоприятных генов, теперь не уравновешенное полулеталям, приводит к повышению жизнеспособности и мощному развитию тех признаков, которые у родительской линии были депрессированы.

Прямые экспериментальные доказательства, подтверждающие эту гипотезу, были получены В. А. Струнниковым при использовании изогенного высокогетерозисного партеногенетического клона ПГ29, разделенного посредством однополюсного размножения на четыре генотипических варианта с точно известными равными уровнями гетерозиготности и сочетаниями благоприятных и вредных генов. Сопоставление этих изменений со степенью гетерозиготности позволило установить, что гетерозиготность по адаптивно нейтральным генам (гипотеза сверхдоминирования) и число аллельных пар, каждая из которых гетерозиготна по благоприятному полностью доминантному гену (гипотеза доминирования), не играют решающей роли в силе гетерозиса. Уровень гетерозиса определяется главным образом соотношением действия благоприятных и вредных генов, первые из которых относятся в основном к классу полудоминантных кумулятивно действующих генов, контролирующих жизнеспособность. Благоприятный эффект от их совместного, хорошо скоординированного действия в отличие от такового генов, контролирующих количественные признаки, возрастает в зависимости от числа генов не в арифметической, а в геометрической прогрессии. Аналогичной же закономерности подчинено и взаимодействие полулетальных генов. Высокая комбинационная способность вариантов ПГ29 определяется числом и гомозиготностью благоприятных генов [29].

В отличие от других эта гипотеза открыла новые эффективные способы выведения форм с высокой комбинационной способностью. Проверка ее на растениях [31] показала, что освобождение от полулетального гена, оказывающего угнетающее действие, – не единственный путь становления гетерозиса. Приво-



дятся примеры отбора самоопыленных линий картофеля, у которых не наблюдалось резкого снижения продуктивности, а гибриды от скрещивания таких линий проявляли гетерозис. Авторы этой работы одной из причин проявления гетерозиса и закрепления его в потомстве считают участие в скрещивании диких видов. Это объясняется аллосинтезом, который состоит в конъюгации хромосом разных видов в мейозе гибридов.

В. К. Шумный и др. [32] изучали формирование компенсационных комплексов генов при гетерозисе на фоне хлорофильных мутаций гороха. У исходных мутантных линий гороха и гибридов между ними был подробно изучен весь цикл изменений от взаимодействия аллелей до формирования сложного количественного признака продуктивности. Была обнаружена сложная иерархия взаимодействия на уровне как прямых генных продуктов (изоферментных систем), так и структурно-функциональных единиц фотосинтетического аппарата (пигмент-белково-липидных комплексов). Авторы делают заключение, что не всякий компенсационный комплекс может при гибридизации привести к проявлению гибридной силы, поскольку не всякую мутацию, вызывающую глубокую депрессию, можно компенсировать полностью присутствием нормального аллеля.

### **3.8. Выявление неаллельных взаимодействий путем сравнения ожидаемых и фактических показателей сложных гибридов**

Непосредственным тестом на наличие неаллельных взаимодействий может быть сравнение средних простых гибридов с трехлинейными и двойными. Рассмотрим трехлинейный гибрид  $(A \times B) \times P$ . Пусть  $A$ ,  $B$  и  $P$  представляют аллели в одном локусе, которые несут соответствующие линии. Тогда гибрид  $F_1$  от  $A \times B$  будет иметь генотип  $AB$ . Если его скрестить с линией  $P$ , то получится два генотипа  $AP$  и  $BP$  в разных пропорциях, которые эквивалентны скрещиванию линий  $A \times P$  и  $B \times P$  соответственно. Поэтому с помощью средних показателей этих гибридов можно предсказать показатели трехлинейного гибрида. Таким же образом показатели четырехлинейного гибрида  $(A \times B)$  и  $(C \times D)$  предсказывают с помощью средней простых гибридов:  $A \times C$ ,  $A \times D$ ,  $B \times C$ ,  $B \times D$ . Если же рассматривать более чем один локус, то расщепление в родительских гибридах  $F_1$  даст такие генотипы в конечном скрещивании, которые могут и не появиться в любом простом гибриде от используемых линий, и, если есть неаллельные взаимодействия, простые гибриды не будут точно предсказывать конечный трехлинейный или четырехлинейный гибрид. Поэтому достоверность отклонения характеристик трех- и четырехлинейных гибридов от соответствующих средних показателей простых гибридов можно использовать в качестве теста на неаллельные взаимодействия [33].

На основе исследуемых нами 7 самоопыленных линий и 21 гибрида  $F_1$  получены 105 возможных трехлинейных гибридов и проведены сравнения массы зерна с початка каждого из них со средней массой зерна с початка соответствующих простых гибридов, которые теоретически можно использовать для их предска-



зания. Из 105 сравнений трехлинейных гибридов в течение двух лет было только 16 достоверных различий между фактически полученной массой зерна с початка и теоретически ожидаемой. Это говорит о том, что у большинства гибридов неаллельные взаимодействия не являются определяющими в генетическом контроле массы зерна с початка, что подтверждают результаты диаллельного анализа гибридов  $F_1$ . Тем не менее среди трехлинейных гибридов выделилось несколько комбинаций, у которых фактическая масса зерна с початка была значительно выше (не менее чем на 20%) теоретически ожидаемой в оба года испытания гибридов. Естественно предположить, что в генетическом контроле массы зерна с початка у этих гибридов немаловажная роль отводится и неаллельным взаимодействиям генов.

Испытания этих серий гибридов в течение двух лет позволили оценить генотипически средовые взаимодействия, которые вносили существенные нарушения в оцениваемые параметры, так как каждый гетерозисный класс имел, как правило, свою собственную реакцию на изменяющиеся условия среды. В частности, генотипически средовые взаимодействия оказали более существенное влияние на степень соответствия теоретически ожидаемых и полученных в эксперименте показателей трехлинейных гибридов, чем неаллельные взаимодействия.

Представленные в литературе данные, касающиеся наличия эпистаза и его роли в наследовании количественных признаков у различных классов гибридов, также весьма противоречивы. Описанный выше подход к оценке эпистаза, основанный на сравнении средних поколений родительских линий и  $F_1$  со средними последующих поколений, включая различные поколения беккроссов, средние трехлинейных и двойных межлинейных гибридов, был применен Е. Е. Gamble [34]. Он получил оценки аддитивных, доминантных и эпистатических эффектов генов, проведя диаллельные скрещивания между шестью инбредными линиями кукурузы. По урожаю зерна доминантные эффекты во всех 15 гибридных комбинациях были значимыми и константными. Оценки аддитивных эффектов были также значимыми, но менее стабильными. Однако необходимо учитывать тот факт, что используемый здесь метод дает смещенные оценки аддитивных эффектов, которые в значительной степени зависят, как было показано нами [20], от принятой модели наследования признака. И только по отдельным гибридам получены достоверные оценки для каждого из трех типов эпистаза.

На одном и том же экспериментальном материале [35] было проведено сравнение трех методов, позволяющих обнаружить наличие эпистаза: анализа средних поколений родителей,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ , диаллельного анализа с включением последующих расщепляющихся поколений и сравнения простых и трехлинейных гибридов. Значимые оценки эпистаза были найдены при анализе каждым методом, но они были намного меньше, чем эффекты доминирования. В диаллельном анализе взаимодействие генетических эффектов с местом испытания было высоко-значимым, и если использовать средний квадрат этого взаимодействия в качестве ошибки, то значимым остается только средний квадрат доминирования, а эпистатические эффекты оказываются незначимыми.

Рассматривая литературные данные, основанные на оценках компонентов генотипической вариации в пределах свободноопыляющихся сортов и межсор-

товых гибридов, можно сделать вывод, что эпистатическая изменчивость в таких случаях, как правило, незначительна [36]. Так, C. W. Stuber, R. H. Moll [37] оценили важность эпистаза при межсортовой гибридизации. Для анализа они использовали  $F_1$  межсортового гибрида Jarvis Golden Prolific  $\times$  Indian Chief и по 64 линии от одного поколения самоопыления каждого из родительских сортов. Было обнаружено, что в некоторых наборах гибридов существует эпистатический эффект. Тем не менее величина общей изменчивости, которую можно приписать эпистазу, в среднем была не больше 10%. Поэтому авторы пришли к заключению, что эпистаз может быть важен в уникальных генетических сочетаниях, но эти сочетания либо встречаются слишком редко, либо дают незначительный эффект и его невозможно обнаружить в случайно скрещивающихся равновесных популяциях.

А. Е. Melchinger et al. [38] проанализировали по 11 наиболее распространенных в ФРГ кремнистых и зубовидных линий кукурузы, 66 простых и 66 трехлинейных гибридов от них по 11 признакам, характеризующим кормовые качества. Они установили, что показатели трехлинейных гибридов, предсказанные на основе простых гибридов, нарушаются эпистатическими эффектами только у 6 гибридов из 66 и то в значительно меньшей степени, чем генотипически средовыми взаимодействиями. На основании этого авторы делают заключение о том, что в селекции кормовых гибридов кукурузы влиянием эпистаза можно пренебрегать.

В то же время в ряде работ при анализе парных сравнений простых межлинейных и трехлинейных гибридов отмечены значительные эпистатические эффекты [39, 40].

Помимо описанных выше существуют и другие экспериментальные подходы к попытке продемонстрировать существование эпистаза и оценить его важность в гетерозисе. Один из таких подходов основан на использовании инбридинговой депрессии. Еще S. Wright в 1922 г. [41] установил, что соотношение между средним показателем признака и уменьшением гетерозиготности в результате инбридинга должно быть линейным независимо от степени доминирования (полное, неполное, сверхдоминирование), если только эпистаз и сцепление не присутствуют. Различных уровней инбридинга можно достичь с помощью разнообразных методов: самоопылением, беккроссированием и другими близкородственными скрещиваниями. J. C. Sentz et al. [42] в своих исследованиях использовали, например, 5 уровней инбридинга. Исходным материалом у них служили 4 стабильные инбредные линии кукурузы, которые скрещивались между собой для получения  $F_1$  и  $F_2$ . Затем с помощью беккроссирования достигались различные степени инбридинга, причем все они были более 50%. Для таких признаков, как урожай зерна и число початков на растении, были обнаружены криволинейные соотношения между гетерозиготностью и средним значением признака, что свидетельствует о наличии эпистаза.

В более поздних исследованиях и на другом экспериментальном материале получены результаты, несколько отличные от предыдущих [43]. Использовались так называемые управляемые двойные  $\times$  двойные гибриды, причем различные

уровни инбридинга (от 0 до 9/16) достигались различным числом повторений одной линии в 8-линейных комбинациях скрещивания. Проведено сравнение четырех рядов таких 8-линейных комбинаций. Регрессии урожая зерна, высоты растения, высоты прикрепления початка и сроков выметывания метелки на уровень инбридинга оказались линейными. Наблюдаемые в некоторых рядах отклонения от линейности были незначимыми. Все это свидетельствует об отсутствии значимых эпистатических эффектов.

A. R. Hallauer, J. H. Sears [44] в своей работе использовали в качестве исходного материала один сорт, а различных уровней инбридинга добивались с помощью последовательных поколений самоопыления. Всего было получено 248 линий с различным уровнем инбридинга. Затем эти линии сравнивались по десяти количественным признакам, включая урожай зерна. Регрессионный анализ выявил, что соотношения между средними показателями признака и уровнем инбридинга описываются линейной моделью. Хотя для некоторых признаков, характеризующих початок, отклонения от линейности были значимыми.

Таким образом, линейность соотношений, чаще всего наблюдаемая между уровнями инбридинга и средними показателями признаков, свидетельствует о том, что инбридинговая депрессия может быть объяснена только последовательным увеличением частоты неблагоприятных рецессивных локусов и любое смещение, возникающее за счет эпистатического генного действия, как правило, оказывается относительно слабым.

Серия экспериментов для изучения роли эпистаза в процессе отбора была проведена на отобранных и неотобранных линиях кукурузы [40]. Как известно, в процессе отбора выделяют линии, которые дают благоприятные эффекты на гибридном уровне. Если отбор направлен на получение комбинаций с благоприятным эпистатическим эффектом, тогда можно ожидать различных результатов при сопоставлении отобранных и неотобранных линий. При изучении 6 широко используемых в производстве гибридов кукурузы авторы построили сбалансированные ряды следующим образом:

$$\begin{array}{cc} 1 \times 2 & (1 \times 2) \times 3 \\ 1 \times 3 & (1 \times 3) \times 2 \\ \underline{2 \times 3} & \underline{(2 \times 3) \times 1} \\ x_1 & x_2 \end{array}$$

Можно с определенной уверенностью предположить, что разность  $x_1 - x_2$  обусловлена некоторыми формами неаллельного взаимодействия, поскольку все аллельные взаимодействия при таком построении рядов должны быть сбалансированы. При сравнении 60 сбалансированных рядов значимые различия между  $x_1$  и  $x_2$  были получены только в 13 случаях, т. е. в 13 случаях из 60 было обнаружено наличие эпистаза.

В подобном исследовании, проведенном несколько позже [45], использовались уже неотобранные линии и также было доказано наличие эпистаза только в отдельных гибридных комбинациях, причем частота встречаемости его не различалась заметно в группах отобранных и неотобранных линий.

Использование биохимических маркеров (аллоферментов) для изучения генетики 40 количественных признаков, дающих комплексную характеристику растений кукурузы, позволило получить дополнительную информацию относительно различных типов действия генов [46, 47]. Наиболее часто наблюдались аддитивное действие генов и сверхдоминирование, особенно для признаков, связанных с урожайностью зерна. Дигенный эпистаз, не говоря уже о неаллельных взаимодействиях более высокого порядка, не играл существенной роли в формировании изученных количественных признаков.

Следует отметить, что все приведенные здесь методы обнаружения неаллельного взаимодействия лишь указывают на его присутствие, но мало что дают для понимания сути данного явления и не отвечают на более существенный вопрос – о важности эпистаза относительно других типов генного действия. Вероятно, нужны дальнейшие исследования по инбридинговой депрессии, а иными словами, включение в эксперимент самоопылений простых, двойных и трехлинейных гибридов, которые смогут пролить свет на природу неаллельных взаимодействий.

Тем не менее все проведенные исследования по выяснению роли эпистаза в детерминации хозяйственно важных количественных признаков подтверждают основные положения классической генетики о том, что эпистаз является одним из факторов, определяющих гетерозис в некоторых специфических комбинациях скрещивания. Однако в отличие от классической генетики качественных признаков и микробиологической генетики, где можно, используя соответствующие маркированные родительские формы, точно определить простые генетические системы, включающие и эпистатические взаимодействия генов, в генетике количественных признаков, когда мы анализируем гибридное потомство, полученное от скрещивания инбредных линий, или случайно скрещивающиеся популяции, продемонстрировать существование эпистаза, а тем более выделить его и оценить его роль в эффекте гетерозиса становится очень трудным.

Можно вопрос поставить несколько в другом аспекте: если эпистаз существует в наследовании хозяйственно ценных признаков, то достаточна ли его величина, чтобы быть источником смещения в предсказании показателей сложных гибридов (двойных, трехлинейных и т. д.) по показателям простых гибридов?

Например, в селекции двойных межлинейных гибридов кукурузы использование простых гибридов для предсказания показателей двойных является стандартным приемом. Еще в первой половине XX в. было предложено несколько методов предсказания, которые стали впоследствии широко использоваться селекционерами кукурузы [48]. Целесообразность использования этих методов, а также разработка их модификаций вполне очевидны, так как число возможных гибридов от  $p$  инбредных линий сильно возрастает с увеличением  $p$  и проведение скрещиваний во всех возможных комбинациях для получения двойных гибридов и оценка каждого такого гибрида становятся совершенно неосуществимыми даже при небольшом числе линий.

Эффективность существующих методов предсказания показателей двойных гибридов зависит от типа взаимодействия генов, имеющих место у простых гибридов. В частности, было установлено, что присутствие эпистаза в некоторых

комбинациях скрещивания приводит к значительному смещению предсказанных показателей двойных гибридов, а это, в свою очередь, резко снижает точность и надежность прогноза. Кроме того, подверженность количественных признаков влиянию средовых факторов может также привести к смещению показателей как простых, так и двойных гибридов, а следовательно, к изменению коэффициентов корреляции между наблюдаемыми и предсказанными гибридами. Поэтому изучение влияния генотипа и средовых факторов на степень соответствия между показателями наблюдаемых двойных гибридов и предсказанных с помощью различных методов представляет несомненный интерес.

В наших исследованиях [49] с использованием 7 самоопыленных линий кукурузы, 21 гибрида  $F_1$  и 105 комбинаций двойных гибридов была изучена зависимость предсказанных показателей количественных признаков у двойных гибридов от порядка соединения в пары простых гибридов. Простые гибриды сравнивали в полевых условиях, а полученные результаты служили для предсказания урожайности и других признаков 105 двойных гибридов, которые впоследствии также были испытаны в полевых условиях. Анализировались данные по восьми количественным признакам: масса, длина и ширина первого развитого початка, число рядов зерен на початке, высота растений, высота прикрепления початка, масса зерна с початка и масса 100 зерен.

Ожидаемые показатели двойных гибридов рассчитывали следующими тремя методами.

*Метод А.* За показатель двойного гибрида принимается средняя величина от шести возможных простых гибридов между четырьмя инбредными линиями, т. е.

$$x_{(A \times B) \times (C \times D)} = [x_{(A \times C)} + x_{(A \times D)} + x_{(B \times C)} + x_{(B \times D)}] / 4.$$

*Метод В.* Двойной гибрид оценивается как средняя четырех неродственных простых гибридов между четырьмя линиями, т. е.

$$x_{(A \times B) \times (C \times D)} = [x_{(A \times B)} + x_{(A \times C)} + x_{(A \times D)} + x_{(B \times C)} + x_{(B \times D)} + x_{(C \times D)}] / 6.$$

*Метод С.* Двойной гибрид оценивается как среднее значение всех простых гибридов, в которых только одним из родителей была инбредная линия, входящая в двойной гибрид, т. е.

$$x_{(A \times B) \times (C \times D)} = [x_{(A \times E)} + x_{(A \times F)} + \dots + x_{(B \times E)} + x_{(B \times F)} + \dots + x_{(C \times E)} + x_{(C \times F)} + \dots + x_{(D \times E)} + x_{(D \times F)} + \dots] / 4(p-4).$$

В исследованиях по количественной генетике проблеме предсказания двойных гибридов уделяется значительное внимание [48, 50]. Предполагается, например, что *методы А и С* могут давать надежные предсказания только тогда, когда все генные эффекты аддитивные. С другой стороны, *метод В* является эффективным тогда, когда значительная часть генетической вариации обусловлена доминированием. Этот метод имеет наиболее глубокую генетическую основу и дает информацию о продуктивности трех возможных двойных гибридов, включающих четыре инбредные линии. При наличии неаллельных взаимодействий можно ожидать, что ни один из этих методов не будет давать надежного предсказания показателей двойных гибридов по средним характеристикам простых.

В наших экспериментах степень соответствия предсказанных и наблюдаемых показателей двойных гибридов была измерена с помощью коэффициента корреляции. Коэффициенты корреляции между наблюдаемыми двойными гибридами и предсказанными с помощью *методов А и В* практически не различались [49]. Значимые корреляции между предсказанными и наблюдаемыми характеристиками были для массы, длины и ширины початка, числа рядов зерен, высоты растения и высоты прикрепления початка. Для массы зерна с початка получены недостоверные коэффициенты корреляции.

Следует отметить, что генотипически средовые взаимодействия, в значительной степени проявившиеся по отдельным признакам, привели к изменениям в коэффициентах корреляции у гибридов, выращенных в различные годы. В нашем эксперименте коэффициенты корреляции между наблюдаемыми и предсказанными двойными гибридами изменялись в зависимости от года выращивания по массе початка от 0,68 до 0,48 (метод А) и от 0,69 до 0,54 (метод В), по ширине початка – от 0,47 до 0,20 и от 0,40 до 0,26, а по массе 100 зерен – от 0,002 до 0,30 и от 0,07 до 0,30. Вероятно, наиболее важным препятствием в методах точного предсказания двойных гибридов являются генотипически средовые взаимодействия. Аналогичные результаты были получены в исследованиях и других авторов [51].

Коэффициенты корреляции между показателями признаков двойных гибридов, установленными в эксперименте и предсказанными с помощью *метода С*, в наших опытах оказались отрицательными в оба года испытания, что свидетельствует о полной непригодности его для предсказания показателей двойных гибридов.

С помощью диаллельного анализа был изучен генетический контроль наследования анализируемых признаков у простых гибридов. Были выделены компоненты генотипической вариации, зависящие от ОКС и СКС, которые можно считать оценками аддитивного и неаддитивного действия генов, т. е.  $2\sigma_g^2 = \sigma_{ад}^2$  и  $\sigma_s^2 = \sigma_{неад}^2$ . По всем признакам, кроме высоты растения, отношение  $\sigma_{ад}^2 : \sigma_{неад}^2$  было 2,5:1, т. е. аддитивная вариация превышала неаддитивную в 2,5 раза.

Таким образом, в случае преимущественно аддитивных генных эффектов различий в *методах А и В* предсказания показателей двойных гибридов по характеристикам простых гибридов не наблюдается. *Метод С* оказался неэффективным. Существенным препятствием в методах точного предсказания являются генотипически средовые взаимодействия, которые в значительно большей степени, чем доминирование и эпистаз, влияют на изменения коэффициентов корреляции между наблюдаемыми показателями двойных гибридов и предсказанными.

Обобщая все сказанное, можно сделать заключение, что эпистаз наряду с генотипически средовыми взаимодействиями может приводить к значительному смещению в предсказании компонентов урожайности гибридов, но генотипически средовые взаимодействия в данном случае оказываются более важными. Иными словами, роль эпистатических эффектов сравнительно невелика, и в программах по селекции сложных гибридов их можно без особых опасений игнорировать.



### 3.9. Анализ генетической природы гетерозиса в диаллельных скрещиваниях

Методы изучения действия генов при гетерозисе, охарактеризованные в предыдущих разделах, касались исключительно анализа и интерпретации статистик первого порядка, основанных на средних значениях признака в разных поколениях. Все описанные процедуры имели много привлекательного, и, пожалуй, наиболее ценными их особенностями являются относительная простота и статистическая надежность. Кроме того, для выявления, оценки и интерпретации неаллельных взаимодействий больше подходят также статистики первого порядка, поскольку на этом уровне соответствующие эффекты легче отделяются друг от друга и эксперименты, которые нужно выполнить для получения необходимых данных, менее трудоемки и легко осуществимы.

Однако эти преимущества не означают, что следует отказаться от использования более сложных и в каком-то смысле менее удовлетворительных с точки зрения статистических расчетов методов, основанных на статистиках более высокого порядка, в частности вариансах и ковариансах. Только эти методы дают возможность оценить различные степени доминирования и разграничить две причины гетерозиса: дисперсное распределение доминантных генов и сверхдоминирование.

Для этих целей можно использовать диаллельный анализ, который в последнее время с большим успехом применяется в качестве инструмента при изучении генетики количественных признаков у различных групп экспериментального материала как на самоопыляющихся культурах, так и на перекрестниках. Диаллельный анализ по сравнению с другими методами позволяет получить наиболее полную информацию о степени и направлении доминирования, соотношении частот доминантных и рецессивных генов у вовлекаемых в скрещивания форм, числе групп генов, контролирующих изучаемый признак, и др. Иными словами, этот метод служит достаточно эффективным средством получения четкой картины генетического контроля количественных признаков у ряда инбредных линий или сортов, проливая в то же время свет на генетическую природу гетерозиса в гибридном потомстве от их скрещивания.

Мы в своей работе достаточно широко использовали этот метод для анализа различных групп экспериментального материала на разных культурах – кукурузе [52], пшенице [53], тритикале [54, 55], сорго [56], райграсе пастбищном [57], люпине желтом [58], тепличном томате [59], перце сладком – и пришли к выводу, что он обеспечивает более систематический подход к исследованиям непрерывной вариации, возможность общей генетической оценки, которая необходима при определении комбинаций с лучшим селекционным потенциалом, и более строгий анализ полученных данных.

Математическая модель для любого  $ijk$ -того наблюдения (гибридной комбинации от скрещивания  $i$ -той и  $j$ -той родительских линий и выращенной в  $k$ -той повторности) может быть представлена как:

$$x_{ijk} = m + v_{ij} + b_k + e_{ijk}, \quad (3.8)$$



где  $m$  – средняя по всей диаллельной таблице (средний популяционный эффект);  $v_{ij}$  – эффект  $ij$ -того генотипа;  $b_k$  – эффект  $k$ -той повторности;  $e_{ijk}$  – эффект, обусловленный случайными причинами и отнесенный к  $ijk$ -тому генотипу.

По существу, модель (3.8) была впервые применена F. Yates [60] для изучения ряда генетических свойств у *Trifolium hybridum*, на которых были проделаны все возможные реципрокные скрещивания между 12 сибсами одной семьи  $F_1$ . Использование модели (3.8) позволило F. Yates изучить только аддитивные эффекты генов, все же взаимодействия внутри диаллельной таблицы (доминирование, эпистаз) вошли в последний член этого уравнения  $e_{ijk}$  и составили ошибку, или средний квадрат случайных отклонений. Анализ, проведенный на суммах реципрокных гибридов, показал различия между сибсами, обусловленные аддитивными эффектами генов, а анализ, осуществленный на разностях реципрокных гибридов, выявил достоверные различия между реципрокными гибридами, т. е. различия, которые возникают в результате использования одного и того же сибса в качестве материнского и отцовского родителей.

J. L. Jinks, B. I. Nayman [61, 62] разработали несколько другой подход к этой задаче, основываясь на идее R. Fischer [63]. Они видоизменили и расширили анализ, представив его в компонентах вариации, обусловленных аддитивными (D) и доминантными (H) эффектами генов. В отличие от анализа, проведенного F. Yates, этот анализ допускает, что исследуемый признак контролируется рядом генов с аддитивными эффектами, которые могут показывать доминирование и взаимодействие между неаллельными локусами. Эти гены отдельно не распознаваемы, анализируется их комбинированное действие, которое можно обнаружить при помощи различных статистических параметров.

Метод Jinks-Nayman применим в том случае, если экспериментальный материал удовлетворяет следующим требованиям: отсутствие множественного аллелизма, диплоидность расщепления у родительских линий, идентичность реципрокных гибридов, независимость распределения генов у родительских линий, отсутствие неаллельного взаимодействия.

Анализ превосходства средней потомства  $F_1$  над лучшей из родительских линий в сочетании с анализом различных типов генного действия и взаимодействия позволяют сделать вполне определенные выводы относительно генетической природы гетерозиса. Ожидаемые генотипические отклонения  $F_1$  от лучшего родителя, например, в двухлокусном гомозиготном диаллельном скрещивании обусловлены только неаддитивными эффектами генов, т. е. доминированием и различными типами неаллельного взаимодействия (при отсутствии неаллельного взаимодействия – только доминированием). Чисто аддитивное генное действие будет приводить к нулевым значениям всех компонент непрерывной вариации, кроме аддитивной, по всей диаллельной таблице с учетом отклонений, вызываемых средовой вариацией. Отбор родителей для дальнейшей селекции в таком случае должен основываться на том факте, что высокое выражение признака в  $F_1$  в желаемом направлении должно быть обусловлено концентрацией положительно действующих генов. Среди родительских линий, используемых в диаллельных скрещиваниях, линия с самой высокой характеристикой должна иметь и самое

большое число положительно действующих генов. На самом же деле получается так, что положительные аллели дисперсно распределены между родительскими линиями и скрещивания, проведенные конвергентным способом внутри ряда лучших линий, должны были бы привести к получению новых линий, у которых аккумулированы все положительные аллели от всех родителей. Это было бы реальным подтверждением одной из гипотез гетерозиса – гипотезы накопления благоприятных доминантных факторов.

Однако помимо аддитивных эффектов большинство гибридов в диаллельных скрещиваниях имеет константные доминантные эффекты, особенно по признакам, связанным с продуктивностью, причем в зависимости от направления доминирования отклонение гибридов от их соответствующих родителей имеет место как в плюс, так и в минус направлении, что непосредственно может быть использовано у перекрестноопыляющихся видов при получении гетерозисных форм. Для самоопылителей такой путь невозможен, поэтому селекционная работа здесь должна быть направлена на концентрацию положительно действующих аллелей, как и в случае только аддитивных эффектов, и присутствие доминирования не должно изменять методик селекции, которые применяются при преимущественно аддитивном генном действии.

G. F. Crow [64], например, объясняет гетерозис только с позиции теории доминирования, которая, по его мнению, охватывает всю систему растения в целом, и, следовательно, проявление гетерозиса у гибрида  $F_1$  обуславливается взаимодействием многих генов, точнее благоприятным сочетанием генов, полученных от разных родителей. Теория же сверхдоминирования объясняет гетерозис только гетерозиготностью как таковой. Принимая благоприятное сочетание доминантных генов за единственную причину гетерозиса, следовало бы ожидать появления гибридов с отрицательным гетерозисом столь же часто, как и с положительным. Но это не так: отрицательный гетерозис, например, по признакам продуктивности наблюдается намного реже, чем положительный. Можно было бы предположить, что в период развития растений, особенно на ранних стадиях, равновероятно появление гибридов как с положительным, так и с отрицательным гетерозисом. Однако данные, полученные Л. В. Хотылевой и др. [65] при анализе гетерозиса на ранних этапах развития, не подтверждают этого.

Относительная важность доминантного генного действия по сравнению со сверхдоминированием лучше всего изучена у кукурузы. Литературные сведения, обзор которых представили С. О. Gardner [66], R. H. Moll, H. F. Robinson [67], K. R. Lamkey и J. W. Edwards [68], дают доказательство того, что если сверхдоминирование имеет место у кукурузы, то оно либо встречается нечасто, либо мало по величине. Кроме того, эти данные ясно показывают, что сцепление между локусами при неполном и полном доминировании способно приводить к таким генетическим эффектам, которые имеют место на уровне гетерозигот и искажают эффекты доминирования в течение нескольких поколений после скрещивания. Вопрос, имеет ли место сверхдоминирование в генетическом контроле признаков урожайности у кукурузы, полностью не решен, и поэтому возможность существования генетических эффектов, подобных сверхдоминированию, должна

признаваться. Это подтверждается, например, изменениями в величине гетерозиса после проведения периодического отбора, которые подобны изменениям, ожидаемым согласно предположению, что сверхдоминантное генное действие увеличивается с каждым последующим циклом отбора [69, 70].

Некоторые авторы [32, 71] вообще считают, что при сверхдоминировании редко удастся обнаружить эффект взаимодействия истинных аллелей и отделить его от эффекта псевдоаллелей и близко сцепленных генов и поэтому концепция благоприятного эффекта аллельных взаимодействий тесно сближается с концепцией межаллельных взаимодействий генов. Однако то, что сверхдоминирование в ряде случаев наблюдается при гетерозиготности по вновь индуцированным мутациям отдельных генов, свидетельствует, что тесное сцепление вовсе не обязательно в развитии гетерозиса. Роль псевдоаллельных взаимодействий в проявлении гетерозиса в обычных генетико-селекционных опытах экспериментально не может быть установлена. Это объясняется тем, что кроссинговер между псевдоаллелями происходит крайне редко и требуется генетический анализ колоссального числа потомков гетерозиготных форм, чтобы его уловить.

Методы анализа диаллельных скрещиваний можно использовать для изучения действия и взаимодействия главных генов и полигенов, контролирующих один количественный признак. Некоторые особенности применения диаллельного анализа в таких ситуациях изложены в работе Ysuo Ukai [72]. Им описан случай, когда линии, имеющие один из главных генов, и линии, не имеющие главных генов, выбираются в качестве родителей в диаллельном скрещивании. Случай специфический, но, по-видимому, самый простой и наиболее реальный в системе главных генов. Используя диаллельный анализ в интерпретации В. И. Науман и основываясь главным образом на анализе графика  $(Vi, Wi)$ , автор установил, что, во-первых, линия регрессии  $(Vi, Wi)$  не константна и варьирует в зависимости от эффекта доминирования отдельного главного гена. Следовательно, тест на эпистаз по разбросу точек  $(Vi, Wi)$  вдоль линии регрессии и отклонению линии регрессии от 1 становится недействительным. Во-вторых, средняя степень доминирования, оцененная по пересечению линии регрессии с осью  $OW$ , может быть значительно переоценена или недооценена в зависимости от знака доминантного эффекта главного гена. В-третьих, на положение точек на линии регрессии, соответствующих родительским линиям, в большей степени оказывают влияние доминантные эффекты главных генов, чем доминантные эффекты полигенов. Учитывая это, можно сделать вывод, что при анализе эффектов главных генов график  $(Vi, Wi)$  дает ненадежную информацию. Напротив, диаллельная таблица, учитывающая систему как главных генов, так и полигенов, может оказаться полезной для обнаружения эпистаза. Оценивая генетические параметры, соответствующие каждому главному гену в аддитивно-доминантной модели, методом взвешенных наименьших квадратов и сопоставляя с помощью  $\chi^2$  наблюдаемые семейные средние в диаллельной таблице  $F_1$  с ожидаемыми средними, полученными с использованием этих параметров, автор провел испытание типа эпистаза «аддитивный  $\times$  аддитивный». Кроме того, если для каждой комбинации рассматриваемых главных генов с помощью привлечения поколения  $F_2$  и беккрос-

сов определить тип дигенного эпистаза, то в этом случае эпистатический эффект можно расчленить на три компонента: средний, общий и специфический. Эту новую концепцию эпистаза предлагается использовать для исследования взаимосвязи между генетическим взаимодействием неаллельных генов и физиологическим взаимодействием главных генов.

### **3.10. Генетические и средовые компоненты вариации, определяющие гетерозис диаллельных гибридов**

Метод диаллельного анализа в представленной выше интерпретации был применен нами к изучению различных генетических свойств самоопыленных линий кукурузы, обеспечивающих при скрещивании в  $F_1$  разную степень гетерозиса по ряду количественных признаков. В качестве исходного материала использовались различные серии диаллельных гибридов, полученных на скороспелых линиях четырех – шестикратного самоопыления. Линии и гибриды испытывались в течение трех лет в трех полностью рендомизированных повторностях. Следует отметить, что различные признаки, характеризующие зерновую продуктивность, продуктивность зеленой массы и вегетационный период, имели различную степень вариации в зависимости от года выращивания. Для генетического анализа нами были выбраны три признака, по которым линии и гибриды проявили относительную стабильность по годам: длина початка, высота растения и число рядов зерен на початке.

Проведенный с помощью диаллельного анализа эксперимент позволяет сделать вполне определенные выводы относительно генетической природы гетерозиса. Оказалось, что в зависимости от генотипов исходных родительских форм, а также анализируемых признаков гетерозис может определяться различными причинами. Как показали наши опыты [73], у таких признаков, как высота растения кукурузы, длина початка, масса зерна с початка, в генетическом контроле наряду с аддитивными эффектами наблюдаются эффекты сверхдоминирования и средняя потомства  $F_1$  превышает среднюю лучшей родительской линии, т. е. возникает гетерозис. Когда же в наследовании признака главную роль играют аддитивные эффекты генов (признак число рядов зерен), нет превосходства  $F_1$  над лучшей из родительских форм, гетерозис не проявляется. Неаллельные взаимодействия, отмеченные по отдельным признакам и только в некоторых комбинациях скрещивания, существенного влияния на увеличение гетерозисного эффекта не оказывали.

Метод диаллельного анализа был использован при изучении генетических особенностей проявления внутрипопуляционного гетерозиса при скрещивании низкоинбредных линий из многостебельно-многопочатковой популяции грузинской кукурузы селекции проф. Г. М. Папалашвили [74, 75]. Эта работа выполнена совместно с соискателями Г. А. Шеварднадзе из Тбилисского государственного университета и Н. А. Мамедовой из Института генетики и селекции Академии наук Азербайджана.

Характер генетической детерминации многопочатковости был мало изучен, а существующая научная литература по данному вопросу содержит довольно противоречивые сведения, что объясняется сложностью наследственной природы этого признака [76].

Многостебельно-многопочатковая популяция кукурузы, которая служила в нашем опыте источником получения самоопыленных линий, характеризовалась сильно выраженной продуктивной кустистостью. Растения ее имеют несколько стеблей, число которых колеблется от 3 до 6 и более. Общее количество початков на растении в среднем 4–6, иногда 10–15. Популяция, представленная такими продуктивными растениями, является потенциально высокоурожайной и может служить прекрасным исходным материалом для создания новых перспективных сортов и гибридов как зернового, так и силосного направления. Линии, полученные из этой популяции, сильно различались по количеству и массе початков с одного растения, количеству стеблей на одном растении, высоте главного стебля и другим признакам. Для диаллельного анализа было отобрано шесть линий с контрастным выражением ряда признаков. Скрещивания проводились по полной схеме, получено 36 комбинаций.

Результаты испытания диаллельных гибридов и анализ полученных данных по эффекту гетерозиса показали высокую степень гибридной мощности в некоторых комбинациях, превышающих лучшую родительскую форму по массе початков с одного растения на 21–38%. Наиболее гетерозисные гибриды отличались и большей массой початков с одного растения.

Учитывая важность таких признаков, как количество початков и стеблей с одного растения, масса первого початка и количество зерен в ряду, при формировании конечной продуктивности у многостебельной кукурузы, был изучен их генетический контроль с помощью метода Джинкса – Хеймана [61]. Проведенный анализ показал, что в генетическом контроле признаков количество початков и стеблей с растения основную роль играют эффекты доминирования, которые в среднем приводили к полному доминированию. В наследовании же признаков масса первого початка и количество зерен в ряду для данной группы линий преобладают эффекты сверхдоминирования.

Родительские линии различались по относительной доле доминантных и рецессивных генов, контролирующих развитие анализируемых признаков. Наблюдалась тесная корреляция между числом доминантных генов и средними значениями признаков количество початков и стеблей с одного растения ( $r = 0,85$  и  $r = -0,94$  соответственно), т. е. те линии, которые обладают большим числом доминантных генов, способны образовывать больше початков и стеблей на растении. Для признаков масса первого початка и количество зерен в ряду такая связь не обнаружена, на основе чего можно предположить, что генетический контроль этих признаков осуществляется доминированием с разнонаправленным действием.

На основании полученных результатов был сделан вывод, что в гибридных комбинациях при скрещивании низкоинбредных линий из популяции многостебельно-многопочатковой кукурузы обнаруживается достаточно высокий уровень внутрипопуляционного гетерозиса по признакам количество и масса по-

чатков с одного растения, количество стеблей и количество зерен в ряду початка. Генетическая же обусловленность этих признаков различная. В генетическом контроле количества початков и стеблей на растении наряду с аддитивным действием генов установлено наличие доминирования при асимметрии в распределении доминантных и рецессивных аллелей, причем доминирование направлено на развитие большего количества стеблей и початков на одном растении, что свидетельствует об эффективности использования этих линий в селекции на гетерозис. В генетическом контроле массы початков и количества зерен в ряду початка преобладают эффекты сверхдоминирования с разнонаправленным действием, т. е. у одних линий эти эффекты приводят к увеличению массы початков и количества зерен в ряду, у других линий – к их уменьшению. Неаллельного взаимодействия в генетическом контроле изученных признаков отмечено не было.

Анализ полных диаллельных скрещиваний был проведен нами на 7 линиях зернового сорго, в селекции которого эффективно используется явление гетерозиса в первом поколении [56]. Эта работа была проведена совместно с соискателем Л. П. Нешиной из Ставропольского НИИ сельского хозяйства (Россия). Включенные в эксперимент линии отличались высокой комбинационной способностью по урожайности зерна, весу биомассы, высоте растения, вегетационному периоду и другим признакам.

В генетическом контроле признака продуктивность растений преобладали эффекты сверхдоминирования при отсутствии неаллельного взаимодействия. Гетерозис по этому признаку у большинства гибридов был достоверным и достигал 26–32%. Для признака высота растения величина гетерозиса только у некоторых гибридов была сравнительно высокой (12–17%) вследствие накопления благоприятных доминантных генов с возможным проявлением неаллельного взаимодействия.

Доминирование у гибридов  $F_1$  зернового сорго направлено на увеличение как зерновой продуктивности, так и высоты растения. Более урожайные и высокорослые линии обладают и большим числом доминантных генов, контролирующих эти признаки. С селекционной точки зрения, когда важно получить высокоурожайные формы с коротким стеблем, доминирование, направленное на увеличение высоты растения, по-видимому, неблагоприятно. Отбор, нацеленный на выделение форм, обладающих большим числом доминантных генов урожайности и меньшим числом доминантных генов, контролирующих высоту растения, с тем чтобы получить гибриды с максимальным гетерозисом по урожайности и отрицательным гетерозисом по высоте растения, в данном случае затруднителен.

С помощью анализа диаллельных скрещиваний нами были изучены генетические особенности новых форм тепличного томата в отношении некоторых хозяйственно важных количественных признаков [59]. Эксперимент проводили с 12 линиями тепличных томатов и их гибридами  $F_1$ , полученными по диаллельной схеме  $p(p+1)/2$ . В схему были включены линия Мо 500 (*aw d, m-2 c*), гомозиготная по рецессивным сцепленным генам-маркерам 2-й и 6-й хромосом, и линия Мо 628 (*ful e, hl a*), гомозиготная по рецессивным генам-маркерам 4-й и 11-й хромосом, полученные из Института генетики АН Республики Молдова. Линии



с генетическими маркерами представляют определенный интерес в селекции томатов, где эффективно используется явление гетерозиса и особое значение придается подбору компонентов скрещивания, обеспечивающих максимальное увеличение количественных признаков по сравнению с родительскими формами. Включение этих линий в гибридизацию позволяет расширить спектр генотипической изменчивости у гибридов и, следовательно, существенно повысить эффективность отбора рекомбинантных генотипов. Генетический анализ количественных признаков проводили по методу В. Науман.

Показано, что в зависимости от генотипов родительских линий, а также анализируемых признаков гетерозис может определяться разными причинами, причем включение в генетический анализ маркерных линий вносит существенные коррективы в прогнозирование высокогетерозисных гибридов. Например, в генетическом контроле средней массы плода наблюдается неполное доминирование в среднем по всем локусам как в раннем, так и в общем урожае. При наследовании этого признака у данной группы линий преобладающую роль играют эффекты аддитивного действия генов, на что указывает  $D > H_1$ . В этом случае нет достоверного превосходства  $F_1$  над лучшей из родительских линий и гетерозис не проявлялся. При таком типе наследования фенотип адекватно отражает генотип, что позволяет улучшать данный признак непосредственно отбором лучших родительских форм. Привлечение в диаллельные скрещивания линий с мутантными генами не привело к существенному сдвигу генетических параметров по этому признаку. Для генов, контролирующих массу и количество плодов с растения, характерно сверхдоминирование ( $H_1 > D$ ), которое послужило причиной истинного гетерозиса у гибридов  $F_1$ . Например, в комбинациях скрещивания с маркерными линиями Мо 500 и Мо 628 гетерозис по массе плодов с растения равнялся 25–85%, а по количеству плодов с растения – 30–70%. Неаллельное взаимодействие комплементарного типа оказывало существенное влияние на увеличение гетерозисного эффекта только в отдельных комбинациях скрещивания с участием линии Мо 628. В этом случае величина истинного гетерозиса по массе плодов с растения в раннем урожае достигала максимальной величины – 150%.

Включение в генетический анализ маркерных линий привело к увеличению средней степени доминирования по признаку количество плодов с растения: в раннем урожае доминирование изменилось от неполного до полного ( $H_1/D = 1,00$ ), а в общем урожае – от полного до сверхдоминирования ( $H_1/D = 3,60$ ). Причем доминирование в данных случаях было направлено на увеличение количества плодов с растения у гибридов и способствовало формированию гетерозиса в целом по продуктивности.

У линии Мо 628, имеющей сравнительно небольшое количество плодов на растении, отмечено преобладание рецессивных генов, контролирующих данный признак. При скрещивании этой линии с линиями Л-4, Л-5 и Л-8, у которых доля доминантных и рецессивных генов примерно одинакова, гетерозис достигал 33–67%. Линии же Л-1, Л-3, Л-127 и Мо 500, в генетическом контроле которых проявилось неаллельное взаимодействие генов комплементарного типа, при скрещивании с линией Мо 628 давали гибриды с максимальным гетерозисом (85–100%)



по количеству плодов с растения в раннем урожае. Все это свидетельствует о том, что включение в гибридизацию линий Мо 500 и Мо 628 с маркированными рецессивными генами позволяет получать высокогетерозисные гибриды при условии подбора соответствующего второго компонента скрещивания.

### **3.11. Гетерозис и комбинационная способность**

Понятие о комбинационной способности и основных формах ее проявления возникло в ходе исследований гетерозиса у гибридной кукурузы. Однако по мере изучения и использования его в практической селекции других сельскохозяйственных культур это понятие приобрело универсальность и в настоящее время оценка комбинационной способности стала необходимым элементом гетерозисной селекции, особенно на начальном этапе, когда чрезвычайно важное значение имеет отбор исходного материала не только по хозяйственно полезным признакам, но и на высокую комбинационную способность селективируемых форм. Тем не менее природа комбинационной способности изучена еще недостаточно и является одним из важных и актуальных вопросов в теории гетерозиса и при его практическом использовании.

Вряд ли сегодня можно легко и надежно выбрать среди множества разнообразных методов оценки комбинационной способности тот, который наилучшим образом позволил бы отбраковать неперспективный в селекционном плане материал. Трудность заключается в том, что комбинационную способность все еще нельзя измерить с помощью приборов или каких-либо химических реакций, тем более нельзя определить ее непосредственно в самих растениях визуально. Делаются неоднократные попытки найти легко измеряемые морфологические, физиологические, биохимические, молекулярно-биологические признаки растений, которые имели бы высокую корреляцию с их комбинационной ценностью [9, 58, 77–79]. Однако полученная такими методами информация о комбинационной способности оказывается либо ненадежной, либо требует больших затрат труда и средств. Поэтому селекционеры предпочитают проводить оценку исходного материала по потомству, что требует длительной и трудоемкой работы по скрещиваниям, испытаниям, отборам. Все эти сложности порождаются недостаточной изученностью генетики комбинационной способности.

В настоящее время нельзя однозначно ответить на вопрос: почему одна форма, будучи скрещена с разными генотипами, дает, как правило, высокопродуктивные гибриды, другая проявляет высокий эффект при скрещивании только с отдельными формами, т. е. в специфических комбинациях? Причина этого, вероятно, заключается в том, что комбинационная способность исходных генотипов, которая является генетически обусловленным свойством, наследуемым как при самоопылении, так и при скрещивании, зависит от сложных систем взаимодействия наследственных факторов. Экспериментально доказано, что линии с высокой комбинационной способностью дают более урожайные гибриды, чем линии с низкой комбинационной способностью. В связи с тем что селекция сортов и линий должна проводиться главным образом на высокую комбинационную

способность, выяснение генетической основы этого свойства, а также дальнейшая разработка методов его оценки становятся одними из важнейших задач современной генетики.

Один из наиболее простых методов оценки комбинационной способности основан на характеристике самих родительских линий. Надежность его зависит от того, насколько высока корреляция между урожайностью самоопыленных линий и их гибридов. В силу своей простоты этот метод привлекает внимание исследователей, особенно на начальном этапе селекции на гетерозис. Проводя эксперименты в этом направлении на кукурузе, одни авторы получали сравнительно низкие коэффициенты корреляции (до 0,25) между урожайностью самих линий и их комбинационной способностью, оцененной в гибридах. Более высокие коэффициенты корреляции (до 0,40), полученные другими авторами, все же оказывались не настолько высоки, чтобы с определенной достоверностью можно было судить по урожайности линий об их комбинационной способности.

Нами также было проведено сравнение урожайности линий кукурузы с эффектами их общей комбинационной способности, вычисленными на основе анализа диаллельных гибридов, испытанных в течение трех лет в двух различных по климатическим условиям местностях [80]. Лучшие по урожайности линии имели и самые высокие эффекты общей комбинационной способности независимо от года и места выращивания гибридов. Однако коэффициент корреляции между обоими показателями был не очень велик ( $r = 0,49$ ), но достоверен, свидетельствуя о том, что скрещивания линий с высокой урожайностью дают в среднем более высокоурожайные гибриды, чем линий со средней или низкой урожайностью. Тем не менее если ориентироваться только на такую корреляцию, то риск потери ценных генотипов при отборе линий с высокой комбинационной способностью остается достаточно большим.

Несмотря на низкую информативность этого метода, к нему обращаются исследователи, работающие на разных культурах, и до настоящего времени. Было даже проведено моделирование различных ситуаций, которые могут влиять на корреляции между урожайностью линий и их комбинационной способностью в топкроссах [81]. С учетом допущений различных частот аллелей и ожидаемых генетических эффектов были составлены уравнения корреляций, решение которых показало, что для полигенных многолокусных признаков при наличии полного доминирования корреляция между показателями линий и топкроссных гибридов всегда ниже значения 0,5 вследствие маскирующего влияния благоприятных доминантных аллелей тестеров. Эти расчеты согласуются с экспериментальными данными, свидетельствующими о снижении генотипической варiances между топкроссами при использовании высокоурожайных тестеров, что неизбежно должно приводить к снижению указанных корреляций. Смоделированы ситуации, когда использовались тестеры, родственные и неродственные анализируемым линиям. Корреляции всегда были несколько выше при использовании тестеров, полностью неродственных линиям, хотя коэффициенты корреляции и в этих случаях не превышали 0,5.

Поэтому для получения необходимых данных о комбинационной способности селектируемых линий пока существует один надежный путь – скрещивание

с последующим испытанием гибридного потомства. При этом измерителем комбинационной способности, как правило, служит урожай гибридов, так как практически наиболее важно проявление гетерозиса в отношении этого признака. Но комбинационная способность может быть определена и по другим признакам. Этот путь оценки селективируемого материала очень трудоемкий. Он связан с большим объемом работ по скрещиванию и испытанию полученных форм. Выполнение данной задачи может быть облегчено отысканием наиболее рациональных схем скрещивания и методов оценки комбинационной способности.

При испытании гибридов, полученных от скрещивания одной и той же родительской линии со многими другими, обнаруживается варьирование величины гетерозиса по отдельным гибридным комбинациям. Поэтому комбинационная ценность одной и той же линии может быть выражена двумя способами – средней величиной гетерозиса, наблюдавшегося у всех гибридных комбинаций с участием этой линии, и отклонением от этого значения у той или иной конкретной комбинации. Первая величина характеризует общую комбинационную способность данной родительской формы, выражающуюся в ее способности давать гетерозисные гибриды при скрещивании с разными другими генотипами, вторая – специфическую комбинационную способность, т. е. ее комбинационную способность по отношению к другой родительской форме или другому генотипу.

Общую комбинационную способность можно оценить при различных системах скрещивания, из которых наиболее часто применяются свободное опыление, поликросс, топкросс, диаллельные скрещивания. Специфическая комбинационная способность оценивается только в топкроссах и диаллельных скрещиваниях, причем топкросс можно использовать для этих целей при условии жестких ограничений, налагаемых на тестеры: это должны быть либо инбредные линии, либо простые гибриды с точно известной генетической конституцией.

Вообще от подхода к выбору тестера в значительной мере зависит точность оценки как общей, так и специфической комбинационной способности в анализируемых скрещиваниях. Подбор тестеров связан в первую очередь с конкретными задачами селекции, т. е. будут ли линии оцениваться на общую или специфическую комбинационную способность или нужно отобрать более ценные линии из одной популяции на предмет ее улучшения в процессе периодического отбора. Так, до недавнего времени считалось, что оценка общей комбинационной способности будет более точной при использовании тестера с широкой генетической основой. Однако в более поздних исследованиях, проведенных на кукурузе [82, 83], указывается на эффективность использования инбредных линий в качестве тестеров при отборе форм с высокой общей комбинационной способностью, т. е. инбредный тестер, который, согласно теоретическим предположениям, должен оценивать специфические эффекты, может обеспечить вполне достоверные оценки и аддитивных эффектов.

Весьма полезным при выборе тестера оказывается знание их собственной генетической детерминации. Обобщенные теоретические результаты, полученные при анализе различных топкроссных гибридов, показали, что в случае преиму-

щественно аддитивных эффектов тестер обеспечивает достаточно точное разграничение анализируемых генотипов в соответствии с их генотипической структурой и независимо от урожайных качеств самого тестера. При использовании тестера, обладающего комплексом доминантных генов, наблюдается четко выраженная тенденция к проявлению однородности у потомков от скрещивания с таким тестером. Однако при полном доминировании возможность разграничения анализируемых генотипов с помощью их потомства увеличивается по сравнению с аддитивным случаем при использовании рецессивного тестера. При наличии же неаллельных взаимодействий комплементарного типа доминантный тестер будет совершенно непригоден, в то время как рецессивный обеспечивает вполне удовлетворительную дифференцировку тестируемых генотипов по комбинационной способности.

В тех случаях, когда требуется оценка только общей комбинационной способности (например, при использовании отбираемых форм для получения синтетических гибридов или сортов), особый интерес представляют методы поликросса и свободного опыления [84]. Друг от друга они отличаются только тем, что при поликроссе испытываемые формы должны свободно и равномерно переопыляться с набором других форм при посеве в специальном питомнике. При свободном опылении специального посева не требуется и образцы исходного материала выращиваются в непосредственной близости друг от друга и растения каждого образца свободно переопыляются пылью других образцов. Теоретический анализ показал, что эти методы обеспечивают удовлетворительное различие материнских генотипов по комбинационной способности при преобладании аддитивных генных эффектов. При наличии же эффектов доминирования существенное значение, например при поликроссном испытании, имеет распределение генных частот. В частности, при равной частоте аллелей А-а, В-в вклад доминирования будет постоянным по рядам. При большей частоте желательных аллелей доминирование будет стремиться скрыть различия между потомками, и поэтому можно полагать, что эффективность поликросса окажется низкой при анализе хорошо отселектированного материала.

Для изучения комбинационной способности применяются и некоторые модификации описанных выше методов. К ним относятся сетевые пробные скрещивания [85], факториальные системы парных скрещиваний [86, 87] и др. Эти методы обеспечивают вполне надежные оценки общей комбинационной способности, а при некоторых допущениях и специфической. При этом значительно сокращается объем работы на проведение скрещиваний и испытания гибридов, особенно в тех случаях, когда изучается большой набор родительских линий. Все они находят применение в гетерозисной селекции различных сельскохозяйственных культур. Применение же их в генетических анализах, в частности для изучения типов действия генов, определяющих комбинационную способность, ограничено пока из-за отсутствия точных генетических теорий, на которых построены эти методы.

### 3.12. Генетическая детерминация комбинационной способности

Различные требования, предъявляемые к выбору тестера, связаны с тем, что две формы комбинационной способности – общая и специфическая – различаются по своей генетической основе. Общая комбинационная способность определяется аддитивными наследственными факторами, а в основе специфической комбинационной способности лежат доминирование, сверхдоминирование и эпистаз [88, 89]. Этому соответствует характер изменчивости той и другой форм комбинационной способности.

Представление о генетической основе общей комбинационной способности может быть дополнено сведениями о наличии у линий с высокой комбинационной способностью наряду с комплексом ценных наследственных факторов по продуктивности (или по каким-либо иным причинам) других генетических детерминантов, обладающих тормозящим эффектом по отношению к первым. Вероятность точно такого же тормозящего аллеля у других линий крайне мала. Поэтому при скрещивании данной линии почти с любой другой линией (сортом) снимается действие тормозящего фактора и полностью реализуется потенциально возможная продуктивность, унаследованная гибридом от данной линии [90, 91].

Анализируя генетическую основу общей и специфической комбинационной способности, В. И. Науман [92] предполагал, что при отсутствии эпистаза общая комбинационная способность состоит как из аддитивной части, так и из средней доминантной, в то время как специфическая комбинационная способность включает главным образом доминирование. Когда же имеют место эпистатические взаимодействия генов, можно ожидать, что обе комбинационные способности будут содержать эпистатическую часть. В общую комбинационную способность будет входить средний эпистатический эффект, а в специфическую – эпистатический эффект, связанный с отдельными гибридными комбинациями.

На основании теоретических исследований были выведены соотношения между общей и специфической комбинационной способностью и аддитивными, доминантными и эпистатическим эффектами генов. При условии, что каждая инбредная линия, используемая в скрещивании, имеет произвольный, но одинаковый для всех линий коэффициент инбридинга  $F$ , эти соотношения будут следующими:

$$\sigma_g^2 = \frac{1}{4} (1 + F) \sigma_A^2 + \frac{1}{16}(1 + F)^2 \sigma_{AA}^2 + \dots$$

$$\sigma_s^2 = \frac{1}{4} (1 + F)^2 \sigma_D^2 + \frac{1}{8}(1 + F)^2 \sigma_{AA}^2 + \frac{1}{8}(1 + F)^3 \sigma_{AD}^2 + \frac{1}{16}(1 + F)^4 \sigma_{DD}^2 + \dots,$$

где  $\sigma_A^2$  – аддитивная генетическая вариация;  $\sigma_D^2$  – доминантная вариация;  $\sigma_{AA}^2$ ,  $\sigma_{AD}^2$ ,  $\sigma_{DD}^2$  – соответственно «аддитивная × аддитивная», «аддитивная × доминантная» и «доминантная × доминантная» части эпистатической вариации.

На основании этих формул можно сделать заключение, что общая комбинационная способность зависит от аддитивного эффекта генов и той части эпистатического эффекта, который обуславливается взаимодействием аддитивных эффектов, а специфическая комбинационная способность – от доминирования и эпистаза.

### 3.13. Модели комбинационной способности в диаллельных скрещиваниях

Наиболее полную информацию о комбинационной способности, как общей, так и специфической, можно получить в системе диаллельных скрещиваний. В этом случае представляется возможным определить относительную ценность анализируемых форм и указать пути использования той или иной формы в конкретных комбинациях скрещивания.

Впервые система диаллельных скрещиваний была применена для этих целей G. F. Sprague, L. A. Tatum [88], которые предложили и первую математическую модель комбинационной способности, впоследствии разрабатываемую многими исследователями. Но наиболее полная и всесторонняя оценка комбинационной способности в диаллельных скрещиваниях представлена в работе B. I. Griffing [89], в которой даны формулы и схемы расчетов эффектов и вариантов общей и специфической комбинационной способности при различных сочетаниях прямых, обратных гибридов и родительских линий. В свое время эти методы довольно подробно описывались и в нашей отечественной литературе [52, 91, 93]. Сейчас они стали уже рутинными приемами, используемыми в генетических и селекционных исследованиях у различных сельскохозяйственных культур – как перекрестноопыляемых, так и самоопылителей.

Любую гибридную комбинацию, полученную от диаллельного скрещивания  $i$ -той и  $j$ -той родительских форм и испытанную в  $k$ -той повторности, можно представить как

$$x_{ijk} = m + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}. \quad (3.9)$$

Ограничения, налагаемые на экспериментальный материал при использовании диаллельного анализа для изучения генетического контроля количественных признаков, о которых мы упоминали выше, могут быть значительно ослаблены при изучении комбинационной способности. Параметры модели (3.9) значительно менее чувствительны к тем генетическим нарушениям, которые могут быть вызваны невыполнением этих ограничений, чем такие параметры, как степень доминирования, распределение частот генов, число групп генов и др. Поэтому диаллельный анализ в этой интерпретации без особых ограничений может применяться к изучению комбинационной способности сортов с различной степенью гетерозиготности [18, 93–95] или полиплоидных форм [85].

С помощью модели (3.9) можно проводить оценку комбинационной способности и в  $F_2$  или в более поздних поколениях, особенно в тех случаях, когда оказывается невозможным получить необходимое количество семян в  $F_1$ . И если наблюдается соответствие в оценках общей и специфической комбинационной способности в поколениях  $F_1$  и  $F_2$ , то для анализа этого свойства можно использовать только  $F_2$ , в котором получение достаточного количества семян для испытания не представляет труда [96].

Некоторые авторы считают, что нарушения ограничений при использовании диаллельных скрещиваний в изучении генетического контроля количественных



признаков у самоопыляющихся культур часто усложняют интерпретацию параметров и приводят к значительной потере информации. Поэтому они рекомендуют свести применение диаллельного анализа только к оценке эффектов и вариантов общей и специфической комбинационной способности и использовать их в селекционных программах по получению гибридов или свободноопыляющихся синтетических сортов.

Свойство комбинационной способности, присущее всем генотипам, вовлекаемым в скрещивание, по каждому количественному признаку проявляется в разной степени. У одного и того же генотипа комбинационная способность по одним признакам может оказаться высокой, по другим – средней, по третьим – низкой, у других генотипов наоборот. И чаще всего выясняется, что ни один из оцениваемых генотипов не представляет собой хорошего сочетания всех признаков. Это затрудняет отбор родителей с высокой комбинационной способностью по комплексу оцениваемых признаков, что как раз необходимо в селекционной работе. Делались попытки определенным образом сопоставить или сгруппировать оценки комбинационной способности по ряду признаков с тем, чтобы получить одну объединенную характеристику генотипа как компонента скрещивания. Было предложено для этой цели использовать метод множественного анализа комбинационной способности родительских линий по признакам. Общие комбинационные способности двух родительских линий параллельны по признакам, если одна из них имеет более высокую или более низкую общую комбинационную способность, чем другая линия по всем признакам. Причем различия, как правило, не одинаковы и зависят от признаков. Численный пример, на котором продемонстрирован этот метод, представлен девятиродительским диаллельным скрещиванием у риса. Проанализированы три признака: количество метелок на растении, процент стерильности и масса 100 зерен. Не было обнаружено параллелизма по признакам ни для общей, ни для специфической комбинационной способности. А это значит, что некоторые родители с лучшей комбинационной способностью по одному признаку не оказываются столь же хорошими по другому, следовательно, и некоторые гибриды могут быть лучшими по одному признаку, а по другим признакам – нет.

Комбинационную способность можно связать с ассоциированными генетическими системами, в которых генотип анализируется не по отдельным признакам, а как целостная система, в которой учитываются все взаимосвязи между интересующими исследователя хозяйственно ценными признаками [85]. В результате такого объединения был предложен новый термин – ассоциативная комбинационная способность, которая обозначает способность родительских линий как целостной генетической системы при скрещивании с другими линиями определенным образом влиять на комплекс связанных признаков у гибридов. Однако этот показатель, хотя и способствует более обоснованному генетически подбору компонентов для получения гетерозисных гибридов, все же не обеспечивает объективную комплексную оценку родителей по комбинационной способности, поскольку он зависит в первую очередь от эффекта ОКС основного



признака, выбор которого остается чисто субъективным делом селекционера. И при замене его ранжировка линий по ассоциативной комбинационной способности может существенно измениться или даже поменяться на противоположную. Кроме того, требуются дополнительные и довольно трудоемкие расчеты: помимо получения оценок ОКС по всем анализируемым признакам необходимо еще изучить  $m$  взаимосвязей между основным признаком и ассоциированными признаками.

Таким образом, оценка комбинационной способности по каждому признаку отдельно остается пока менее трудоемким и более надежным способом, с помощью которого можно охарактеризовать родительские формы как компоненты скрещивания. Поиск точных и быстрых приемов комплексной оценки комбинационной способности будет способствовать разработке более совершенных количественных методов расчета, обеспечивающих получение максимальной информации об этом важнейшем свойстве родительских форм гибридов.

Наши представления о генетике комбинационной способности значительно расширились в связи с применением диаллельного анализа. Этому в немалой степени способствовало использование его при изучении не только гибридов первого, но и более поздних поколений, что позволило получить дополнительную информацию об изменении показателей комбинационной способности в результате инбридинговой депрессии. А путем сопоставления результатов, полученных в разных поколениях, можно проследить изменения типов генного действия, ответственных за проявление этого свойства у родительских линий.

Комбинационная способность родительских компонентов скрещивания чаще всего оценивается по первому поколению гибридов. Это вполне объяснимо, так как гетерозисный эффект наиболее адекватно отражается различиями между родителями и поколением  $F_1$ . Но поскольку она является генетически обусловленным свойством, которое наследуется как при самоопылении, так и при скрещивании, то ее можно оценить и в последующих расщепляющихся поколениях гибридов, например  $F_2$  и беккроссах [98]. Теоретически ожидаемые значения эффектов и вариантс комбинационной способности, полученные для диаллельных скрещиваний  $F_1$ , представленные формулами (3.9), остаются применимыми и для  $F_2$ , изменяется лишь вклад в них доминирования и неаллельных взаимодействий. Это связано с тем, что гетерозиготность для каждого гибрида  $F_2$  уменьшается вдвое. Частичная потеря информации о вкладе доминирования в среднее значение признака и дисперсию при этом может компенсироваться за счет привлечения данных по большему числу растений из  $F_2$ . Аналогичные результаты получаются при использовании беккроссов от диаллельных гибридов, поскольку усреднение по двум возможным беккроссам  $B_1 = F_1 \times P_1$  и  $B_2 = F_1 \times P_2$  дает те же ожидаемые значения, что и для  $F_2$ , так как в аддитивно-доминантной модели  $F_2 = (B_1 + B_2)/2$ . Снижение уровня гетерозиготности, которое произойдет при самоопылении и беккроссировании, должно сказаться и на генных эффектах, определяющих общую и специфическую комбинационную способность. В частности, можно ожидать большего снижения доли вариантсы, зависящей от доминантных и эпистатических эффектов по сравнению с вариантсой, обусловленной аддитивными эффектами генов.

Учитывая все это, мы провели изучение гетерозиса и комбинационной способности в поколениях  $F_1$  и  $F_2$  у семи самоопыленных скороспелых линий кукурузы. Так как линии не проходили предварительного отбора, то они рассматривались как случайная выборка и все оценки компонентов генотипической вариации можно относить к популяции, состоящей из всевозможных генотипов, полученных от их скрещивания. Гибриды  $F_1$  были получены от этих линий по полной диаллельной схеме скрещивания, а затем семьи  $F_2$  – самоопылением растений  $F_1$  (по 42 комбинации каждого класса гибридов). Статистический анализ был проведен с использованием средних показателей семей  $F_1$  и  $F_2$ .

Гетерозис в  $F_1$  по отношению к лучшему родителю оценен для признаков масса, длина и ширина первого початка, число рядов зерен, высота растения и высота прикрепления верхнего початка (табл. 3.2).

Проявление гетерозиса в первом поколении гибридов сопровождалось его падением во втором поколении, причем чем выше был гетерозис в  $F_1$ , тем выше и процент инбридинговой депрессии. Такая зависимость наблюдалась по всем признакам. Это согласуется с теоретически ожидаемыми результатами, указывающими на то, что при преимущественном аддитивном действии генов влияние инбридинга на популяционную среднюю прямо пропорционально гетерозису, поскольку оба они связаны с различиями в гетерозиготности и оба влияют на среднюю характеристику признака: гетерозис с увеличением гетерозиготности увеличивает признак, а инбридинговая депрессия, приводя к снижению гетерозиготности, одновременно ведет и к снижению среднего выражения признака.

Таблица 3.2. Средние значения лучших самоопыленных линий, семей  $F_1$  и  $F_2$

Признак	Линия	Гибриды $F_1$	Гибриды $F_2$	Гетерозис, %	Инбридинговая депрессия, %
Масса первого початка, г	73,6	96,6	78,8	31,2**	18,4*
Длина початка, см	13,6	16,6	14,8	22,0**	10,8*
Ширина початка, см	3,8	4,1	3,9	7,4	4,7
Число рядов зерен	11,5	12,0	11,8	4,0	2,0
Высота растения, см	157,2	176,3	166,0	12,0	5,9
Высота прикрепления початка, см	40,7	45,6	42,8	12,0	6,0

\* $P < 0,05$ .

\*\* $P < 0,01$ .

Для того чтобы проследить изменение аддитивной и неаддитивной компонент генетических вариаций в результате инбридинга, были получены оценки вариаций общей и специфической комбинационной способности на основании гибридов второго поколения. Поскольку при анализе  $F_1$  не было отмечено различий по материнским и реципрокным эффектам, то реципрокные гибриды в анализе  $F_2$  уже не включались. Оценка значимости средних квадратов проводилась согласно ожидаемым средним квадратам для поколения  $F_2$ . Изменений в соотношении вариаций общей и специфической комбинационной способности не наблюдалось практически по всем признакам. Доминантные и эпистатические эффекты, проявившиеся в  $F_1$ , внесли определенный вклад в общую генотипическую

изменчивость гибридов  $F_2$ , и, наоборот, при несущественности этих эффектов в  $F_1$  они не проявились и во втором поколении. Только признак число рядов зерен составил исключение. Генетический контроль его в популяции  $F_2$  не совсем ясен. Этот признак, как правило, контролируется аддитивными эффектами генов, что и подтвердил анализ гибридов  $F_1$ . Однако в результате одного поколения инбридинга доля неаддитивной вариации в общей генотипической сильно возросла. Вероятно, это произошло в результате увеличения роли неаллельных взаимодействий, поскольку доминантная вариация осталась незначительной, на что указывает низкий процент инбридинговой депрессии от поколения  $F_1$  к  $F_2$ .

Таким образом, наблюдалось соответствие между оценками, основанными только на родительских линиях и  $F_1$ , и оценками, основанными на  $F_2$ , особенно в отношении генетического контроля признаков высота растения, масса початка, длина початка. При такой согласованности данных по разным поколениям анализ средних родительских линий и  $F_1$  позволяет точно и быстро охарактеризовать потенциальные возможности различных комбинаций и, кроме того, дает вполне удовлетворительную информацию о генетическом контроле гетерозиса.

С целью выяснения генетических основ общей и специфической комбинационной способности и получения дополнительной информации об этом свойстве к анализу данных родительских линий, поколений  $F_1$  и  $F_2$  был добавлен анализ двух первых беккроссов [98]. В качестве исходного материала в этом эксперименте использованы 7 самоопыленных линий кукурузы, описанных ранее, и по 21 диаллельному гибриду  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$ , испытанному в течение двух лет. ОКС и СКС оценивались в каждом поколении по методу 4 Griffing. Анализировались те же количественные признаки, что и в предыдущем опыте, а именно: масса, длина и ширина первого початка, высота растения, высота прикрепления верхнего развитого початка, число рядов зерен на початке.

Общая фенотипическая вариация, которая наблюдалась между гибридами каждого класса, была разложена с помощью дисперсионного анализа на средовую и генотипическую, а генотипическая, в свою очередь, – на вариации, возникающие за счет различий по ОКС и СКС. Средние квадраты, являющиеся оценками ОКС и СКС, были значимыми по всем признакам и во всех поколениях, кроме ширины початка в оба года, где не во всех поколениях наблюдалось достоверное превосходство средних квадратов комбинационной способности над средними квадратами случайных факторов.

Как и в предыдущем опыте, вариация ОКС оказалась значительно больше вариации СКС в поколении  $F_1$ . Это свидетельствует о преобладании аддитивного действия генов в наследовании изученных признаков. Отношение ОКС/СКС по всем признакам было сравнительно высоким (от 2,3 до 6,8) и устойчивым по годам. В расщепляющихся поколениях  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$  наметилась четкая тенденция к снижению этого отношения по всем признакам при сохранении практически такой же степени значимости вариации ОКС и СКС, как и в поколении  $F_1$ . Кроме того, снизилась и сама вариация СКС в поколениях  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$  по сравнению с  $F_1$ . Это можно объяснить тем, что в силу уменьшения гетерозиготности средние показатели гибридов  $F_2$  и беккроссов должны меньше отличаться от средних роди-

тельских линий, чем средние гибридов  $F_1$ , что, в свою очередь, должно привести к снижению варiances СКС в расщепляющихся поколениях.

Если сопоставить теоретические соотношения между  $\sigma_g^2$ ,  $\sigma_s^2$  и аддитивными, доминантными и эпистатическими компонентами общей генотипической варiances в  $F_1$ , то можно прийти к выводу, что в последующих поколениях варiances, зависящие от доминирования ( $\sigma_D^2$ ) и взаимодействий, включающих доминирование ( $\sigma_{AD}^2$ ,  $\sigma_{DD}^2$  ...), должны уменьшаться. Но поскольку эффекты СКС не исчезают, как это отмечено в нашем эксперименте, а наоборот, их доля в общей генотипической изменчивости остается на уровне поколения  $F_1$  или даже выше (как показывает отношение ОКС/СКС), то, следовательно, они должны измерять «аддитивные  $\times$  аддитивные» эффекты взаимодействия ( $\sigma_{AA}^2$ ,  $\sigma_{AAA}^2$  ...). Это дает основание считать, что главной причиной, обуславливающей высокую СКС, является не доминирование и связанное с ним взаимодействие, а «аддитивный  $\times$  аддитивный» тип эпистаза, который проявляется не только в  $F_1$ , но и в последующих поколениях.

Ранжировка родительских линий по их эффектам ОКС в значительной степени изменяется в зависимости от поколения, что было подтверждено показателями коэффициентов ранговой корреляции  $r_s$  между эффектами ОКС в поколении  $F_1$  и соответствующими величинами в  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ . Аналогичные результаты были получены и для констант СКС.

У самоопыляющихся культур, таких, как пшеница, были получены результаты, несколько отличные от наших [99]. Наблюдалось удовлетворительное совпадение оценок ОКС и СКС вплоть до поколения  $F_5$ , что явилось основанием для вывода о целесообразности оценки сортов по комбинационной способности не в  $F_1$ , а в более поздних поколениях. Это удобно для таких культур, где производство гибридных семян затруднено.

У кукурузы же, как показали наши данные, изменчивость по комбинационной способности (как общей, так и специфической), имеющая место в  $F_1$ , сохраняется и в последующих поколениях. Однако абсолютные выражения эффектов ОКС и констант СКС в значительной степени могут изменяться от поколения к поколению. Поэтому характеристика самоопыленной линии как компонента скрещивания для получения гетерозисных гибридов или как компонента синтетического сорта может быть получена только на основании гибридов первого поколения с участием этой линии.

Мы проследили далее, как изменяется вклад тех или иных генных взаимодействий в выражение признака масса початка у гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и беккроссов. Анализ изученной группы гибридов показывает, что, как правило, высокий уровень признака проявляется в тех случаях, когда одна из родительских линий обладает высокой ОКС, при этом может отсутствовать или быть отрицательным вклад СКС. И наоборот, в тех комбинациях, где имеется достаточно высокий вклад СКС, но ни одна из линий не имеет высокой ОКС, наблюдается низкое выражение признака в  $F_1$ .

Связи между эффектами ОКС и константами СКС в нашем случае отмечено не было. Величина эффектов ОКС обоих родителей не влияла на проявление их

СКС и две линии с высокими эффектами  $g_i$  могли при скрещивании давать  $s_{ij}$  ниже среднего, равно как две линии с низким  $g_i$  давали  $s_{ij}$  выше среднего. Аналогичная картина отмечалась нами при анализе признака масса початка в  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$ .

Итак, высокий гетерозис, как правило, проявляется в гибридных комбинациях от скрещивания линий с высокой ОКС. Какова же роль СКС в формировании гетерозисного эффекта у данной группы гибридов? Чтобы ответить на этот вопрос, были подсчитаны коэффициенты корреляции между константами СКС и процентом гетерозиса в  $F_1$ . В оба года испытания они были равны 0,47 (достоверно отличались от нуля при  $P = 0,05$ ). Известно, что степень связанности в изменчивости двух величин (в данном случае процента гетерозиса и констант СКС) более точно измеряется квадратом коэффициента корреляции, т. е.  $r^2 = 0,47^2 = 0,22$ . Это значит, что у проанализированных гибридов 22% изменчивости гетерозиса определяется изменчивостью констант СКС, по остальной же части изменчивости (78%) соотношение между гетерозисом и константами СКС чисто случайное.

Таким образом, в результате проведенного исследования было установлено, что высокий гетерозис проявляется, как правило, в тех гибридных комбинациях, у которых хотя бы одним из компонентов скрещивания служит линия с высокой общей комбинационной способностью. Однако в формировании гетерозисного эффекта определенную роль играет и специфическая комбинационная способность. В частности, показано, что у проанализированных гибридов около 22% изменчивости гетерозиса определяется изменчивостью констант специфической комбинационной способности. Главной причиной, обуславливающей специфическую комбинационную способность, является не доминирование и связанные с ним взаимодействия, а «аддитивный  $\times$  аддитивный» тип эпистаза, который проявляется не только в первом поколении гибридов, но и в последующих расщепляющихся поколениях.

Впоследствии метод диаллельного анализа параллельно с методом топкросса применялся нами к изучению комбинационной способности новых линий томата и перца сладкого, полученных от сортов и гибридов, адаптированных к выращиванию в условиях Республики Беларусь. Оценено более 300 линий томата и перца по основным компонентам продуктивности и скороспелости, даны конкретные рекомендации по использованию каждой линии в качестве компонента гибридизации [59, 100, 101]. Однако следует отметить некоторые общие закономерности, выявленные при изучении комбинационной способности томата и перца.

Во-первых, было отмечено, что у этих культур по большинству изученных признаков наблюдались достаточно высокие корреляции (свыше 80%) между показателями признаков у самих родительских линий и эффектами их общей комбинационной способности, оцененными в гибридах. Это свидетельствует о том, что по продуктивности самих линий с высокой степенью достоверности можно судить об их комбинационной способности, что значительно упрощает отбор компонентов скрещивания в селекции на гетерозис.

Во-вторых, проведенный диаллельный анализ показал сложность систем генетического контроля основных компонентов продуктивности и скороспелости

как у томата, так и у перца сладкого. Главными в генетическом контроле массы плодов с растения, как правило, были аддитивное действие генов и доминирование, степень которого изменялась от неполного при ранних сборах урожая до сверхдоминирования в общем урожае, свидетельствуя о переопределении в онтогенезе генетических систем, контролирующих данный признак. В наследовании количества плодов с растения определяющими также были аддитивные эффекты генов и сверхдоминирование, направленное на увеличение данного признака, что является благоприятным в селекции при получении сортов и гибридов с большим количеством плодов. Доминирование, обнаруженное в генетическом контроле средней массы плода, было направлено на уменьшение данного признака у гибридов  $F_1$ . Все это свидетельствует о том, что селекция, направленная на получение новых форм томата и перца с большим количеством крупных плодов, не эффективна.

В-третьих, обнаруженное в наших исследованиях отсутствие генетической сопряженности основного количественного признака массы плодов с растения с большинством проанализированных компонентов продуктивности подтвердило, что этот признак является сложным полигенно наследуемым признаком и отбор на его улучшение следует вести одновременно по двум или нескольким составляющим его компонентам.

В процессе изучения комбинационной способности и генетического контроля количественных признаков, оценки эффективности подбора компонентов гибридизации совместно с РУП «Институт овощеводства НАН Беларуси» создан ряд новых высокогетерозисных, скороспелых сортов и гибридов томата и перца с комплексной устойчивостью к ряду заболеваний. Некоторые из них успешно прошли сортоиспытания, внесены в Государственный реестр сортов и древесно-кустарниковых пород и рекомендованы для возделывания на территории Беларуси. Это гибриды  $F_1$  томата Старт, Шторм, Евро, сорта перца сладкого Золотистый, Тройка, Кубик-К, Алеся, сорт перца горького Ежик.

### **3.14. Проявление генных эффектов, определяющих гетерозис в различных условиях среды**

Выводы относительно генетической природы наследования признаков делаются на основе данных о фенотипе, поэтому правильность их будет зависеть от того, насколько точно мы знаем состав фенотипической вариации, которая определяется наследственной конституцией организма (генотипом) и окружающей средой. Один и тот же генотип проявляет себя неоднозначно в различных условиях среды. В то же время различные генотипы дифференцированно реагируют на одну и ту же среду, что сказывается на общей фенотипической вариации. Та доля фенотипической вариации, которая возникает из-за несоответствия генетических и негенетических эффектов, составляет генотипически средовое взаимодействие [10].

Поскольку все количественные признаки обнаруживают ненаследственную изменчивость, то влияние среды необходимо рассматривать всегда. Наследствен-



ную и ненаследственную компоненты непрерывной изменчивости можно разграничить, используя показатели генотипов, полученных от различных систем скрещивания и испытанных в различных условиях среды.

Компоненты генотипической вариации определяются на основании совокупности генотипов, подобно этому их можно выразить, используя выборки различных сред. Если мы желаем, чтобы генотипические вариации подходили для более широкого диапазона сред (макросред), их нужно определять именно для этого диапазона сред, и неискаженные оценки могут быть получены только в результате включения в анализ выборки сред. Перевод компонент генотипической вариации с одной выборки сред на другую сопряжен с теми же трудностями, что и при переводе с одной популяции генотипов на другую, и его легко можно выполнить только в отсутствие взаимодействий между генотипом и средой. Иными словами, влияние среды осложняет генетический анализ, и цель состоит в том, чтобы вычленив его, а затем попытаться элиминировать путем соответствующего планирования эксперимента, за исключением, конечно, тех случаев, когда генотип и среда взаимодействуют.

Использование информации по генотипически средовым взаимодействиям в селекционных и генетических исследованиях может быть разным в зависимости от цели работы. Если желательно получить сорта или гибриды, которые хорошо себя проявят в различных условиях среды, тогда необходимы невысокие генотипически средовые взаимодействия. Если же речь идет о формах, приспособленных к специфическим условиям среды, которые можно предсказать или определить заранее, то здесь предпочтительнее высокое значение генотипически средовых взаимодействий.

В исследованиях по количественной генетике, где главным является установление величины генотипической вариации как основы для предсказания генетического улучшения, особенно необходимо использование информации по генотипически средовым взаимодействиям, которые, будучи источником случайной вариации, могут в значительной степени влиять на надежность оценок компонент генотипической вариации и вносить в них непредвиденные смещения. И если прогнозы генетического улучшения будут вычислены на основе смещенных оценок, то, несомненно, между ожидаемым и действительным ответами на отбор будут иметь место значительные расхождения [102].

Существуют различные методы изучения генотипически средовых взаимодействий и оценки изменчивости параметров генотипической вариации [10]. Наиболее информативные из них основаны на дисперсионном и регрессионном анализе.

По мере выяснения генетической основы гетерозиса особое значение приобретает вопрос о стабильности проявления гетерозисного эффекта в различных условиях среды и о связи его с изменчивостью общей и специфической комбинационной способности родительских компонентов, вовлекаемых в скрещивания, так как именно комбинационная способность является определяющим признаком при получении высокогетерозисного гибридного потомства. Поэтому наряду с оценками комбинационной способности очень важно получить оценки их вза-



имеет взаимодействия с условиями окружающей среды. Кроме того, следует иметь в виду, что отклонения комбинационной способности от аддитивной схемы основаны отчасти на взаимодействиях между генотипом и средой. И если гибриды изучаются только в одном году или в одной местности, то подобные взаимодействия, которые всегда имеют место, могут быть легко приняты за специфическую комбинационную способность. В связи с этим вопрос, часто ли специфическая комбинационная способность реагирует сильнее на среду, чем общая, имеет большое значение. Ведь если гены проявляют в специфических комбинациях благоприятные или неблагоприятные эффекты, то такие комбинации могут также сильнее реагировать на изменение условий среды.

Изменчивость комбинационной способности можно оценить с помощью диаллельных гибридов, испытанных в различных условиях среды. Для этого достаточно воспользоваться математической моделью (3.9), расширив ее до включения параметров взаимодействия комбинационной способности со средой. Тогда модель (3.9) примет вид:

$$x_{ijt} = m + g_i + g_j + s_{ij} + d_t + (gd)_{it} + (gd)_{jt} + (sd)_{ijt} + e_{ijt}, \quad (3.10)$$

где  $t = 1, \dots, n$ ;  $x_{ijt}$  – гибрид от скрещивания  $i$ -того и  $j$ -того родителей, испытанный в  $t$  среде;  $m$  – средняя по всей группе линий (средняя популяционная);  $g_i$  и  $g_j$  – эффекты общей комбинационной способности  $i$ -того и  $j$ -того родителей соответственно;  $s_{ij}$  – константа специфической комбинационной способности от их скрещивания;  $d_t$  – эффект  $t$  среды;  $(gd)_{it}$ ,  $(gd)_{jt}$  и  $(sd)_{ijt}$  – взаимодействия соответствующих эффектов с  $t$  средой;  $e_{ijt}$  – эффект, обусловленный случайными причинами и отнесенный к  $ijt$ -тому генотипу.

Модель (3.10) была применена нами к анализу комбинационной способности и степени ее взаимодействия со средой у семи линий кукурузы и 21 диаллельного гибрида  $F_1$ , испытанных в течение двух лет в двух различных почвенно-климатических зонах Беларуси и Чехии.

Такое планирование эксперимента позволило проанализировать взаимодействия различных порядков. Были установлены достоверные различия между главными эффектами: гибридами, годами и местами. Взаимодействия первого порядка (гибрид  $\times$  год, гибрид  $\times$  место, место  $\times$  год) оказались недостоверными. Взаимодействия второго порядка «гибрид  $\times$  место  $\times$  год» были высокозначимыми. Такая картина наблюдалась по всем изученным признакам, характеризующим урожайность зерна: массе, длине и ширине початка, числу рядов зерен, числу зерен в ряду, количеству початков на растении.

Относительная величина взаимодействий первого и второго порядков является одним из важных моментов в интерпретации вариантов генотипически среднего взаимодействия и заслуживает специального рассмотрения, тем более что, согласно литературным данным, сделать однозначный вывод по этому вопросу затруднительно. Иногда вариация, связанная со взаимодействиями первого порядка, особенно включающая годы, оказывается больше, чем вариация, связанная со взаимодействиями второго порядка. Чаще же бывает наоборот: величина взаимодействий первого порядка относительно ниже по сравнению со взаимодействиями второго порядка.

Однако в нашем опыте гипотеза наличия взаимодействия второго порядка, указывающая на дифференцированную реакцию гибридов на различные условия среды, как и гипотеза отсутствия взаимодействий первого порядка, принималась на основании статистических критериев. Поэтому правильный вывод, вероятно, заключается в том, что не доказано отсутствие взаимодействий первого порядка. А если это так, то целесообразно анализировать взаимодействия «гибрид × год» и «гибрид × место» в отдельных дисперсионных комплексах, что и было сделано.

По большинству изученных признаков обнаружена стабильность в проявлении СКС при испытании гибридов в различающихся условиях среды. Это свидетельствует об относительной устойчивости неаддитивного генного действия в определении признаков данной группы материала. Взаимодействие ОКС с местом испытаний гибридов в один год не наблюдалось, а во второй год оно проявилось по всем изучаемым признакам, кроме ширины початка. Полученных данных оказалось недостаточно, чтобы сделать окончательные выводы о нестабильности проявления аддитивного генного действия в изученном материале.

Взаимодействие гибридов с годом испытаний отмечено для Чехии по всем признакам. При разложении вариантов взаимодействия «гибрид × год» оказалось, что ОКС и СКС нестабильны в различные годы. В условиях Беларуси взаимодействие «гибрид × год» отмечено по массе початка и числу рядов зерен и было обусловлено только нестабильностью ОКС.

В табл. 3.3 представлены некоторые компоненты генетической вариации и вариации взаимодействия их с годом испытания гибридов. В условиях Чехии  $\sigma^2_{\text{СКС} \times \text{год}} = 72, 91$  значительно превосходит  $\sigma^2_{\text{ОКС} \times \text{год}} = 27, 46$ , что говорит об относительной стабильности аддитивных генных эффектов по сравнению с неаддитивными. Большая величина вариации взаимодействия специфической комбинационной способности с годом наряду с  $\sigma^2_{\text{СКС}} = 0$  затрудняет получение объективной характеристики линий по специфической комбинационной способности, поскольку в данном случае нельзя говорить об отсутствии различий между линиями по этому показателю. Если бы были заведомо известны климатические условия года, то, учитывая дифференцированную реакцию на них различных гибридов, можно было бы рекомендовать некоторые специфические комбинации для выращивания в благоприятные и неблагоприятные сезоны.

Был оценен гетерозис как процентное превышение показателя признака у гибрида над лучшей из родительских линий для каждой местности и каждого года. Гетерозис в среднем проявился по всем изученным признакам, кроме числа рядов зерен. По массе, длине, ширине початка, числу зерен в ряду большинство гибридов было с положительным достоверным гетерозисом, существенно изменяющимся в зависимости от места и года испытания гибридов.

В нашем эксперименте было показано, что гибридные комбинации с наивысшим процентом гетерозиса, как правило, имели в качестве хотя бы одной из родительских форм линию с высокой ОКС. Не наблюдалось высокого гетерозиса при скрещивании линий с низкой ОКС, несмотря на то что в ряде случаев отмечались сравнительно высокие эффекты СКС.

**Таблица 3.3. Оценки компонент генотипической вариации и вариации их взаимодействия с годом испытания гибридов по массе початка кукурузы**

Компонента вариации	Беларусь	Чехия
$\sigma^2_{\text{ОКС}}$	136, 70	204, 90**
$\sigma^2_{\text{СКС}}$	191, 46**	0
$\sigma^2_{\text{ОКС} \times \text{год}}$	179, 96**	27, 46**
$\sigma^2_{\text{СКС} \times \text{год}}$	0	72, 91**
$\sigma^2_e$	1581, 86	52, 60

\*\* $P < 0,01$ .

Результаты проанализированных здесь экспериментов с применением диалельных схем скрещивания и испытанием гибридов в различающихся условиях среды подтверждают выводы, полученные в других работах, о неоднозначности проявления параметров комбинационной способности исходных родительских форм и сравнительной нестабильности как аддитивных, так и неаддитивных генных взаимодействий, детерминирующих эффекты гетерозиса у гибридов [10, 102]. Это значительно затрудняет отбор высокогетерозисных комбинаций, устойчиво проявляющих это свойство в различных условиях выращивания. Исходя из анализа вариантов общей и специфической комбинационной способности на основании различных групп гибридов можно говорить о большей устойчивости аддитивного действия генов по сравнению с неаддитивным у одной группы гибридов. При выращивании в тех же условиях другой группы гибридов аддитивное генное действие оказывается менее устойчивым в сравнении с неаддитивным. Все это дает основание считать, что в определении степени взаимодействия «генотип  $\times$  среда» велика роль генотипа. Однако и средовые факторы оказывают существенное влияние на проявление как ОКС и СКС, так и гетерозисного эффекта. Поэтому при необходимости делать выводы о поведении гетерозисных гибридов в условиях среды, не включенных в эксперимент, важно, чтобы новые условия среды по возможности не очень отличались от тех, в которых проводились испытания анализируемого материала.

### **3.15. Взаимодействие генов при реализации генетического потенциала гетерозисных растений**

Существующие представления о генетике гетерозиса требуют дальнейшего изучения типов действия и взаимодействия генов, детерминирующих развитие количественных признаков в процессе онтогенеза. Сведения о генетическом контроле формирования хозяйственно полезных признаков у сельскохозяйственных культур на различных этапах онтогенеза очень немногочисленны, но и они позволяют сделать определенные обобщения о том, что генетический материал клетки организован в сложные взаимодействующие генетические программы, реализация которых происходит последовательно в процессе развития организ-

ма [103–104]. Естественно предположить, что на различных этапах развития растения один и тот же признак контролируется разными комплексами генов или же может происходить смена активности генов в полигенных системах.

При изучении в онтогенезе характера наследования признаков продуктивности тритикале, были отмечены существенные изменения в соотношениях вариантов общей и специфической комбинационной способности на различных этапах онтогенеза [54, 55]. Поскольку эти варианты с определенной степенью точности можно принимать за оценки вариантов аддитивных и неаддитивных эффектов генов, то можно полагать, что в процессе развития растений тритикале произошли изменения в оценке относительной важности аддитивного и неаддитивного действия генов.

Анализ аддитивных, доминантных и эпистатических эффектов, ответственных за проявление гетерозиса у гибридов  $F_1$  кукурузы, был проведен по модели J. L. Jinks, M. Jones [15] на разных стадиях онтогенеза [105]. Показатели растений шести популяций ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  и  $B_2$ ) снимались четыре раза в период роста и при полном созревании. Значения генетических эффектов, контролирующих конечное выражение признаков высота растений, масса 10 зерен и количество листьев, не имели прямой связи с действием генов в развитии. На разных этапах роста выявлены существенные различия в величинах, знаках и достоверности одних и тех же параметров, что свидетельствует о действии различных локусов на определенных стадиях онтогенеза.

Однако немногочисленные данные, полученные на разных группах экспериментального материала, не дают четкой картины генетического контроля хозяйственно ценных признаков при гетерозисе в процессе роста и развития растений, которую можно было бы использовать для выяснения сущности явления гетерозиса и путей его регулирования на определенных этапах. Чтобы восполнить этот пробел, нами были проведены комплексные исследования процессов формирования гетерозисного эффекта в  $F_1$  простых гибридов кукурузы. Изучен характер проявления комбинационной способности и других генетических свойств родительских линий, определяющих природу гетерозиса на различных этапах индивидуального развития растений, по признакам, слагающим урожайность зерна и зеленой массы [65, 106, 107].

Для анализов была отобрана группа скороспелых самоопыленных линий кукурузы селекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси, предварительно оцененных по общей комбинационной способности в топкроссах. На восьми линиях из этой группы были проведены диаллельные скрещивания по схеме  $p(p-1)/2$  и получены 28 гибридов  $F_1$ . В последующие два года некоторые линии из-за пониженной всхожести были заменены. Соответственно использовалась вторая серия из 28 диаллельных гибридов и их родительские линии. Экспериментальный материал хорошо приспособлен к местным условиям выращивания, поэтому опыты проводились в условиях Беларуси на экспериментальной базе института в течение трех лет. Погодные условия первых двух лет были относительно благоприятными для роста и развития растений кукурузы, что способствовало своевременному формированию компонентов урожая. Условия третьего

года характеризовались пониженными температурами и повышенным количеством осадков, что задерживало рост и развитие растений. В результате этого уборка опытных образцов проводилась на стадии восковой или молочно-восковой спелости. Однако такие различия в условиях произрастания позволили получить более полную картину реализации потенциала гетерозисного организма.

На протяжении всего вегетационного периода родительские линии и диалельные гибриды подвергались морфофизиологическому анализу [108]. Учитывалось по 15 растений с каждой комбинации на начальных и промежуточных этапах развития и по 60 растений на конечном этапе. Анализировали высоту растения, высоту прикрепления початка, высоту стебля, число листьев, число початков, длину и ширину конуса нарастания метелки и початка, число рядов зерен и число зерен в ряду початка.

При проведении биологического контроля следили за ходом развития как мужских, так и женских соцветий, т. е. за дифференциацией не только верхушечного (как у пшеницы, тритикале), но и боковых пазушных конусов нарастания. Верхушечный конус нарастания, образующий метелку, проходит в своем развитии девять этапов органогенеза (I–IX), его развитие заканчивается цветением. Боковые конусы нарастания, образующие початки, проходят двенадцать этапов, их развитие начинается с момента заложения недифференцированного конуса нарастания в пазухе листа (I этап) и завершается плодоношением и созреванием семян (X–XII этапы). **В своем развитии початок в течение всей вегетации несколько отстает от метелки, так как в момент заложения початка метелка находится уже на III этапе. К VII этапу развития метелки початок достигает соответственно V этапа и т. д.**

Изучение динамики развития линий и гибридов кукурузы позволило выявить наиболее характерные этапы роста и развития растений, от особенностей протекания которых зависел урожай зерна и зеленой массы. К ним можно отнести III, V, VI, VII и XII этапы органогенеза початка, на которых в последующем и сконцентрировано обсуждение полученных результатов. III этап органогенеза початка характеризуется значительным ростом конуса нарастания в длину и его сегментацией. Образование колосковых лопастей и формирование в каждой лопасти двух колосковых бугорков происходят на IV этапе органогенеза початка. На III–IV этапах можно определить число початков. V этап характеризуется дифференциацией колоскового бугорка на два неравных по величине цветковых бугорка. Число будущих зерновок в початке можно определить на V–VI этапах органогенеза. На VII этапе усиленно разрастаются початок и нити рылец, завершается процесс формирования половых клеток зародышевого мешка. XII этап (восковая спелость) завершается созреванием семян, т. е. фазой полной спелости.

Сравнительный анализ исследуемых форм кукурузы по признаку высота растения на разных этапах органогенеза, проведенный с использованием морфофизиологических данных, выявил различия в темпах роста линий и гибридов. Уже к III этапу органогенеза початка (V этап метелки) в благоприятных условиях обнаружили различия между высокорослыми и низкорослыми линиями, в то время как гибриды оказались более выровненными. Прирост растений в высоту

был выше у гибридов, чем у самоопыленных линий, хотя на начальных этапах это превышение не всегда было существенным. Наибольший прирост растений у линий и гибридов соответствовал V и VI этапам органогенеза початка. В это же время начинают более четко вырисовываться преимущества гибридов над родительскими линиями. Например, уже к V этапу практически все гибриды оказались более высокорослыми по сравнению с лучшим из родителей. С ухудшением условий выращивания значительно снижаются темпы роста растений. В менее благоприятном для возделывания кукурузы году из-за сильно пониженной летней температуры и повышенной влажности рост растений как у линий, так и у гибридов значительно задерживался и период максимального прироста высоты растений соответствовал VI этапу органогенеза початка, а у некоторых форм и более позднему. Тем не менее общие тенденции в развитии линий и гибридов во все годы исследования оставались одинаковыми.

Гетерозис подсчитывался как превышение среднего показателя признака у гибрида  $F_1$  над средним показателем лучшей из родительских линий в процентах. Достоверный гетерозис наблюдался на всех этапах органогенеза. Однако на ранних этапах число гетерозисных комбинаций невелико: на III этапе из 28 гибридов только 14 показали достоверный гетерозис, у 9 гибридов наблюдалось промежуточное наследование, т. е. гетерозис отсутствовал; в остальных пяти комбинациях гетерозис был недостоверным. Такая закономерность отмечена как в благоприятные, так и в менее благоприятные годы возделывания. На последующих этапах органогенеза по мере развития растений различия между линиями и гибридами возрастают. Это сказывается и на среднем проценте гетерозиса, который увеличивается от 5,3% на III этапе до 20–31% на XII этапе. Сравнивая данные по среднему проценту гетерозиса на каждом этапе развития, следует отметить, что в благоприятные годы, начиная с V этапа, наблюдается максимальное проявление гетерозисного эффекта, сохраняющееся неизменным до последнего XII этапа. Несколько иная картина в менее благоприятном по погодным условиям году. Из-за задержки в развитии растений реализация гетерозисного потенциала начиналась несколько позже (с VI этапа), а максимальный гетерозис проявился по большинству комбинаций только к XI–XII этапам.

По таким признакам, как высота стебля, количество листьев, количество початков, длина и ширина конуса нарастания початка и метелки, процентное выражение гетерозиса на разных этапах было различным, но общие тенденции его возрастания на более поздних этапах органогенеза проявились четко. Все это дает основание сделать вывод, что лимитирующей стадией в формировании гетерозисного эффекта по признакам, определяющим урожайность зерна и зеленой массы у кукурузы, можно считать V–VI этапы органогенеза початка, когда происходит максимальный прирост в высоту как всего растения, так и отдельных его частей.

Учитывая, что комбинационная способность является одним из основных признаков родительских форм, обуславливающих гетерозис гибридного потомства, нами был выполнен анализ этого свойства в онтогенезе по признакам, слагающим урожайность. В изученной нами литературе такие данные отсутствуют, хотя они представляют определенный интерес как для теории гетерозиса, так



и для определения сроков вмешательства в процессы роста и развития растений с целью создания оптимальных условий реализации генетического потенциала гетерозисного организма.

Используя данные о прохождении различных этапов органогенеза самоопыленными линиями и простыми гибридами, мы исследовали характер проявления общей и специфической комбинационной способности линий кукурузы на каждом из них.

Анализ комбинационной способности был проведен с использованием прямых гибридов  $F_1$  от шести линий по признакам длины початка и числа зерен в ряду, предпосылкой к образованию которых служат морфофизиологические признаки длина конуса нарастания початка и число цветков в ряду. Обнаружение форм с высокой комбинационной способностью по этим признакам на ранних этапах органогенеза и изучение характера проявления ее на последующих этапах позволит делать реальные прогнозы относительно конечной продуктивности гетерозисных гибридов.

Гибриды различались как по длине конуса нарастания початка, так и по числу цветков в ряду, причем эти различия обнаруживались уже на ранних этапах органогенеза и сохранялись до последнего XII этапа (табл. 3.4). Разделение вариантов, характеризующей генотипические различия между гибридами, на варианты ОКС и СКС родительских линий доказало наличие высокодостоверных различий между линиями как по ОКС, так и по СКС для обоих признаков на всех этапах (при  $P = 0,01$ , а для числа зерен в ряду на XII этапе при  $P = 0,05$ ).

Таблица 3.4. Дисперсионный анализ комбинационной способности 6 линий кукурузы на различных этапах органогенеза

Источник вариации	Степени свободы	Средние квадраты, отнесенные к индивидуальному наблюдению в опыте							
		длина конуса нарастания початка					число цветков (зерен) в ряду		
		IV	V	VI	VII	XII	VI	VII	XII
Общая	149								
Гибриды	14	6,53*	119,9*	421,1*	1908,8*	2770*	71,4*	84,9*	70,2*
ОКС	5	2,15*	86,2*	529,7*	1875,2*	4661*	68,6*	101,9*	65,0
СКС	9	8,96*	138,7*	325,8*	1927,5*	1720*	72,4*	75,5*	73,2*
Случайные	135	0,63	8,5	36,3	200,9	619	17,9	20,0	27,1
ОКС/СКС**		0,24	0,6	1,8	1,0	2,7	1,0	1,3	0,9

\* Достоверно отличается от средних квадратов случайных отклонений при  $P < 0,01$ .

\*\* Табличное значение F-критерия (отношение средних квадратов) при числе степеней свободы 5/9 и  $P = 0,05$  равно 3,48.

Анализ комбинационной способности линий и степени гетерозиса гибридов  $F_1$  был по некоторым количественным признакам дополнен анализом различных типов генного действия и взаимодействия, проведенным с помощью метода анализа диаллельных таблиц Jinks–Hayman [61].

Проведенный анализ показал сложность системы генетического контроля признака высота растений в онтогенезе. В целом в генетическом контроле опре-



деляющими наряду с аддитивными эффектами являются эффекты сверхдоминирования. На отдельных этапах развития имеют место и неаллельные взаимодействия. Все это свидетельствует о переопределении в онтогенезе генетических систем, детерминирующих данный признак у кукурузы. Доминирование у гибридов  $F_1$  направлено на увеличение высоты растений, причем более высокорослые линии обладают и большим числом доминантных генов.

В генетическом контроле высоты стебля, количества листьев, длины и ширины конуса нарастания початка на всех этапах органогенеза, а количества початков и числа зерен в ряду початка на поздних этапах наряду с аддитивным действием генов присутствовали сверхдоминирование и неаллельное взаимодействие, как правило, вызываемые одной или двумя линиями, причем на разных этапах эти линии могли быть разными. По числу зерен в ряду початка на VI этапе такой линией оказалась ПГ56. Но ни один гибрид с участием этой линии не дал достоверного гетерозиса, т. е. неаллельное взаимодействие в данном случае не оказало влияния на гетерозис. На VII этапе неаллельное взаимодействие проявляли линии ПГ94 и ПГ96. Большинство гибридов с участием этих линий давало гетерозис выше среднего по данной группе, а самый высокий гетерозис, равный 47%, был у гибрида ПГ94 × ПГ96. Однако сказать с уверенностью, является ли ответственным за высокий гетерозис неаллельное взаимодействие или сверхдоминирование, которое было определяющим в генетическом контроле на определенном этапе органогенеза, можно только с привлечением дополнительных материалов по более поздним поколениям. Не было выявлено и четкой взаимосвязи неаллельного взаимодействия с гетерозисом по признаку длина початка.

По признаку число рядов зерен, который контролируется преимущественно аддитивным действием генов, на некоторых этапах онтогенеза также было отмечено присутствие неаллельного взаимодействия в генетическом контроле. Гетерозиса по этому признаку не наблюдалось ни на ранних этапах органогенеза, ни на поздних.

По признаку длина початка установлено преобладание эффектов сверхдоминирования, а на XII этапе – **полного доминирования. Превосходство средней гибридов  $F_1$  над средней родительских линий по всей диаллельной таблице**, отмеченное на всех этапах во все годы испытания, позволяет предположить, что доминирование направлено на увеличение длины початка.

Все данные об изменении генетического контроля количественных признаков свидетельствуют о том, что эффекты любых генных различий, а следовательно, и их вклад в генотипическую вариацию определяются всей совокупностью генетических и средовых факторов, при которых эти различия проявляются. Поэтому средний эффект одних и тех же генных взаимодействий может значительно варьировать в зависимости от популяции, из которой выбран анализируемый генотип, от самого генотипа, от контролируемых и неконтролируемых различий в условиях среды и особенно от способа измерения эффекта, т. е. в зависимости от признака, стадии развития или физиологического состояния организма. Все это, естественно, вносит существенные трудности в разработку тестов раннего прогнозирования гетерозиса и комбинационной способности, а чаще всего при-

водит просто к низкой их информативности. Тем не менее это не исключает возможности практического использования подобных результатов в селекционной работе, так как знание характера наследования особенностей органогенеза и выделение лимитирующих стадий развития в формировании хозяйственно ценных признаков при гетерозисе обеспечивает возможность обоснованного и целенаправленного вмешательства в рост и развитие растений на определенных стадиях с тем, чтобы создать условия для полной реализации организмом своей потенциальной продуктивности.

\* \* \*

Изучение взаимодействия генов при гетерозисе и реализации его в процессе онтогенеза выполнялось на различных сельскохозяйственных культурах в разных географических районах. Экспериментальная оценка общей и специфической комбинационной способности и анализ генетической природы гетерозиса были проведены на гибридах  $F_1$  и инбредных линиях кукурузы в Беларуси, Грузии, Азербайджане, Казахстане, Таджикистане, на гибридах  $F_1$  и линиях сорго (Ставропольский край, Россия), на тепличных томатах и перце сладком (Беларусь), райграсе пастбищном (Литва), картофеле, люпине желтом, льне-долгунце, льне масличном (Беларусь), гибридах  $F_1$  и линиях хлопчатника (Таджикистан).

В результате выполнения исследований по генетике гетерозиса были созданы высокопродуктивные гетерозисные гибриды  $F_1$  кукурузы (Минский 1), томатов (Старт, Шторм, Евро), сорта тритикале (Немига 2), перца сладкого (Алеся, Тройка, Кубик-К) и перца горького (Ежик); созданы генетические коллекции линий кукурузы, пшеницы, тритикале, льна, томатов, перцев, сорго, хлопчатника, которые используются в генетических исследованиях, а также в практической селекции для получения новых гетерозисных гибридов и синтетических популяций.

## Литература

1. *Davenport C. B.* Degeneration, albinism and inbreeding // *Science*. – 1908. – Vol. 28. – P. 454–455.
2. *Jones D. F.* Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis // *Genetics*. – 1917. – Vol. 2, N 7. – P. 5–17.
3. *Shull G. H.* Hybridization methods in corn breeding // *Amer. Breeders Mag.* – 1910. – Vol. 1. – P. 98–107.
4. *East T. M., Hayes H. K.* Heterozygosis in evolution and plant breeding // *U. S. Dept. Agric. Plant Industr. Bull.* – 1912. – Vol. 245. – P. 120–129.
5. *Турбин Н. В.* Гетерозис и генетический баланс // *Гетерозис*. – Минск, 1961. – С. 3–34.
6. *Турбин Н. В.* Гетерозис // *Актуальные вопросы современной генетики*. – М., 1966. – С. 434–466.
7. *Mather K.* Polygenic inheritance and natural selection // *Biol. Revs.* – 1943. – Vol. 18. – P. 32–64.
8. *Палилова А. Н.* Генетические системы у растений и их взаимодействие. – Минск, 1986. – 160 с.
9. *Титок В. В.* Биоэнергетические основы формирования гетерозиса у сельскохозяйственных растений // *Генетика и селекция в XXI веке: Матер. VIII съезда БОГиС*, Минск, 23–25 июля 2002 г. – Минск, 2002. – С. 163–165.
10. *Хотылева Л. В., Тарутин Л. А.* Взаимодействие генотипа и среды (Методы оценки). – Минск, 1982. – 110 с.

11. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Генотип и среда в селекции растений. – Минск, 1989. 192 с.
12. Fisher R. A., Immer F. R., Tedin O. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance // *Genetics*. – 1932. – Vol. 17. – P. 107–124.
13. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М., 1985. – 463 с.
14. Pooni H. S., Jinks J. L. The true nature of the non-allelic interactions in *Nicotiana rustica* revealed by association crosses // *Heredity*. – 1981. – Vol. 47. – P. 253–258.
15. Jinks J. L., Jones R. M. Estimation of the components of heterosis // *Genetics*. – 1958. – Vol. 43. – P. 223–234.
16. Hayman B. I. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means // *Heredity*. – 1958. – Vol. 12. – P. 371–390.
17. Фолкнер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. – М., 1985. – 486 с.
18. Йрданов М. Гетерозис у томатов // Гетерозис. – М., 1987. – С. 239–271.
19. Wright S. The analysis of variance and the correlation between relatives with respect to deviations from an optimum // *J. Genetics*. – 1935. – Vol. 30. – P. 243–256.
20. Тарутина Л. А., Хотылева Л. В. Взаимодействие генов при гетерозисе. – Минск, 1990. – 176 с.
21. Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Капуста И. Б., Мишин Л. А. Эпистаз и гетерозис у гибридов тепличного томата // *Агроэкология. Сб. науч. тр. Вып. 2. «Экологические основы плодородия»*. – Горки, 2005. – С. 143–146.
22. Jinks J. L. The  $F_2$  and backcross generations from a set of diallel crosses // *Heredity*. – 1956. – Vol. 10. – P. 1–30.
23. Singh M., Singh R. K. A comparison of different methods of half-diallel analysis // *Theor. Appl. Genet.* – 1984. – Vol. 67, N 4. – P. 323–326.
24. Vazquez J. F., Sanchez-Monge E. Correlations, epistasis and heterosis of plant height and internode length in barley // *Genome*. – 1987. – Vol. 29, N 4. – P. 532–536.
25. Ivanovic M., Pooni H. S. Genetic analysis of grain yield in three crosses of maize (*Zea mays* L.) // *Sbornik referatu IV Mezinarodniho vedeckoho symposia*. – Brno, 1988. – P. 167–179.
26. Singh T. H., Quader M. A., Chahal G. S. Estimates of gene effects for some quantitative characters in Upland cotton (*Gossypium hirsutum*) // *Cotton Fibres Trop.* – 1983. – Vol. 38, N 4. – P. 319–322.
27. Chaudhary B. D., Singh V. P. Heterosis and its components for grain yield in barley // *Genet. Iber.* – 1977. – Vol. 29. – P. 201–218.
28. Федин М. А. Генетические концепции гетерозиса // Гетерозис. – Минск, 1982. – С. 99–108.
29. Струнников В. А. Генетические основы гетерозиса и комбинационной способности у тутового шелкопряда // *Генетика*. – 1986. – Т. 22, № 2. – С. 229–243.
30. Струнников В. А. Генетические методы селекции и регуляции пола тутового шелкопряда. – М., 1987. – 327 с.
31. Тринклер Ю. Г., Румянцев Ю. А. По поводу новой гипотезы гетерозиса // *Вестн. с.-х. наук*. – 1985. – № 8. – С. 89–91.
32. Шумный В. К., Соколов В. А., Вершинин А. В. Гетерозис и механизмы сверхдоминирования // Гетерозис. – Минск, 1982. – С. 109–141.
33. Тарутина Л. А., Капуста И. Б., Посканная С. И. Генетический контроль количественных признаков у гибридов кукурузы с различным уровнем гетерозиготности // *Тез. докл. V съезда БОГиС*. – Ч. I. – Горки, 1986. – С. 129.
34. Gamble E. E. Gene effects in corn (*Zea mays* L.). I. Separation and relative importance of gene effects for yield // *Can. J. Plant Science*. – 1962. – Vol. 42, N 2. – P. 339–348.
35. Moreno-Gonzalez J., Dudley J. W. Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods // *Crop Sci.* – 1981. – Vol. 21. – P. 644–651.
36. Eberhart S. A., Moll R. H., Robinson H. F., Cockerham C. C. Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize // *Crop Sci.* – 1966. – Vol. 6. – P. 275–280.
37. Stuber C. W., Moll R. H. Genetic variances and hybrids predictions of maize at two plant densities // *Crop Sci.* – 1977. – Vol. 17, N 4. – P. 503–506.
38. Melchinger A. E., Geiger H. H., Utz H. F., Schnell F. W. Effect of recombination in the parent populations on the means and combining ability variances in hybrid populations of maize (*Zea mays* L.) // *Theor. Appl. Genet.* – 2003. – Vol. 106. – P. 332–340.

39. Garosline G. W. Phenotypic epistasis for ten quantitative characters in maize // Crop Sci. – 1961. – Vol. 1. – P. 55–58.
40. Sprague G. F., Russel W. A., Penny L. H., Horner T. W., Hanson W. D. Effect of epistasis on grain yield in maize // Crop Sci. – 1962. – Vol. 2. – P. 205–208.
41. Wright S. The effects of inbreeding and cross breeding on guinea pigs // US Dept. Agric. Bull. – 1922. – Vol. 1121. – P. 330–338.
42. Sentz J. C., Robinson H. F., Comstock R. E. Relation between heterozygosis and hybrid vigor in maize // Agron. J. – 1954. – Vol. 46. – P. 514–520.
43. Sing C. F., Moll R. H., Hanson W. H. Inbreeding in two populations of *Zea mays* L. // Crop Sci. – 1967. – Vol. 7. – P. 631–636.
44. Hallauer A. R., Sears J. H. Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize // Crop Sci. – 1973. – Vol. 13. – P. 327–330.
45. Sprague G. F., Thomas W. I. Further evidence of epistasis in single and three-way cross yields of maize // Crop Sci. – 1967. – Vol. 7. – P. 355–356.
46. Edwards M. D., Stuber C. W., Wendel J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action // Genetics. – 1987. – Vol. 116, N 1. – P. 113–125.
47. Stuber C. W., Edwards M. D., Wendel J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits // Crop Sci. – 1987. – Vol. 27, N 4. – P. 639–648.
48. Cockerham C. C. Prediction of double crosses from single crosses // Der. Zuchter. – 1967. – B. 37, N 4. – P. 160–169.
49. Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Кануста И. Б. Анализ влияния генотипа и взаимодействия генотип × среда на степень соответствия наблюдаемых и предсказанных показателей двойных гибридов кукурузы // Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук. – 1985. – № 4. – С. 21–24.
50. De Toledo J. F. F., De Miranda F. J. B. Predicting the potential of open-pollinating populations for the production of superior  $F_1$  hybrids // Theor. Appl. Genet. – 1985. – Vol. 71, N 3. – P. 563–569.
51. Otsuka Y., Eberhart S. A., Russell W. A. Comparisons of prediction formulas for maize hybrids // Crop Sci. – 1972. – Vol. 12, N 3. – P. 325–331.
52. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутина Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений. – Минск, 1974. – 184 с.
53. Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Куделко Л. И. Оценка сортов яровой пшеницы по комбинационной способности // Гетерозис и количественная наследственность. – Минск, 1977. – С. 8–15.
54. Тарутина Л. А., Божко И. И., Хотылева Л. В., Посканная С. И. Комбинационная способность яровых форм тритикале по признаку число колосков в колосе на различных этапах органогенеза // Доклады АН БССР. – 1983. – Т. XXVII, № 11. – С. 1035–1038.
55. Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Божко И. И. Генетический анализ морфобиологических признаков у яровых гексаплоидных тритикале // Тритикале. Создание и перспективы использования. – Минск, 1986. – С. 22–87.
56. Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Нешина Л. П. Анализ генетических свойств самоопыленных линий зернового сорго в диаллельных скрещиваниях // С.-х. биология. – 1980. – Т. XV, № 4. – С. 522–526.
57. Шикин Т. З., Слесаревич А. К., Хотылева Л. В. Оценка комбинационной способности райграса пастбищного в диаллельных скрещиваниях // Вестник с.-х. наук. – 1983. – № 9. – С. 61–64.
58. Хотылева Л. В., Савченко А. П. Генетика люпина. – Минск, 1988. – 184 с.
59. Тарутина Л. А., Кавцевич В. Н., Посканная С. И., Хотылева Л. В., Кануста И. Б. Влияние маркерных генов на полигенную изменчивость у гибридов тепличных томатов // Доклады НАН Беларуси. – 2000. – Т. 44, № 1. – С. 72–75.
60. Yates F. Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines // Heredity. – 1947. – Vol. 1. – P. 287–301.
61. Jinks J. L., Hayman B. I. Analysis of diallel crosses // Maize Genetics Cooperation News Letter. – 1953. – Vol. 27. – P. 48–54.

62. *Hayman B. I.* Maximum likelihood estimation of genetic components of variation // *Biometrics*. – 1960. – Vol. 16, N 3. – P. 369–381.
63. *Fisher R. A.* The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance // *Trans. Roy. Soc. Edinb.* – 1918. – Vol. 52. – P. 399–433.
64. *Crow J. F.* Dominance and overdominance // *The genetics and exploitation of heterosis in crops. USA*. – 1999. – P. 49–58.
65. *Тарутина Л. А., Посканная С. И., Капустя И. Б., Хотылева Л. В.* Формирование в процессе онтогенеза гетерозисного эффекта по высоте растений у простых межлинейных гибридов кукурузы // *Весті АН БССР. Сер. біял. навук.* – 1989. – № 5. – С. 13–18.
66. *Gardner C. O.* Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications to plant breeding // *Statistical Genetics and Plant Breeding*. – 1963. – Washington Publ. 982. – P. 225–248.
67. *Moll R. H., Robinson H. F.* Quantitative genetic investigations of yield in maize // *Zuechter*. – 1967. – Bd. 37. – P. 192–199.
68. *Lamkey K. R., Edwards J. W.* Quantitative genetics of heterosis // *The genetics and exploitation of heterosis in crops. USA*. – 1999. – P. 31–48.
69. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н.* Гетерозис и рекуррентный отбор // *Гетерозис*. – Минск, 1982. – С. 39–61.
70. *Каминская Л. Н.* Рекуррентная селекция. – Минск, 1985. – 160 с.
71. *Lewis D.* Gene interaction, environment and hybrid vigor // *Proc. Roy. Soc., ser B*. – 1955. – Vol. 144. – P. 915.
72. *Ysuo Ukai.* Analysis of a quantitative trait controlled by several major genes by means of diallel cross // *Japan J. Breed.* – 1978. – Vol. 28, N 4. – P. 343–358.
73. *Хотылева Л. В., Тарутина Л. А.* Роль эпистаза в изменчивости количественных признаков при гетерозисе у кукурузы // *Проблемы генетики*. – Минск, 1994. – С. 61–70.
74. *Хотылева Л. У., Шэварнадзе Г. А., Таруціна Л. А.* Гетэрозіс у гібрыдаў ад скрыжавання нізкаінбрыдных ліній з папуляцыі шматпачаткавай кукурузы // *Весті АН БССР. Сер. біял. навук.* – 1985. – № 3. – С. 22–25.
75. *Хотылева Л. В., Мамедова Н. А.* Комбинационная способность линий однопочатковой и многопочатковой кукурузы // *Весті АН БССР. Сер. біял. навук.* – 1987. – № 2. – С. 35–40.
76. *Motto M., Moll R.* Prolificacy in maize // *Meydica*. – 1983. – Vol. 28, N 1. – P. 53–76.
77. *Конярев В. Г.* Биохимия и молекулярная генетика гетерозиса // *Гетерозис*. – Минск, 1982. – С. 163–177.
78. *Sarkissian I. V., Srivastava H. K.* Mitochondrial polymorphism in maize. II. Further evidence of correlation of mitochondrial complementation and heterosis // *Genetics*. – 1967. – Vol. 57. – P. 843.
79. *Шахбазов В. Г.* Новое о природе гетерозиса на основании цитологических, биофизических и молекулярно-генетических исследований // *Гетерозис*. – Минск, 1982. – С. 216–226.
80. *Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., Куделко Л. И.* Сравнительная оценка различных методов определения комбинационной способности самоопыленных линий кукурузы // *Проблемы экспериментальной генетики*. – Минск, 1972. – С. 23–29.
81. *Smith J. S. C., Smith O. S.* The description and assessment of distance between inbred lines of maize. I. The use of morphological traits as descriptors // *Maydica*. – 1989. – Vol. 34, N 2. – P. 141–150.
82. *Russell W. A.* Genetic improvement of maize yields // *Adv. Agron.* – 1991. – Vol. 46. – P. 245–298.
83. *Hallauer A. R., Miranda F.* Quantitative genetics in maize breeding // 2<sup>nd</sup> ed Iowa State Univ. Press, Ames. – 1995. – P. 5–13.
84. *Кедров-Зихман О. О.* Поликросс-тест в селекции растений. – Минск, 1974. – 128 с.
85. *Савченко В. К.* Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. – Минск, 1984. – 224 с.
86. *Vozda J.* Systémy krizení genotypu rostlin a jejich biometricko-genetické analýzy // *Biometricko-genetické metody ve slechtění rostlin*. – Brno-Lednice, – 1988. – P. 6–29.
87. *Kadlec M., Wolf J.* Biometricko-genetická analýza kombinacních schopností genotypu soje prostřednictvím faktoriálního systému parového krizení // *Sborník UVTIZ Genetika a Slechtění*. – 1987. – T. 23, N 1. – S. 49–54.
88. *Sprague G. F., Tatum L. A.* General vs. specific combining ability in single crosses of corn // *Jour. Amer. Soc. Agr.* – 1942. – Vol. 34. – P. 923–932.

89. *Griffing B.* Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // *Australian J. Biol. Sci.* – 1956. – Vol. 9. – P. 463–493.
90. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В.* О принципах и методах селекции растений на комбинационную способность // *Гетерозис.* – Минск, 1961. – С. 59–110.
91. *Хотылева Л. В.* Селекция гибридной кукурузы (Принципы и методы селекции на комбинационную способность). – Минск, 1965. – 168 с.
92. *Hayman B. I.* Interaction, heterosis and diallel crosses // *Genetics.* – 1957. – Vol. 42, N 3. – P. 336–355.
93. *Симонгулян Н. Г.* Комбинационная способность и наследуемость признаков хлопчатника. – Ташкент, 1977. – 144 с.
94. *Федин М. А., Силис Д. Я.* Комбинационная способность сортов яровой пшеницы // *Доклады ВАСХНИЛ.* – 1973. – № 1. – С. 16–18.
95. *Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М., Прыгун В. С.* Гетерозис и анализ действия генов у междусортных гибридов льна-долгунца // *С.-х. биология.* – 1987. – № 8. – С. 30–34.
96. *Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М.* Генетический контроль количественных признаков и оценка комбинационной способности сортов льна-долгунца в  $F_1$  и  $F_2$  // *С.-х. биология.* – 1987. – № 1. – С. 72–75.
97. *Lin D., Geng S.* Multivariate extension of Griffing's diallel analysis // *Z. acker. Pflanzenbau.* – 1986. – Bd. 157, N 1. – P. 52–57.
98. *Тарутина Л. А., Хотылева Л. В., Капуста И. Б.* Эффективность различных систем скрещивания при оценке комбинационной способности линий кукурузы // *Теоретические основы селекции зерновых культур на продуктивность.* – Минск, 1987. – С. 87–94.
99. *Bhullar G. S., Gill K. S., Khehra A. S.* Combining ability analysis over  $F_1$ – $F_5$  generations in diallel crosses of bread wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 1979. – Vol. 55. – P. 77–80.
100. *Тарутина Л. А., Хотылева Л. В., Мишин Л. А., Капуста И. Б., Посканная С. И., Кавцевич В. Н.* Фенотипические и генотипические корреляции между количественными признакам перца сладкого (*Capsicum annuum* L.) // *Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2003. – № 4. – С. 76–80.
101. *Тарутина Л. А., Мишин Л. А., Хотылева Л. В., Капуста И. Б., Посканная С. И., Кавцевич В. Н.* Комбинационная способность линий перца в диаллельных скрещиваниях // *Генетика и селекция в XXI веке. Материалы VIII съезда БОГиС.* 23–25 июля 2002 г. – С. 162–163.
102. *Cooper M., Podlich D. W.* Genotype  $\times$  environment interactions, selection response and heterosis // *The genetics and exploitation of heterosis in crops. USA.* – 1999. – P. 81–92.
103. *Боннер Д.* Молекулярная биология развития. – М., 1967. – 266 с.
104. *Stewart A. D.* The genetic basis of development. – Glasgow; London, 1982. – 420 с.
105. *Wu Guohai.* Analysis of genetic effects on three quantitative characters over different stages of developments in maize // *Acta genet. sin.* – 1987. – Vol. 14, N 5. – P. 363–369.
106. *Тарутина Л. А., Посканная С. И., Капуста И. Б., Хотылева Л. В.* Характер проявления комбинационной способности самоопыленных линий кукурузы в онтогенезе // *С.-х. биология.* – 1991. – № 1. – С. 65–69.
107. *Тарутина Л. А., Посканная С. И., Капуста И. Б.* Особенности реализации генетического потенциала гетерозисных растений в онтогенезе // *Проблемы генетики.* – Минск, 1994. – С. 71–79.
108. *Куперман Ф. М.* Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосемянных растений. – М., 1984. – 240 с.



## Глава 4

---

### РЕКУРРЕНТНЫЙ ОТБОР

Углубление представлений о генетических механизмах гетерозиса позволило перейти от простой оценки генотипов как компонентов гетерозисных гибридов к разработке программ улучшения исходного материала, способного обеспечить максимальный гетерозис. Существующие методы селекции на гетерозис, разработанные и экспериментально обоснованные главным образом на кукурузе, базируются на наиболее широко распространенных гипотезах, рассматривающих в качестве причин, его вызывающих, доминирование, сверхдоминирование и неаллельные взаимодействия. Сейчас представлено достаточно доказательств того, что все эти генетические механизмы гетерозиса (доминирование, сверхдоминирование, неаллельные взаимодействия, цитоплазматические эффекты), а не один из них включаются и могут действовать одновременно при формировании гетерозиса. На Международном симпозиуме, посвященном генетике гетерозиса и его использованию у сельскохозяйственных культур, который проходил в Мехико в 1997 г., известный американский ученый **A. R. Hallauer [1]** сделал исторический обзор исследований по гетерозису у кукурузы в США. На основании анализа многочисленных экспериментов он пришел к заключению, что ни одна из теорий, выдвинутых для объяснения гетерозиса у кукурузы, не является универсальной, ни одна из них не применима ко всем результатам, полученным в опытах по изучению этого явления. Он подчеркнул, что гипотезы, выдвинутые еще в начале XX в., не претерпели существенных изменений. По-прежнему приводятся экспериментальные данные, которые подтверждают ту или иную гипотезу. Однако, несмотря на то что не сформулирована единая генетическая концепция гетерозиса, методы селекции, направленные на использование этого явления, совершенствуются и разрабатываются, и не только у кукурузы. Подобные методы, основанные на концепции скрещивания чистых линий, предложенной еще в начале XX в. Шеллом, используются и у других культур. Хорошо известно, что основой наших представлений о гетерозисе, особенно, что касается генных эффектов при этом явлении, является генетика количественных признаков. Исследования по генетике количественных признаков вместе со статистическими методами анализа оказали существенное влияние на развитие методологии селекции на гетерозис и явились удобным инструментом при сравнении эффективности разных методов селекции и разных способов оценки комбинационной способности инбредных линий кукурузы. Наряду с традиционными подходами к изучению и использованию явления гетерозис в настоящее время начинают ши-



роко использоваться методики молекулярной генетики – это генетическая система для изучения локализации и вклада полимерных генов в развитие количественных признаков при гетерозисе. Особенно широко используются молекулярные маркеры, такие, как RFLP и AFLP, для измерения генетических дистанций между разными группами генофонда, для составления «гетеротических групп» растений, определения взаимоотношений между генотипами, установления родословных и паспортизации линий и сортов. На данном этапе проводятся исследования с целью поиска корреляций между данными, полученными в полевых экспериментах по определению комбинационной способности линий, и данными, полученными с помощью молекулярных методик.

Известно, что вместе с использованием явления гетерозиса у кукурузы и разработкой теоретических основ этого явления начали совершенствоваться и методы селекции. На смену межсортным гибридам приходят межлинейные, которые по урожаю значительно выше межсортных (на 25–30%). Создание высокоурожайных межлинейных гибридов связано с получением инбредных линий и оценкой их комбинационной способности, т. е. используется метод инбридинга и отбора по комбинационной способности и другим признакам.

Первые инбредные линии, полученные в кукурузном поясе США, были выделены из свободноопыляющихся сортов, адаптированных к условиям выращивания. Были получены и испытаны сотни линий, однако только немногие из них были использованы в скрещиваниях при получении высокоурожайных гибридов [2]. Дальнейшим шагом в повышении эффективности программ селекции на комбинационную способность является использование повторных рекомбинаций, получаемых от скрещивания отобранных генотипов с целью дальнейшего увеличения концентрации желательных генов в исходном материале. Таким образом, актуальная потребность селекционной практики в повышении комбинационной способности инбредных линий кукурузы явилась побудительной силой к разворачиванию исследований по разработке и оценке эффективности разных программ селекции.

Еще в начале XX в. американские ученые начали интенсивные исследования по разработке методов, позволяющих концентрировать благоприятные гены в исходных популяциях кукурузы с тем, чтобы повысить шансы выделения из таких популяций лучших генотипов. Эта программа селекции получила название рекуррентный (периодический) отбор. Улучшение достигается в процессе повторяющегося отбора превосходных генотипов из популяций и последующего их скрещивания во всевозможных комбинациях. В результате проведения нескольких циклов отбора и скрещивания создаются новые синтетические популяции с обогащенным генофондом. Вероятность выделения лучших инбредных линий из таких обогащенных популяций значительно увеличивается по сравнению с частотой таких генотипов в исходной популяции. Метод рекуррентного отбора начал развиваться в связи с селекцией на комбинационную способность у гибридной кукурузы, поэтому наиболее обширная информация об эффективности его применения получена главным образом на данной культуре. В этой связи исследования, направленные на экспериментальную проверку эффектив-

ности разных программ рекуррентного отбора, в значительной степени повлияли на развитие генетических представлений о природе гетерозиса.

Метод рекуррентного отбора, обсуждаемый в данной главе, включает целую систему селекционных методов, направленных на генетическое улучшение генотипа растений. К основным типам этого вида селекции относятся – простой рекуррентный отбор, отбор на общую комбинационную способность, отбор на специфическую комбинационную способность и реципрокный рекуррентный отбор. Три последних метода являются методами, направленными на улучшение комбинационной способности (КС) селектируемого материала, различаются они между собой использованием разных тестеров и разными представлениями о главном типе генных взаимодействий, обуславливающих гетерозис. Теоретически методы рекуррентного отбора планируются таким образом, чтобы повысить частоту благоприятных аллелей по количественным и качественным признакам в селектируемых популяциях, а также поддерживать генетическую изменчивость на необходимом для длительного отбора уровне. В этих программах предусматривается, с одной стороны, улучшение самих популяций, которые затем используются в скрещиваниях непосредственно либо для получения инбредных линий, и с другой – повышение продуктивности гибридов от скрещивания улучшенного в процессе отбора селекционного материала (популяций или инбредных линий).

Все существующие методы рекуррентного отбора детально описаны нами в ранее опубликованных книгах [3, 4], поэтому данная глава посвящена только описанию и обсуждению в свете современных представлений о гетерозисе наиболее эффективного метода селекции на гетерозис, реципрокного рекуррентного отбора. Здесь представлена также разработанная нами и экспериментально обоснованная модификация данного метода, реципрокная рекуррентная селекция межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний. Кроме того, в настоящей главе обсуждены данные, полученные нами и другими авторами по выяснению эффективности простого рекуррентного отбора, основанного на оценке потомства линий S1 и S2.

#### **4.1. Реципрокный рекуррентный отбор**

Решение практических задач гетерозисной селекции в значительной мере повлияло на развитие теории гетерозиса, возникновение разных гипотез объясняющих природу этого явления. Кроме уже упомянутых гипотез следует назвать гипотезу генетического баланса [5, 6]. Согласно гипотезе Н. В. Турбина [6], гетерозис не может обуславливаться каким-либо одним типом взаимодействия наследственных факторов, а определяется суммарным эффектом сходного действия разнородных генетических процессов. Эта гипотеза выражала общий подход к объяснению причин гетерозиса и вытекала из представления о разнонаправленном действии на развитие признака многих наследственных факторов. Согласно этой концепции, скрещивание линий (или сортов), специально подобранных по комбинационной способности, дает гибриды, у которых число генов, вы-

зывающих плюс-эффекты, существенно возрастает, а число генов с минус-эффектами уменьшается по сравнению с обеими родительскими формами. Изменение баланса в действии генов, стимулирующих развитие данного признака, проявляется в возрастании его количественного выражения, т. е. в виде гетерозисного эффекта.

В свое время В. А. Струнников [7, 8] выдвинул гипотезу, согласно которой уровень гетерозиса определяется главным образом соотношением действия благоприятных и вредных генов. Первые относятся в основном к классу полудоминантных кумулятивно действующих генов. Названные гипотезы связывает общая тенденция в объяснении механизма гетерозиса особым состоянием взаимодействующих наследственных факторов.

Теоретические представления о природе гетерозиса имеют большое значение при разработке селекционных программ, рассчитанных на использование разных типов генных взаимодействий, обуславливающих продуктивность.

Самым крупным достижением в области методологии гетерозисной селекции является метод реципрокного рекуррентного отбора, первоначально предложенный R. E. Comstock, H. F. Robinson, P. H. Harvey [9] и, по представлению авторов, обеспечивающий максимальное использование генетических эффектов как общей (ОКС), так и специфической комбинационной способности (СКС). Схематично этот метод может быть представлен следующим образом.

I год. На разных по генетической структуре источниках А и В закладываются самоопыленные линии S0, которые испытываются с тестером реципрокно (т. е. тестером для оценки линий, заложенных на источнике А, служит популяция В; для линий, заложенных на источнике В, – тестер А). Из каждой популяции выбирают не менее 200 растений, которые самоопыляют и скрещивают с 4–5 растениями противоположной популяции.

II год. Проводят испытания двух групп топкроссов, полученных в первый год. Первая группа включает линии S0 А × тестер – популяцию В; вторая группа – линии S0 В × тестер – популяцию А. В результате испытания гибридных комбинаций выделяются лучшие растения из двух групп.

III год. Выращивают семьи от самоопыления тех растений, которые выделились в результате испытания двух групп топкроссов, и скрещивают их во всевозможных комбинациях в пределах групп. Получают новые популяции А' и В', которые служат исходным материалом для начала следующего цикла. При испытании тестовых гибридов должны учитываться такие признаки, как урожайность, устойчивость к болезням и вредителям, к полеганию и т. д. В каждом поколении необходимо оставлять достаточное количество растений, чтобы сохранить внутригрупповую изменчивость, так как при данной схеме селекции большое значение имеет общий успех, а не успех, достигнутый за один цикл. Предполагается, что число линий, оставляемое в каждом цикле, должно быть не менее 10. Циклы отбора и скрещивания повторяются. Эффективность этого типа селекции оценивается достигнутым улучшением признака (в основном урожая зерна) на цикл отбора. Для выполнения каждого цикла отбора требуется 2–3 года.

Авторы данного метода [9] провели теоретическое сравнение трех типов рекуррентного отбора (на общую, специфическую комбинационную способность

и реципрокного рекуррентного отбора). Теоретическое сравнение предложенной модели с методами рекуррентного отбора на ОКС и СКС проводилось ими в терминах генных частот. В результате проведенного сравнения с помощью математической модели они пришли к заключению, что, несмотря на уровни доминирования, реципрокная рекуррентная селекция будет эффективнее, чем другие методы рекуррентного отбора. Авторы исходили из предположения, что при реципрокных скрещиваниях двух популяций, где каждый из компонентов выступает в одном случае как материнский сорт, а в другом – как отцовский, создаются благоприятные условия для улучшения как общей, так и специфической комбинационной способности обеих популяций. В этом случае, с одной стороны, должно наблюдаться увеличение доминантных факторов урожайности, с другой – повышение гетерозиготности по разным локусам создает благоприятные условия для проявления сверхдоминирования.

Главное условие, выдвигаемое авторами предложенной теоретической модели метода, это возможно большее генетическое различие в отношении генных частот в двух включенных в программу популяциях. Изменение частоты аллелей в одной селективируемой популяции рассматривается относительно другой: специфические гены, которые наиболее важны для проявления гетерозиса у создаваемых на межпопуляционном уровне гибридов, удерживаются отбором. Наибольшей степени гетерозиса можно ожидать в случае, когда один аллель  $a_1$  (принимается эффект одного локуса с двумя аллелями) фиксируется в процессе селекции в одной популяции, а другой  $a_2$  – в противоположной популяции. При таком распределении аллелей в результате скрещивания селективируемого материала на межпопуляционном уровне, по мнению авторов, проявится эффект сверхдоминирования, обуславливающий максимальный уровень гетерозиса у полученных межлинейных гибридов. Эта теоретическая работа послужила толчком к развертыванию экспериментальных исследований по проверке ее эффективности.

Первые исследования эффективности предложенного метода [9] были начаты в США (штат Айова) в 1949 г. В программу были включены две генетически переменные популяции кукурузы Iowa Stiff Stalk Synthetic (BSSS) и Iowa Corn Borer Synthetic (BSCB1). Основным признаком, который подвергался отбору, был урожай зерна. В данном случае реципрокный рекуррентный отбор с включением этих двух популяций кукурузы стал в реальности долгосрочной селекционной программой, сами популяции явились экспериментальными моделями для исследования многих вопросов как практического, так и теоретического плана. Многочисленные результаты по оценке эффективности обсуждаемой программы приводят разные авторы на протяжении более 50 лет. Так, в работе S. A. Eberhart et al. [10] показано линейное возрастание урожая, равное 2,73 ц/га (или 4,6%) на цикл, при межпопуляционных скрещиваниях селективируемых популяций 5-го цикла (C5). Урожайность самих популяций BSSS и BSCB1 после 5 циклов отбора заметно не повысилась. О. S. Smith [11], проанализировав данные этого исследования с помощью теоретической модели, показал наличие в данных популяциях значительной инбридинговой депрессии ( $R_1 = -2,52$  и  $R_2 = -2,40$  для BSSS и BSCB1

соответственно). По его мнению, это и явилось причиной незначительного изменения урожайности популяций *per se*.

В исследованиях [10] проводился отбор на общую комбинационную способность в популяции BSSS с тестером двойной гибрид Айова 13. В этом случае урожайность популяции BSSS(HT) была улучшена после 7 циклов отбора (1,65 ц/га на цикл). Общее увеличение урожая зерна после 7 циклов отбора для BSSS(HT) C7 × Ia 13 по сравнению с исходной комбинацией BSSSC0 × Ia 13 было 11,7 ц/га, что составило 18,5%. Таким образом, в улучшении самой популяции эффективнее оказался отбор на общую комбинационную ценность. Далее было показано, что инбредные линии B73 и B78, выделенные соответственно из популяций BSSS(HT) C5 и C6, давали более урожайный простой гибрид, чем линии B14 и B7, выделенные из исходной популяции BSSSC0. Результаты 7 циклов реципрокного рекуррентного отбора в этих же популяциях кукурузы представлены J. M. Martin, A. R. Hallauer [12]. Для определения эффективности этой программы селекции оценивались популяции BSSS(R) и BSCB1(R) после разных циклов отбора (C0, C1, C3, C5, C7), а также межпопуляционные гибриды C7 × C7. Реальные ответы на отбор сравнивались с данными компьютерных моделей. Десять циклов реципрокного рекуррентного отбора (по компьютерной модели) изучались при трех уровнях доминирования и двух исходных частотах генов. Было показано, что урожай зерна межпопуляционных гибридов увеличился ( $1,75 \pm 0,37$  ц/га на цикл), но у самих популяций заметно не изменился. Гетерозис к среднему урожаю родительских популяций для исходного гибрида C0 × C0 равен 14,9%, для улучшенного межпопуляционного гибрида C7 × C7 – 41,7%. Средний урожай повысился с 58,5 ц/га (для C0 × C0) до 70,7 ц/га (для C7×C7). Самые высокие коэффициенты корреляции между реальными и рассчитанными ответами на отбор были при условии полного доминирования и исходной частоте генов в популяциях  $p = q = 0,5$ . Как показано в модельном варианте опыта, генетическая изменчивость не уменьшилась в процессе отбора.

На протяжении достаточно длительного периода развития метода реципрокного рекуррентного отбора предлагались разные модификации этого метода. Наиболее интересным, с нашей точки зрения, является метод реципрокного рекуррентного sibсового отбора, предложенного в свое время Hallauer [13], Hallauer, Eberhart [14]. Теоретически главное различие между реципрокной рекуррентной и реципрокной sibсовой селекцией состоит в том, что во втором случае в большей степени используется аддитивная генетическая вариация [15].

Этот метод применим главным образом для популяций кукурузы, растения которых имеют два початка: один початок для самоопыления, другой – для реципрокных скрещиваний пар растений S0 в популяциях A и B.

Данный метод можно представить следующим образом:

1-й этап. Примерно 200 фенотипически лучших растений кукурузы S0 в популяции A скрещивают попарно с 200 растениями (S0 × S0) из популяции B. Одновременно каждое из 200 растений каждой популяции самоопыляют (S1);

2-й этап. Проводят оценку полученного sibсового S0 × S0 потомства с целью отбора лучших генотипов S1;

3-й этап. Скрещивают 20 лучших генотипов S1 в пределах источников А и В для образования новых популяций А' и В'. Лучшие генотипы S1 скрещивают также на межпопуляционном уровне А × В.

4-й этап. Начинают следующий цикл отбора с включением синтетических популяций А' и В'.

По этой программе потомство генотипов S1 может также оцениваться и по другим агрономическим признакам, что дополняет оценку сибсового потомства. При этом отбор, направленный на аддитивные, частично доминантные и полностью доминантные эффекты, должен влиять как на качество самих популяций, так и на продуктивность гибридов от скрещивания улучшенных популяций или линий, выделенных из них. Таким образом, с помощью данной селекционной программы можно улучшать обе популяции А и В, получать высокопродуктивный гибрид путем скрещивания улучшенных популяций, использовать улучшенные инбредные линии на любой стадии селекции для образования простого гибрида А × В.

Ранее S. A. Eberhart, M. N. Harrison, F. A. Ogade [16] предложили универсальную селекционную программу, в которой конечная цель – получение улучшенных популяций А и В, обеспечивающих высокий гетерозис при скрещивании и сохраняющих значительное генетическое варьирование. Популяции А и В получают путем систематического комбинирования селекционного материала из местных и интродуцированных сортов. Предлагаемый авторами метод должен улучшать как популяции, так и гибриды от скрещивания таких улучшенных популяций.

В связи с тем что программы рекуррентного отбора направлены на использование разных генных эффектов и различаются между собой по уровню и характеру улучшения селектируемого материала, логично было разделить их на две категории: 1) улучшение самих популяций (*per se*); 2) повышение продуктивности межпопуляционных гибридов [17].

Исходя из этого, R. H. Moll, C. W. Stuber [17] провели сравнительную оценку двух методов селекции: рекуррентного сибсового отбора, направленного на улучшение качества самих популяций, и реципрокного рекуррентного отбора с целью улучшения урожая гибридов от их скрещивания. Уместно отметить, что рекуррентный сибсовый отбор является методом внутрипопуляционного улучшения на основе оценки потомства сибсов S0 × S0, которое образуется путем скрещивания в пределах популяции отобранных S0 растений. Оставшиеся семена S1 лучших комбинаций S0 × S0 высеваются для проведения всевозможных скрещиваний и образования новой улучшенной популяции. Этими авторами приводятся сравнительные данные о результатах шести циклов сибсового рекуррентного отбора и реципрокного рекуррентного отбора с включением двух популяций кукурузы: Джервис и Индиан Чиф. Общее увеличение продуктивности самих популяций (*per se*) по сравнению с исходными сортами получено при сибсовом рекуррентном отборе у сортов Джервис (21%) и Индиан Чиф (17%). При реципрокном рекуррентном отборе прибавка урожая на цикл была значительной только для сорта Джервис (14%). Урожай зерна гибрида Джервис × Индиан Чиф, по-



лученного после шести циклов реципрокной рекуррентной селекции, на 21% выше урожая гибрида от скрещивания исходных сортов. Прибавка у такого же гибрида, образованного в процессе проведения сибсовой селекционной программы, составила 15%.

Таким образом, в результате проведения шести циклов отбора значительно улучшены как сами популяции (сибсовым рекуррентным отбором), так и их гибриды (в большей степени при реципрокном рекуррентном отборе). Значительное возрастание гетерозиса у межпопуляционных гибридов в процессе реципрокного рекуррентного отбора, скорее всего, является отражением различных генетических механизмов концентрации наследственных факторов по сравнению с сибсовым рекуррентным отбором, который в основном предназначен для улучшения самих популяций [17].

W. A. Russell, S. A. Eberhart [18] выдвинули предположение, что прибавка урожая при реципрокной рекуррентной селекции должна быть больше в том случае, если инбредные линии, выделяемые из селективируемых популяций, будут использованы в качестве тестеров вместо самих популяций. Это значит, что инбредную линию, выделенную из популяции В в предыдущем поколении, следует применять для оценки линий, отобранных из популяции А, и наоборот, инбредную линию из популяции А использовать в качестве тестера для линий из популяции В. В связи с этим R. E. Comstock [19] проводит теоретическое сравнение двух методов: 1) реципрокную рекуррентную селекцию с тестерами популяциями; 2) реципрокную рекуррентную селекцию с тестерами инбредными линиями, как предлагают W. A. Russell, S. A. Eberhart [18]. Он исходит из того, что при реципрокной рекуррентной селекции изменение среднего значения генотипов в гибридах от скрещивания двух селективируемых популяций является функцией изменения в них генных частот. Поэтому рассматривается изменение частоты генов при обоих методах. Если бы один из методов оказался эффективнее другого, это было бы результатом более быстрого увеличения частоты благоприятных аллелей. На основе теоретического анализа R. E. Comstock [19] приходит к выводу, что при наличии сверхдоминирования реципрокная рекуррентная селекция с использованием в качестве тестеров противоположных популяций А – В и В – А является более эффективной программой, чем с тестером инбредной линией.

Значительно позже данная ситуация была проверена экспериментально. Сравнивалась эффективность двух разных методов реципрокного рекуррентного отбора по урожаю зерна кукурузы с включением двух популяций BS 21 и BS 22: а) с использованием в качестве тестера элитной инбредной линии; б) свободноопыляющейся популяции [20]. После шести циклов отбора значительно увеличился урожай зерна у межпопуляционных гибридов при обоих методах. Урожай самих популяций был выше при использовании тестера с широкой генетической основой (популяции). Генетическое варьирование среди тесткроссов с использованием в качестве тестера инбредной линии оказалось не выше, чем с использованием популяции.

При анализе результатов нескольких программ реципрокного рекуррентного отбора можно сделать вывод, что в этом случае улучшение самих популяций не



всегда происходит, в то время как урожайность межпопуляционных гибридов всегда значительно повышается [12, 21–25]. Результаты этих опытов подтверждают теоретическое положение: при реципрокном рекуррентном отборе аллели в двух включенных популяциях распределяются таким образом, что при скрещивании селективируемых популяций проявляется, согласно плану R. E. Comstock, H. F. Robinson, P. H. Harvey [9], эффект сверхдоминирования, который является основным генным взаимодействием, определяющим урожайность межпопуляционных гибридов, поэтому достигнутое в процессе отбора улучшение проявляется на уровне этих гибридов. Согласно современным представлениям, в процессе отбора по этой программе происходит генетическая дивергенция популяций, повышается гетерозиготность межпопуляционных гибридов [26, 27]. В данном случае происходит отбор аллелей в комплементарных локусах в каждой из популяций таким образом, что межпопуляционные гибриды по мере проведения отбора становятся все более и более гетерозиготными, а селективируемые популяции становятся генетически дивергентными. Это заключение было подтверждено данными, полученными с помощью молекулярных методик [28, 29].

V. Keeratinijakal, K. Lamkey [27] оценили эффективность 11 циклов реципрокного рекуррентного отбора в популяциях BSSS и BSCB1. Целью их исследований явилась оценка достигнутого генетического улучшения на протяжении длительного отбора. Показано, что к 11-му циклу средний урожай межпопуляционных гибридов  $C_n \times C_n$  возрос на 77% по отношению к показателям гибридов  $C_0 \times C_0$ . Иными словами, получено 7% прибавки урожая на цикл отбора у межпопуляционных гибридов, образованных скрещиванием лучших линий обеих селективируемых популяций. Практически не обнаружено повышения урожая самих популяций (per se). Авторы считают, что отсутствие изменений в урожае популяций (per se) может быть объяснено случайным дрейфом генетических эффектов из-за незначительного эффективного размера популяций.

Методы рекуррентного отбора, направленные на внутрипопуляционное улучшение (популяций per se), в основном базируются на аддитивных генетических эффектах, и они оказались результативными в повышении зерна кукурузы самих популяций [30]. Сравнительные результаты по эффективности данных методов согласуются в большинстве случаев с теоретически ожидаемыми результатами. В то же время методы реципрокного рекуррентного отбора направлены в основном на повышение гетерозиса межпопуляционных гибридов. Приводятся данные четырех программ реципрокного рекуррентного отбора, в результате которых получена прибавка в урожае зерна свыше 140 кг/га / год [30] .

Данные, полученные в последние десятилетия, также подтверждают ранее установленный факт, что реципрокный рекуррентный отбор высокоэффективен в повышении продуктивности межпопуляционных гибридов кукурузы [24, 31–34]. Наиболее интересными результатами по использованию реципрокного рекуррентного отбора, о которых уже упоминалось, являются достижения, связанные с созданием известных улучшенных популяций кукурузы BSSS (R) BSCB1 (R), служащих не только источником ценных инбредных линий, но и удобными моделями для проведения молекулярно-генетических исследований. Так, L. L. Hinze et al. [35]

провели исследование генетической структуры и изменчивости популяций BSSS (R) и BSBC1 (R), включенных в реципрокный рекуррентный отбор. С помощью молекулярных маркеров (86 микросателлитных локусов) анализировались 28 исходных линий и 30 растений в каждой селекционируемой популяции (C0, C1, C3, C6, C9, C12 и C15). Было установлено, что исходные линии этих популяций показали высокий уровень изменчивости на основе ожидаемой гетерозиготности (0,557). По мере проведения отбора эта изменчивость уменьшалась (C15 – 0,245). Обнаруженный к 15-му циклу отбора уровень генетической изменчивости (58%) между селекционируемыми популяциями согласуется с теоретически ожидаемой генетической дивергенцией между ними. Таким образом, проведенный отбор привел к дивергенции популяций, создав различные их структуры. Полученные на молекулярном уровне данные, как считают авторы, согласуются с основной идеей [9] реципрокного рекуррентного отбора. Результаты данного исследования углубляют наши представления о том, каким образом селекционные программы могут влиять на генетическую изменчивость и структуру популяций. Современный подход к этому вопросу основывается на том, что молекулярные маркеры выявляют генетическую изменчивость в динамике (в процессе отбора), которую с помощью методов популяционной генетики скорее всего нельзя уловить. Но встает вопрос, насколько изменчивость, обнаруженная на молекулярном уровне, может быть использована в практической селекции на гетерозис. Конечно, разработанные к настоящему времени новейшие молекулярные технологии могут дать дополнительную информацию о генетических основах гетерозиса. И сейчас уже у многих культур разработаны генетические карты на основе использования молекулярных методов [36]. Так, молекулярный метод RFLP широко используется для определения изменений в частоте аллелей в процессе отбора. С его помощью можно выяснить, как эти изменения в частоте генов отражаются в инбредных линиях, выделенных из исходных и селекционируемых популяций [37]. Молекулярные методы применяются также для характеристики генетической вариативности среди линий [38]. В перспективе большую ценность представляют эти методы для прогнозирования гетерозисного эффекта при скрещивании инбредных линий. При использовании метода RFLP, позволяющего давать молекулярную характеристику генотипов, были установлены «гетеротические» группы линий кукурузы. Относительная величина гетерозиса в значительной степени зависит от генетических расстояний между инбредными линиями. Установление «гетеротических групп» важно, это в перспективе избавит селекционера от излишней работы при подборе пар для скрещиваний. Однако, как отмечает А. Hallauer [1], четкие границы между «гетеротическими группами» трудно установить из-за того, что многие линии ранее скрещивались между собой и являются в какой-то степени родственными. И пока прогнозировать гетерозис на основе оценок генетических дистанций, определяемых с помощью таких молекулярных методик, проблематично.

По мнению М. Lee [39], молекулярная генетика определенно внесет существенный вклад в исследования по гетерозису, но пока не получено убедительных данных о возможности использования молекулярных маркеров для точного

прогнозирования гетерозиса. Однако перспектива оценить и выделить лучшие родительские пары до проведения скрещиваний является очень заманчивой, поскольку процедура подбора пар, их скрещивания и оценка полученного потомства в полевых условиях – вещь дорогостоящая и трудоемкая. Конечно, не исключено, что со временем будет найден подход, как сделать, чтобы молекулярные методы помогали селекционеру с точностью определять ценность каждой инбредной линии для использования в селекционных программах на гетерозис. Поэтому поиски морфологических, биохимических и молекулярных маркеров продолжаются, и надо полагать, наиболее эффективным подходом окажется разумное сочетание молекулярных и традиционных методов в изучении и использовании гетерозиса.

Ключевым моментом реципрокного рекуррентного отбора, как и всех типов рекуррентной селекции, является поддержание и сохранение генетической изменчивости в популяциях в процессе отбора. Особенно это важно при выполнении долгосрочных программ такого типа. Чтобы эффективно использовать генетическую изменчивость в селекционных программах, надо знать ее природу. В связи с этим следует отметить важную роль методов популяционной генетики, а также генетико-статистических методов в оценке параметров селективируемого материала, в частности математических методов в оценке комбинационной способности, которые тем самым внесли значительный вклад и в развитие методов рекуррентного отбора, в повышение его эффективности. Большое значение в выяснении эффективности и выборе наиболее оптимальных вариантов этого типа отбора для конкретных ситуаций имела разработка теоретических моделей, построенных на принципах популяционной генетики. Однако, несмотря на значительный вклад методов количественной генетики в теорию и методологию селекции на гетерозис, многие вопросы, касающиеся генетики количественных признаков, в свете современных представлений требуют новых подходов в их исследовании. Как уже отмечалось, с появлением целой системы молекулярных маркеров значительно расширились возможности изучения генетической изменчивости количественных признаков в популяциях в динамике. Молекулярные маркеры позволяют следить за изменением генетического варьирования в процессе отбора, изучать изменение генетической структуры популяций, определять взаимоотношения между генотипами. Таким образом, сейчас имеется возможность применять молекулярные маркеры для изучения всех изменений, которые происходят в популяциях при реципрокном рекуррентном отборе. Так, Labate et al. [28] отмечают значительные изменения в частоте аллелей в большинстве локусов кукурузы после 12 циклов реципрокного рекуррентного отбора при использовании методики RFLP. Следует отметить, что на упомянутом выше Международном симпозиуме по генетике гетерозиса и его использованию у сельскохозяйственных культур (Мексика, 1997) большое внимание уделено различным программам рекуррентного отбора, который считается одним из самых перспективных методов создания обогащенного генофонда, в особенности в селекции на гетерозис.

А. Е. Melchinger [40] сделал обзор различных типов молекулярных маркеров, используемых при изучении гетерозиса. Молекулярные маркеры, такие как RFLP, AFLP, SSR, очень удобны для оценки генетического разнообразия генофонда и проведения мониторинга за его изменением во времени, для группировки и классификации генетических ресурсов и для подбора родительских пар при скрещивании.

Хорошо известно, что улучшение гибридной кукурузы в значительной степени было обеспечено генетической изменчивостью используемого генофонда этой культуры. Отдельные популяции, такие, как широко известные BSSS и BSCB1, созданные при длительном рекуррентном отборе, являются богатейшим источником инбредных линий кукурузы, которые выделяются из этих популяций и становятся компонентами скрещивания продуктивных гибридов. Аккумуляция благоприятных аллелей в процессе реципрокного рекуррентного отбора в этих популяциях при сохранении изменчивости дала возможность добиться значительного генетического прогресса в их улучшении. Таким образом, отбор и рекомбинация благоприятных аллелей являются основой достигнутого улучшения. Но, как полагает Р. А. Peterson [41], **могут возникать изменения на молекулярном уровне**, и на их основе появляться дополнительные источники генетической изменчивости. В связи с этим он ставит интересный вопрос, могут ли аллели вновь возникать в селектируемых популяциях и быть источником новой вариабельности, или же происходит только отбор и перегруппировка имеющихся в популяции аллелей в более благоприятные комбинации. Он выдвигает предположение, что вновь возникшие аллели могут благоприятно рекомбинироваться с уже существующими в улучшенных популяциях. И таким образом может поддерживаться генетическая изменчивость в популяциях кукурузы, подвергаемых длительному реципрокному рекуррентному отбору. Отбор, как известно, внутри популяций BSSS(0), BSSS(R) проводился на протяжении более 50 лет, они являются как бы «закрытыми» в том смысле, что никакой дополнительный генофонд не вводился, все отборы проводились внутри этих популяций. Процессы, происходящие на молекулярном уровне, могут вносить определенный вклад в мутагенные механизмы, вызывающие генетическое разнообразие. Свой вклад в генетическое разнообразие селектируемых популяций могут также вносить активные транспозоны геномов кукурузы. Поэтому изучение изменений, происходящих в популяциях в процессе отбора, на молекулярном уровне может дать много дополнительной информации. Генетическое разнообразие среди создаваемых популяций кукурузы изучено на молекулярном уровне в процессе реципрокного рекуррентного отбора [29]. В исследование были включены популяции BSSSR, BSCB1 на всех этапах долгосрочного отбора, начиная с исходных линий, составляющих популяцию C0, и кончая C12. Оценивая генетическое разнообразие, авторы пришли к заключению, что две включенные в исследование популяции после 12 циклов отбора значительно различались между собой. Существенно снизился уровень полиморфизма внутри популяций и разнообразие генов, среднее число аллелей на локус уменьшилось с 4 до 3. Из 390 аллелей в 82 локусах 25% были уникальны. 20% уникальных аллелей сохранились после 12 циклов отбора. Вопрос

сами, связанными с изучением процессов, происходящих на молекулярном уровне в селектируемых популяциях при таких долгосрочных программах, как реципрокный рекуррентный отбор, интересуются многие исследователи. Так, в работе M. F. Santos, G. V. Moro, A. M. Aguir, C. L. Souza Jr. [34] показано, что генетические варианты по всем признакам в процессе реципрокного рекуррентного отбора (от C0 к C3) снизились. Этот тип селекции, вызывая изменения частоты аллелей в селектируемых популяциях, изменяет уровень и распределение их генетической вариабельности и, следовательно, влияет на генетическую структуру самих популяций. Использование неадекватного размера селектируемых популяций, иными словами неэффективного их размера, ведет к потере генетической вариабельности из-за влияния дрейфа генов. По этой причине, как подчеркивают некоторые авторы, следует избегать высокой интенсивности отбора при выполнении программ реципрокной рекуррентной селекции [34, 42, 43]. Эффективный размер популяций ( $N_e$ ) – это важный параметр, влияющий на их генетическую структуру. Эффективный размер популяций имеет особенно большое значение при проведении долгосрочных программ реципрокного рекуррентного отбора. Микросателлитный метод (SSR) анализа обнаружил уменьшение числа и изменение частоты аллелей в двух популяциях тропической кукурузы в процессе проведения модификации реципрокного рекуррентного отбора, в то же время генетическая дифференциация (дивергенция) между синтетическими популяциями увеличилась до 77% по сравнению с исходными популяциями [44, 45].

Таким образом, подытоживая результаты применения молекулярных методов в гетерозисной селекции, и в частности при программах реципрокного рекуррентного отбора, следует еще раз отметить, что они могут дать не только дополнительную информацию о генетических основах гетерозиса, но в перспективе внесут значительный вклад в практическую селекцию. Информация, полученная в этой области к настоящему времени, показывает, каким удобным и эффективным инструментом являются молекулярные маркеры при определении инбредных линий кукурузы в «гетеротические группы» [46, 47], идентификации и локализации локусов QTL (quantitative trait location), влияющих на количественные признаки [36]. Поэтому многие исследователи возлагают большие надежды на использование методов молекулярной генетики в этой области исследований [28, 30, 34, 36, 38–40, 46, 48].

#### **4.2. Реципрокная рекуррентная селекция межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний**

Учитывая, что эффективность рекуррентного отбора, как всякой селекционной программы, зависит от качества генофонда исходных популяций, нами была предложена предполагавшая более высокую эффективность модификация реципрокного рекуррентного отбора, особенность которой состояла в новом подходе к выбору исходного материала [3, 4, 49]. Предложенная модификация была названа методом реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний. Она отличалась от стандартной схе-

мы R. E. Comstock, H. F. Robinson, P. H. Harvey [9] тем, что первоначальным звеном в ней являлись межсортовые скрещивания с целью предварительной оценки разных популяций и выявления лучшей, наиболее гетерозисной пары сортов, в дальнейшем используемой как исходный материал. При таком подходе уже после первого цикла отбора возрастает вероятность выделения из селективируемых популяций лучших по комбинационной способности линий.

Обоснованный нами этап предварительных межсортовых скрещиваний с целью определения комбинационной способности разных сортов и выделения наиболее гетерозисной родительской пары является существенным элементом разработанной модификации реципрокной рекуррентной селекции, обуславливающим ее результативность. Этот прием является очень важным звеном в селекционных программах подобного типа.

Схематически нашу модификацию реципрокной рекуррентной селекции можно представить следующим образом (рис. 4.1).

Вначале проводятся скрещивания наиболее продуктивных и приспособленных к условиям выращивания сортов во всевозможных комбинациях. По результатам испытания полученных таким образом межсортовых гибридов выделяется пара родительских сортов, проявляющая наибольший эффект гетерозиса.

На каждом из сортов такой родительской пары закладывают инбредные линии. Затем линии, заложенные на материнском сорте, испытываются на комбинационную способность посредством тестера, являющегося отцовским сортом, а линии, заложенные на отцовском, скрещиваются с материнской формой, служащей в данном случае тестером для этой группы линий. В результате испытания полученных таким образом топкроссных комбинаций выделяют лучшие линии из материнского и отцовского сортов. В дальнейшем линии, выделенные из популяции А, скрещиваются между собой во всевозможных комбинациях по схеме  $A1 \times A2$ , аналогично поступают и с линиями из популяции В. Полученные сестринские гибриды используются для создания двойных межлинейных гибридов  $(A1 \times A2) \times (B1 \times B2)$ , а также для образования синтетических популяций. Двойные гибриды служат для оценки эффективности первого цикла отбора при сравнении их с исходным межсортовым гибридом, а синтетические популяции используются как исходный материал для следующего цикла.

Представляется, что ситуацию при использовании нашей модификации можно охарактеризовать в терминах генных частот, пользуясь формулой [50], отображающей зависимость степени гетерозиса от квадрата разницы частот генов в скрещиваемых популяциях:  $HF1 = dy^2$  ( $HF1$  – степень гетерозиса,  $d$  – мера доминирования,  $y$  – разница в частоте генов между популяциями).

В теоретическом плане наличие гетерозиса на уровне межсортовых скрещиваний свидетельствует о некотором различии генных частот в исходных популяциях, т. е. изначально наблюдается такое распределение аллелей, которое достигается только в процессе отбора при включении популяций, не обнаруживающих или слабообнаруживающих гетерозис при скрещивании. Логически в нашем случае можно было ожидать значительный положительный результат уже после одного цикла отбора, что и подтвердилось позже экспериментальными данными [3, 4, 52].



### Получение межсортовых гибридов



Рис. 4.1. Метод реципрокной селекции межлинейных гибридов на основе межсортовых скрещиваний

Поэтому для сокращения сроков работы этот метод может быть использован в форме однократного отбора: этапы скрещивания линий друг с другом и последующих отборов, проводимых для увеличения количества рекомбинаций, могут быть исключены. Метод особенно перспективен в работе с кукурузой и другими зерновыми культурами, у которых проблема практического использования гетерозиса в основном решена. Данный вариант селекции в отличие от долгосрочных программ стандартного метода реципрокного рекуррентного отбора может рассматриваться как краткосрочный способ улучшения урожая и других признаков гибридов. Целесообразно применение его и в первичных звеньях семеноводства межлинейных гибридов кукурузы, если компоненты скрещивания обладают еще достаточной генетической изменчивостью. По высказанному нами ранее предположению, если происходит улучшение урожая самих популяций (*per se*) при данном методе, то, вероятно, за счет накопления в основном благоприятных доминантных факторов, в то время как повышение гетерозиса у межпопуляционных гибридов  $C1 \times C1$ ,  $C2 \times C2$  ...  $C_n \times C_n$ , в нашем случае двойных  $(A1 \times A2) \times (B1 \times B2)$  или простых гибридов  $A \times B$ , вызывается, по-видимому, эффектом сверхдоминирования. Самым оптимальным вариантом была бы схема реципрокной рекуррентной селекции, позволяющая одновременно улучшать как межпопуляционные гибриды, так и сами включенные в селекцию популяции (*per se*). Теоретически к такому варианту в наибольшей степени относится реципрокный рекуррентный сибсовый отбор, рассчитанный, как мы уже отмечали, на одновременное улучшение самих селектируемых популяций и межпопуляционных гибридов. Однако анализ многочисленных исследований показывает, что при стандартном методе реципрокного рекуррентного отбора происходит главным образом улучшение межпопуляционных гибридов, но не самих включенных популяций.

Экспериментальная проверка эффективности предложенного нами метода реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов на основе межсортных скрещиваний была проведена в модельном опыте на кукурузе. На первом этапе исследований была выделена межсортная комбинация, Глория Янецкого  $\times$  ВИР 1094 (гибрид Минский 1), показавшая превышение (10%) над лучшей родительской формой и хороший результат при конкурсном и государственном испытаниях. На обоих родительских сортах были получены инбредные линии (S3–S4), которые в дальнейшем и использовались в нашей программе селекции.

Исходный сорт Глория Янецкого и линии, выделенные из него, обозначены буквой А, сорт ВИР 1094 и его линии – В. Для изучения КС инбредные линии скрещивали с тестерами по реципрокной схеме: линии А – с сортом-тестером В, линии В – с сортом-тестером А. Для сокращения затрат и труда при проведении запланированных скрещиваний использовались изолированные участки: на одном высевали линии А, отцовской формой служил сорт В, на другом – линии В, отцовской формой служил сорт А. Перед цветением метелки с материнских растений удаляли.

Полевые опыты по изучению потомства двух групп топкроссов, а также простых гибридов  $(A1 \times A2)$  и  $(B1 \times B2)$  от сестринских скрещиваний и двойных

межлинейных ( $A1 \times A2$ )  $\times$  ( $B1 \times B2$ ), созданных по разработанной схеме, а также других типов гибридов, использованных в данном исследовании, проводились в блоках с рандомизированным размещением делянок в течение нескольких лет в различных климатических зонах [3, 4].

#### **4.2.1. Результаты первого цикла реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний**

**Оценка комбинационной способности и выделение лучших линий.** Наиболее сложной проблемой рекуррентного отбора, как и в селекции в целом, является измеримость генетической ценности признака и в связи с этим определение и выделение лучших генотипов по их фенотипическому выражению. Признаки с высокой наследуемостью, такие, как содержание масла в зерне кукурузы, устойчивость к некоторым болезням и вредным насекомым и др., измеряются непосредственно у отобранных растений с достаточной степенью точности и улучшаются двумя-тремя циклами отбора.

Свойство комбинационной способности линий, оцениваемое в тестовых (или топкроссных) гибридах, зависит от правильности измерения уровня продуктивности последних, что требует изучения их в широких условиях выращивания. Хорошо известно, что основной трудностью при оценке комбинационной способности селектируемого материала является неконтролируемое влияние условий среды на проявление полимерных генов и таким образом существенность взаимодействия генотип  $\times$  среда. Поэтому решающую роль в эффективности нашей программы селекции кроме принципа предварительных межсортовых скрещиваний играет точность оценки комбинационной способности линий в топкроссах. Следует отметить, что топкросс в системе реципрокного рекуррентного отбора имеет свою отличительную особенность, которая состоит в том, что с его помощью здесь оценивается не только ОКС, как обычно, но в некоторой мере и СКС селектируемого материала. Вероятно, характер генных взаимодействий, определяющих продуктивность этих топкроссных комбинаций, в какой-то степени аналогичен тому, что обуславливает гетерозис и у межлинейных гибридов ( $A1 \times A2$ )  $\times$  ( $B1 \times B2$ ) или  $A \times B$ , полученных при помощи данного метода. По результатам двухлетних испытаний в двух пунктах топкроссные комбинации с участием лучших линий достоверно (до 22,0%) превосходили по продуктивности исходный межсортовой гибрид Минский 1 [3, 4, 54, 55, 57, 58]. Таким образом, метод топкросса как одно из главных звеньев этой программы оказался эффективным способом для оценки и отбора лучших по комбинационной способности линий кукурузы из обоих родительских сортов А и В, он позволил надежно дифференцировать линии по КС.

**Генетическая изменчивость исходных популяций.** Так как наша модификация рекуррентного отбора предполагает оценку линий как на ОКС, так и СКС, т. е. позволяет одновременно использовать аддитивные и неаддитивные генетические эффекты, интересно было выяснить удельное влияние их на проявление

продуктивности исходных популяций. Методом диаллельных скрещиваний случайно выбранных линий из популяции А и В и последующим анализом ОКС и СКС была показана преобладающая доля аддитивных эффектов в генетической вариации исходного материала [3, 4].

Важным было изучение другого аспекта этого вопроса, а именно, насколько генетическая вариация, обусловленная аддитивными эффектами, используется в нашей модификации рекуррентной селекции и на каком этапе она имеет наибольшее значение. В ходе исследований было показано преобладание аддитивных эффектов в контроле продуктивности гибридов от скрещивания сестринских линий  $A1 \times A2$  и  $B1 \times B2$  [3]. Поскольку синтетические популяции после каждого цикла отбора состоят из таких гибридов, то в улучшении их большое значение имеет дополнительная оценка линий в сестринских скрещиваниях  $A1 \times A2$ . В течение двух лет в разных экологических условиях определялась продуктивность гибридов  $A1 \times A2$ ,  $B1 \times B2$  от скрещивания лучших сестринских линий I цикла. Суммарный экономический эффект при выращивании межлинейных гибридов зависит не только от степени их гетерозиса, но и от продуктивности родительских компонентов. Показано, что отдельные гибриды  $A1 \times A2$ ,  $B1 \times B2$  были продуктивнее исходных сортов. Среди них выделены высокоурожайные компоненты для включения в создаваемые двойные межлинейные гибриды. Однако в среднем гибриды  $A1 \times A2$ ,  $B1 \times B2$  и синтетические популяции, включающие эти гибриды, находились на уровне исходных сортов, что свидетельствует об отсутствии улучшения самих популяций после первого цикла реципрокного рекуррентного отбора на основе межсортовых скрещиваний [3]. Наши данные согласуются с результатами многочисленных работ по экспериментальной проверке методов реципрокного рекуррентного отбора.

Можно предположить, что скрещивание линий с тестером (при получении топкроссов) в ходе реципрокного рекуррентного отбора заметно затушевывает внутрипопуляционную изменчивость, и поэтому она не может быть использована в полной мере для улучшения самих популяций. Это было подтверждено результатами сравнительного изучения изменчивости неселектированных инбредных линий (до проведения отбора) и топкроссов с участием этих линий: фенотипическая изменчивость по изучаемым признакам среди линий была большей, чем среди потомства топкроссов с включением данных линий [53].

В плане обсуждения этого вопроса интересно сравнить системы рекуррентного отбора, основанного на оценке тестовых гибридов и самих линий (S1). Из данных некоторых авторов следует, что при селекции, построенной на оценке линий S1, в большей степени используется аддитивная генетическая вариация, вследствие чего этот метод более эффективен в повышении продуктивности популяций, чем селекция с использованием тестера [59–62]. Более того, оценка по потомству самих линий (S1) при улучшении отдельных популяций может быть экономически более выгодной, так как сокращается время, необходимое для получения тестовых гибридов.

Оценку эффективности первого цикла отбора нашей программы проводили путем сравнения продуктивности двойных межлинейных гибридов ( $A1 \times A2$ ) ×

(B1 × B2) с исходным межсортовым. По данным испытания лучшие двойные межлинейные гибриды в среднем превышали исходный межсортовой гибрид до 19,7%. Средний урожай зерна (при 14% влажности) отдельных гибридов достигал 70 ц/га, в то время как у исходного межсортового этот показатель был 59,0 ц/га (табл. 4.1). Полученные данные подтверждают теоретически предполагавшуюся высокую эффективность разрабатываемой программы и показывают возможность использования ее в форме однократного отбора [3, 4].

Результативность нашей программы оценивалась также средней прибавкой урожая на межпопуляционном уровне на цикл отбора, которая в наших исследованиях составила 3,96 ц/га (или 7, 44%) по отношению к межсортовому гибриду. В работе J. M. Martin, A. R. Hallauer [12] приводятся сводные данные нескольких программ реципрокной рекуррентной селекции, где средний сдвиг урожая на межпопуляционном уровне варьирует от 3,0 до 7,0% на цикл. В ранее опубликованной нами работе обсуждаются возможные причины и генетические аспекты разной величины ответов на отбор по таким программам селекции [3]. Метод реципрокной селекции межлинейных гибридов на основе межсортовых скрещиваний не только дает возможность выбора растений с высокой комбинационной способностью, но и приводит к генетической разнородности селективируемых популяций, иными словами, к их генетической дивергенции, результатом которой является высокая гетерозиготность межпопуляционных гибридов. Однако последняя вызывается не выбором индивидуумов с высокой комбинационной способностью, но в значительной степени реципрокностью схемы испытания, в результате чего в каждой из включенных популяций накапливаются функционально различающиеся аллели, соединение которых дает эффект сверхдоминирования.

**Таблица 4.1. Эффективность первого цикла отбора модификации реципрокной рекуррентной селекции у кукурузы: продуктивность лучших двойных межлинейных гибридов, созданных на основе межсортового гибрида Минский 1**

Комбинация скрещивания	Минская обл.		Воронежская обл.				Среднее		
	1966 г.		1966 г.		1967 г.		кг/дел	% к Мин-скому	ц/га
	кг/дел	% к Мин-скому	кг/дел	% к Мин-скому	кг/дел	% к Мин-скому			
(215/6 × 229/20) × (260/20 × 260/11)	2,88*	129,1	2,97*	114,2	3,44	117,0	3,10	119,7	70,0
(256/5 × 260/11) × (228/4 × 215/4)	2,90*	130,1	2,83	108,8	3,48	118,4	3,07	118,5	70,0
(215/6 × 229/20) × (243/14 × 260/11)	2,29	102,7	3,04*	116,9	3,60	122,4	2,98	115,1	69,0
(243/14 × 260/20) × (228/1 × 210)	2,67*	119,7	3,00*	115,4	3,33	113,3	3,00	115,8	68,0
(210 × 228) × (256/5 × 260/11)	2,76*	123,8	3,00*	115,4	3,28	111,6	3,01	116,2	67,5
(210 × 226/6) × (256/5 × 260/11)	2,21	99,1	2,92*	112,3	3,49	118,7	2,87	110,8	66,7
(228/1 × 210) × (260/20 × 260/11)	2,90*	130,1	2,79	107,8	3,05	103,7	2,91	112,4	64,5
Минский 1 (межсортовой гибрид)	2,23	100,0	2,60	100,0	2,94	100,0	2,59	100,0	59,0
	D = 0, 39		D = 0, 28						

#### **4.2.2. Эффективность второго цикла отбора реципрокной рекуррентной селекции на основе межсортовых скрещиваний**

II цикл отбора по данной программе был проведен Л. М. Полонецкой [63]. В исследование включались синтетические популяции кукурузы, полученные в ходе первого цикла отбора. Синтетическая популяция 1 (AC1) составлялась из простых гибридов  $A1 \times A2$ , а синтетическая популяция 2 (BC1) – из  $B1 \times B2$ . Эти синтетические популяции послужили исходным материалом для проведения второго цикла: закладывались линии с одновременным скрещиванием их с соответствующими тестерами по реципрокной схеме, как и в I цикле. В процессе испытания полученного таким образом потомства топкроссов были выделены лучшие по комбинационной способности линии II цикла, которые затем объединялись в межпопуляционные простые по схеме  $A \times B$ . На первом этапе исследований эффективность II цикла оценивали путем сравнения топкроссных комбинаций с участием лучших линий I и II циклов. Сравнимые гибриды выращивались в одном и том же опыте. Кроме того, сопоставлялись по продуктивности межлинейные гибриды, полученные на межпопуляционном уровне после I и II циклов отбора. Для выяснения изменения соотношения вариантов ОКС и КС у линий II цикла по сравнению с линиями I цикла были осуществлены четыре схемы диаллельных скрещиваний внутри двух групп линий, полученных от родительских сортов А и В. При обработке данных использовали четвертый метод оценки КС [64]. Эффективность II цикла отбора оценивалась по продуктивности межлинейных гибридов, полученных после проведения I цикла, в сравнении с такими гибридами от скрещивания лучших линий II цикла. Оказалось, что лучшие гибриды II цикла в среднем на 14, 0% выше по продуктивности самых урожайных гибридов I цикла. Это свидетельствует об эффективности дополнительного отбора. Следует указать, что полученный сдвиг в продуктивности гибридов обусловлен улучшением комбинационной способности линий II цикла. Для фиксации изменений КС в процессе отбора сопоставили продуктивность топкроссных комбинаций с включением лучших линий I и II циклов. Было показано, что средний урожай топкроссов с участием восьми выделенных линий I цикла от сорта Глории Янецкого равен 4,71 кг/дел, в то время как средний урожай от скрещивания восьми лучших линий II цикла составил 4,89 кг/дел (соответственно 112,1 и 116,4% относительно межсортового гибрида Минский 1). Сходные результаты получены и при анализе КС линий I и II циклов от сорта ВИР 1094 [56, 58, 63].

Показано также повышение продуктивности самих линий II цикла по сравнению с линиями I цикла: у линий от Глории Янецкого это превосходство составило 36,0%, а от сорта ВИР 1094 – 16,0%. Этот результат является, по-видимому, следствием, с одной стороны, снятия остаточной инбридинговой депрессии, а с другой – эффектом отбора лучших генотипов по КС.

В ходе исследований выяснилась необходимость более глубокой разработки таких вопросов, как оценка потенциальных возможностей исходных популяций,



динамика генетической изменчивости и ее компонентов в процессе отбора, относительная роль разных типов генных взаимодействий в определении продуктивности на разных этапах программ рекуррентного отбора.

Известно, что непременным условием эффективности рекуррентного отбора является достаточный резерв генетической изменчивости в селектируемых популяциях, необходимый уровень которой должен поддерживаться на протяжении всех циклов отбора. Основное значение при этом имеет компонент вариации, обусловленный аддитивными генными эффектами. Анализ вариантов ОКС и СКС в нашем исследовании показал, что у исходных популяций (I цикл) преобладали аддитивные эффекты, у популяций же II цикла наблюдалось уменьшение этих эффектов [63].

Таким образом, экспериментальная проверка показала высокую эффективность реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний в создании гетерозисных гибридов, существенно превосходивших по продуктивности исходную межсортовую комбинацию.

Позже эта программа селекции была испытана на самоопыляющейся культуре томата [65, 66], где оказалась эффективной в повышении продуктивности межлинейных гибридов томата. В процессе исследований была выявлена внутрисортовая генетическая изменчивость по комбинационной способности у исходных сортов – компонентов скрещивания межсортового гибрида томата. Это позволило при выполнении программы рекуррентной селекции выделить лучшие по комбинационной способности линии томата из обоих родительских сортов межсортового гибрида. Лучшие межлинейные гибриды, полученные при скрещивании линий I цикла, выделенных по комбинационной способности в топкроссах, превзошли исходный межсортовой гибрид по раннему урожаю плодов на 37,8–67,4%, а по общему урожаю – на 8,7–19,6%.

Таким образом, при наличии генетической изменчивости в популяциях преимущественно самоопыляющихся растений можно надеяться повысить уровень гетерозиса путем отбора лучших по комбинационной способности линий и создания высокоурожайных межлинейных гибридов. Вопрос о генетической изменчивости в популяциях автогамных растений очень важен для правильного выбора селекционной стратегии при улучшении популяций.

За истекший период применения различных форм рекуррентного отбора (на протяжении более 50 лет) получены положительные данные о его результативности в повышении продуктивности популяций, гибридов и инбредных линий, в основном перекрестноопыляющихся растений. Если в некоторых случаях и не было получено ощутимой прибавки в урожайности, исследователи все же оптимистично расценивают перспективы рекуррентной селекции и объясняют причины отдельных неудач либо недостаточной генетической изменчивостью селектируемых популяций, либо неточностями методического характера.

Важным фактором эффективности любой селекционной программы является также объем затрат труда и времени на ее осуществление. В этом смысле наша модификация реципрокного рекуррентного отбора заслуживает внимания, ибо достаточно весомых положительных результатов удалось достигнуть уже в ходе I цикла отбора.

### 4.3. Рекуррентный отбор в улучшении популяций

Как уже отмечалось, разные типы рекуррентного отбора на комбинационную способность относятся к методам улучшения самих популяций и их гибридизационной ценности, в то время как простой рекуррентный отбор является методом улучшения самих популяций. Он эффективен главным образом на признаки с высокой наследуемостью, однако может быть эффективным и в улучшении продуктивности растений. Этот метод получил свое развитие на основе массового отбора, который представляет собой древнейший метод селекции. В наиболее простой форме метод массового отбора заключается в выборе по фенотипу желательных растений, семена которых затем объединяются и высеваются для образования следующего поколения. При таком методе не проводится оценка отбираемых растений по потомству. Преимущество этого метода заключается в том, что отбор можно проводить ежегодно в каждом поколении. Простой рекуррентный отбор является усовершенствованной формой массовой селекции. В данном случае, как правило, проводится оценка отбираемых растений по потомству, т. е. совмещаются элементы массового и индивидуального отборов. Большую роль рекуррентный отбор играет в улучшении качественных признаков. Как классический пример можно привести результаты, полученные G. P. Sprague, B. Brimhall [67, 68]. Ими изучалась сравнительная эффективность простого рекуррентного отбора и стандартного метода инбридинга и отбора в повышении содержания масла в зерне кукурузы. В результате двух циклов рекуррентного отбора среднее содержание масла повысилось от 7,8 до 10,5%. В серии же опытов с инбридингом и отбором (5 поколений) этот сдвиг оказался незначительным (7,0–7,8%). Оригинальную схему простого рекуррентного отбора разработал и применил В. С. Пустовойт в селекции высокомасличных сортов подсолнечника. Он использовал питомник так называемого направленного переопыления, где выращивались и свободно скрещивались отобранные по масличности и устойчивости к болезням растения. Данной методикой не предусматривалось применение инбридинга, но циклы отбора лучших генотипов повторялись не только в селекционной работе по выведению сорта, а и в дальнейшей семеноводческой программе с уже созданным сортом. Выделение лучших генотипов осуществлялось на основе индивидуальной оценки потомства. Таким образом, согласно этому плану, улучшение подсолнечника шло по двум руслам. С одной стороны – это создание новых сортов, значительно отличающихся от существующих, с другой – это семеноводство, сопровождаемое непрерывным отбором. В процессе только улучшающего семеноводства сбор масла с гектара увеличивался на 20–51% [69–71]. Некоторые исследователи использовали рекуррентный отбор для повышения устойчивости растений к болезням. В Краснодарском НИИСХ им. П. П. Лукьяненко в свое время были созданы две устойчивые к стеблевой гнили популяции кукурузы, дальнейшее улучшение которых проводилось с помощью рекуррентной селекции на высоком фоне естественной инфекции [72]. Анализ состояния исследований и практических результатов по использованию рекуррентного отбора в селекции растений показывает, что с наибольшей эффективностью эта программа

может быть применена при условии значительной гетерогенности селективируемого материала, высокого коэффициента его размножения, возможности осуществления контролируемого опыления. Изучение внутрисортной изменчивости по хозяйственно важным признакам имеет огромное практическое значение как основа эффективного отбора и является резервом для улучшения сельскохозяйственных культур, в частности самоопыляющихся. Нами в программу рекуррентного отбора были включены две популяции ярового гексаплоидного тритикале с целью проверки реакции тритикале на отбор. Культура тритикале относится к факультативным самоопылителям и по своим биологическим особенностям в значительной мере отвечает упомянутым выше условиям. Многочисленные исследования, посвященные генетике самоопыляющихся сортов сельскохозяйственных растений, выявили наличие у них внутрисортной изменчивости. Значительный уровень перекрестного опыления обнаружен у тритикале и, по данным некоторых авторов [73], в среднем составил 22,6% (варьируя от 0,7 до 60,8%). В исследованиях В. Пыльнева, О. Рижеевой, А. Кривенко [74] показано, что величина перекрестного опыления у тритикале зависит от экологических условий. Авторами выявлено до 17,3% спонтанных гибридов. Как было показано, величина перекрестного опыления у гексаплоидного тритикале может варьировать в значительной степени в зависимости от генотипа, места и года выращивания, а также от погодных условий. Из-за продолжающегося формообразовательного процесса даже небольшой процент перекрестного опыления при выращивании тритикале в течение значительного числа поколений может приводить к увеличению их генетической гетерогенности. Наиболее убедительным доказательством присутствия внутривидовой изменчивости является реакция популяций на отбор. Имеющаяся научная информация об улучшении популяций (*per se*) перекрестноопыляющихся растений свидетельствует о том, что достаточно эффективным и менее трудоемким методом рекуррентного отбора может быть вариант, основанный на оценке генотипов S2 по потомству. Теоретически при таком подходе к оценке селективируемого материала в наибольшей степени используется аддитивная генетическая вариация, вследствие чего достигается улучшение самих популяций.

Нами проводились исследования по экспериментальной проверке эффективности варианта рекуррентного отбора для улучшения яровых гексаплоидных тритикале. С этой целью в каждой популяции тритикале, Рознер и 6ТА 206, было заложено по 100 линий (при строгом самоопылении) для изучения внутривидовой изменчивости по признакам продуктивности. Дисперсионный анализ результатов изучения внутривидовой изменчивости, проведенный по данным испытания 200 линий S2, обнаружил достоверные генотипические различия между линиями по таким признакам, как число и масса 1000 зерен главного колоса, масса зерна одного растения. Наличие генотипических различий между отдельными растениями в исследуемых популяциях указало на возможность улучшения обоих сортов тритикале [75–77]. Для прогнозирования результатов отбора использовались также коэффициенты наследуемости. Оказалось, что самая высокая наследуемость характерна для признаков: число и масса

зерен главного колоса; масса зерен одного растения. Данные об относительной величине ожидаемого генетического улучшения, вычисленной на основе оценок наследуемости, дали возможность определить признаки, отбор по которым мог быть эффективным [75–77].

В результате испытаний по потомству S2 растений из каждой популяции было выделено по 10 генотипов, достоверно превосходящих исходные формы. Программа рекуррентного отбора, примененная в нашем исследовании, предполагает создание новых синтетических популяций тритикале после каждого цикла отбора. Это достигается путем скрещивания лучших по определенным признакам генотипов, отобранных из исходных популяций во всевозможных комбинациях, и последующего смешивания полученных гибридных семян. Данный этап программы предполагал разработку приемов, обеспечивающих максимальную степень переопыления выделенных линий. В смысле обеспечения полноты скрещиваемости наиболее отвечают поставленной задаче диаллельная гибридизация с ручной кастрацией колосьев материнских растений. Однако этот процесс трудоемок, поэтому для индуцирования мужской стерильности у материнского компонента применялся метод поликросса с использованием химического гаметоцида. Исходя из того что степень перекрестного опыления линий – компонентов синтетических популяций в значительной степени определяет уровень их генетической изменчивости, а следовательно, и эффективность II цикла отбора, нами изучались три варианта создания синтетиков: свободное переопыление линий, диаллельные скрещивания и поликросс с применением этрела. В дальнейшем формировались популяции-синтетики путем объединения равных количеств семян от каждой комбинации скрещивания. Эффективность вариантов оценивалась в модельном опыте по продуктивности соответствующих синтетиков в сравнении с исходными популяциями сортов образцов 6ТА 206 и Рознер.

В целом все синтетики, независимо от способа получения, превосходили по массе зерна растения исходные популяции на протяжении четырех изученных поколений (табл. 4.2). Результаты этих опытов свидетельствуют о наличии генетической изменчивости у исследуемых образцов тритикале, обусловленной в основном аддитивными эффектами генов, о точности оценки и выделения лучших генотипов S2, что в конечном счете определило эффективность программы рекуррентного отбора, основанной на оценке потомства генотипов S2. Конечно, эти данные нужно воспринимать с учетом того, насколько популяции, включаемые в такие программы, генетически гетерогенны. Полученные результаты подтверждают основную идею рекуррентного отбора, основанного на оценке потомства S2, о возможности улучшения самих популяций (*per se*), что, естественно, учитывается при проведении селекционно-семеноводческой работы с этой культурой. Использование имеющегося резерва генетической изменчивости генофонда тритикале может быть дополнительным источником повышения продуктивности.

В исследованиях других авторов [78, 79] была также установлена результативность одного цикла рекуррентного отбора в увеличении урожайности районированных сортов озимой мягкой пшеницы *T. aestivum*, Беризина и Надзея. Основой полученного улучшения в данном случае явилась внутрисортная изменчивость, обнаруженная по многим параметрам растений пшеницы.

В исследованиях Л. И. Куделко и др. [80] показана реакция на отбор у мягкой яровой пшеницы *T. aestivum*. В качестве исходного материала послужили дисомные образцы пшеницы, выделенные из потомства разных моносомных линий сорта Опал. Среди этих линий была обнаружена генетическая изменчивость, которая послужила основанием для экспериментальной проверки реакции данного материала на отбор. Прямой отбор проводился по нескольким признакам, и, как выяснилось в ходе исследований, наиболее эффективным он оказался по массе зерна и числу зерен главного колоса, при котором наблюдалось значительное превышение их (30,6 и 12,2% соответственно) над контролем. Отбор оказал также положительное влияние на некоторые признаки, коррелирующие с основными.

**Таблица 4.2. Влияние отбора у тритикале: продуктивность полученных синтетиков в сравнении с исходными популяциями**

Материал	Поклоение	Синтетики, полученные на основе:	
		6ТА 206	Рознера
		средний показатель массы зерна растения, г	
I	F 1	$4,64 \pm 0,16$	$2,77 \pm 0,09$
II		$6,44 \pm 0,26^*$	$4,01 \pm 0,12^*$
III		$6,61 \pm 0,20^*$	$3,09 \pm 0,12^*$
Исходная популяция	F 2	$4,68 \pm 0,21$	$2,64 \pm 0,08$
I		$5,96 \pm 0,19^*$	$5,26 \pm 0,24^*$
II		$7,38 \pm 0,30^*$	$6,24 \pm 0,22^*$
III	F 3	$7,23 \pm 0,34^*$	$6,07 \pm 0,27^*$
Исходная популяция		$4,83 \pm 0,20$	$3,74 \pm 0,16$
I		$6,21 \pm 0,27^*$	$4,70 \pm 0,18^*$
II	F 4	$7,10 \pm 0,37^*$	$5,86 \pm 0,17^*$
III		$7,43 \pm 0,34^*$	$5,53 \pm 0,20^*$
Исходная популяция		$5,00 \pm 0,22$	$3,98 \pm 0,14$
I	F 4	$4,90 \pm 0,17^*$	$3,11 \pm 0,12^*$
II		$6,13 \pm 0,18^*$	$3,72 \pm 0,12^*$
III		$5,33 \pm 0,18^*$	$3,14 \pm 0,13^*$
Исходная популяция		$4,21 \pm 0,14$	$2,67 \pm 0,11$

\* $P < 0,01$ .

Примечание. Синтетики, полученные методом: I – поликросса с применением этрела; II – свободного опыления; III – диаллельных скрещиваний.

Эффективность массового и отбора по потомству семей S1 показана у льна-долгунца [81, 82]. В течение многолетних исследований (1993–2000 гг.) изучена отзывчивость сортов льна-долгунца (Baltuchai, Л-41, Лазер, Леорковский) на массовый отбор. Предварительно был изучен генетический контроль некоторых признаков с целью определения характера их изменчивости. В результате было установлено, что признак «техническая длина» стебля у данных сортов определяется в основном аддитивными эффектами генов. Отзывчивость на массовый

отбор по этому признаку отмечена у всех изученных генотипов льна-долгунца. Наиболее эффективным отбор оказался у сорта **Baltuchai: улучшенный сорт** превышал исходный ( $C1 > C0$ ) по технической длине стебля на 18,6%. Этими авторами выявлен вклад доминантных и рецессивных генов в проявление признака высота растения у льна-долгунца. Улучшенный сорт Леорковский превышал по этому признаку исходный на 15% после одного цикла отбора, основанного на оценке семей S1. Таким образом, полученные к настоящему времени экспериментальные данные по использованию рекуррентного отбора у преимущественно самоопыляющихся растений с целью внутривидовой их улучшения согласуются с теоретическими представлениями о значительной роли в данном случае аддитивных генных эффектов.

#### **4.4. Условия применения рекуррентного отбора и ограничения, налагаемые разными факторами**

Несмотря на кажущуюся простоту схематического построения рекуррентного отбора, при реальном осуществлении его программ имеются определенные трудности. Знание условий наиболее эффективного применения обсуждаемого метода, а также факторов, ограничивающих его, позволяет более корректно ставить задачи и определять возможности его в улучшении растений.

Первое условие, определяющее эффективность рекуррентного отбора, – наличие генетической изменчивости в исходном материале и поддержание ее на высоком уровне в течение всех циклов отбора.

Наличие генетической изменчивости по комбинационной способности среди селекционируемых линий кукурузы, а также по признакам продуктивности в исходных популяциях гексаплоидных тритикале обусловило в наших исследованиях эффективность разрабатываемых модификаций рекуррентного отбора [4, 53, 56, 58].

Разработка теоретических основ рекуррентного отбора имеет ключевое значение для повышения его эффективности и использования генетической изменчивости, представляющей значительный резерв улучшения. Об огромном практическом значении рекуррентного отбора свидетельствует блестящий опыт академика В. С. Пустовойта, который в свое время разработал и эффективно применил оригинальную схему этого метода в селекции и семеноводстве подсолнечника. Рекуррентный отбор, являющийся шагом вперед в селекции растений, лишен недостатков индивидуального отбора, при котором родоначальником будущего сорта становится, как правило, один биотип. Это приводит к излишней однородности сортов, что имеет неблагоприятные последствия, выражающиеся иногда в низкой устойчивости к болезням, вредным насекомым и другим факторам.

Несомненно, что цели и задачи интенсивной селекции в полной мере относятся и к программам рекуррентного отбора. Поэтому потребности селекционной практики являются основным определяющим фактором наиболее рационального его использования. По данным М. И. Хаджинова и др. [83–85], этот тип отбора, позволяющий направленно концентрировать гены-модификаторы, подавляющие вредное действие рецессивной мутации опейк-2, является наиболее приемлемым методом повышения продуктивности высоколизиновой кукурузы.



Различные модификации рекуррентного отбора были успешно применены на разных этапах селекционных программ у кукурузы с целью улучшения исходного материала и создания новых самоопыленных линий с высокой комбинационной способностью и рядом других хозяйственно ценных признаков [86–90].

Можно привести примеры, показывающие ограничения в использовании рекуррентного отбора, налагаемые характером генного контроля признака. Например, у кормового люпина ценность представляют безалкалоидные формы. Образование алкалоидов определяется комплементарным действием генов, включающим предположительно два локуса, т. е. для завершения биосинтеза необходимо присутствие активных аллелей A1, B1, которые кодируют активность ферментов разных этапов биосинтеза алкалоидов. Отсутствие одного из этих аллелей (блокируется одно из звеньев) приводит к образованию безалкалоидной формы люпина. Однако скрещивание двух разных безалкалоидных форм (с блокированием разных звеньев биосинтеза) приводит к восстановлению алкалоидности. При преимущественном самоопылении люпина возможно поддержание безалкалоидных форм. Рекуррентный отбор на повышение безалкалоидности окажется в данном случае не только бесполезной, но и вредной процедурой, так как рекомбинация наследственных факторов может привести к нежелательному эффекту, восстановлению алкалоидности. Такой же отрицательный результат может быть получен при селекции на укорачивание стебля растения. Если высота определяется комплементарным действием генов, то карликовость – отсутствием одного из них. Таким образом, если комплементарное взаимодействие генов приводит к нежелательному выражению признака, как это имеет место у кормового люпина (восстановление алкалоидности), использование рекуррентного отбора проблематично.

Серьезной помехой в повышении эффективности рекуррентного отбора является сцепленность генов, понижающая возможность их рекомбинации. По существу, происходит рекомбинация не генов, а главным образом хромосом (групп сцепления). Для разрыва групп сцепления и увеличения числа благоприятных рекомбинаций предлагается перед началом каждого следующего цикла отбора увеличить число поколений свободных скрещиваний [91].

Одно из главных условий эффективности рекуррентного отбора – простота проведения контролируемого опыления при проведении самоопыления и оценке лучших генотипов, с одной стороны, и их рекомбинации, с другой. У некоторых перекрестноопыляющихся растений трудности возникают на первой стадии, в то время как у самоопыляющихся – на второй.

У кукурузы, как известно, для выделения и оценки генотипов применяется инбридинг и топкросс. Проведение контролируемых скрещиваний в данном случае не представляет трудностей. Речь может идти лишь об упрощении методических приемов, сокращающих ручной труд. Так, применение в наших исследованиях изолированных участков для получения топкроссов для последующей оценки линий кукурузы на комбинационную способность значительно упростило проведение контролируемых скрещиваний по сравнению со стандартным методом реципрокной рекуррентной селекции. Кроме того, при таком варианте ис-

ключается ошибка в оценке комбинационной способности линий, привносимая вынужденным ограничением выборки растений тестера, когда он используется как материнская форма [54, 55].

Для фиксации и выделения лучших генотипов гексаплоидных тритикале было применено строгое самоопыление и оценка линий по потомству [4]. При данном методе оценки селективируемого материала в большей степени используется генетическая вариация, обусловленная аддитивными генными эффектами, что весьма важно при улучшении самих популяций (*per se*).

При осуществлении контролируемых скрещиваний важным вопросом является опыление: имеют значение количество и способ переноса пыльцы. У гексаплоидных тритикале значительная часть растений цветет открыто, образуется достаточное количество пыльцы. В связи с этим проведение перекрестного опыления не вызывает затруднения. Поэтому в наших исследованиях вопрос решался только в отношении индуцирования мужской стерильности у материнских растений при скрещивании лучших генотипов. Изучение для этой цели этрела показало, что наиболее эффективным вариантом обработки, обеспечивающим 100%-ную стерильность пыльцы, является опрыскивание растений 1,5%-ным водным раствором в начале фазы колошения. Таким образом, была найдена возможность использования этрела в системе рекуррентного отбора при создании синтетических популяций тритикале [4, 77].

Некоторыми исследователями обсуждалась возможность использования удвоенных гаплоидов кукурузы с целью повышения эффективности рекуррентного отбора [92–95]. По мнению S. Chase [92], применение удвоенных гаплоидов кукурузы при рекуррентной селекции может обеспечить более точную оценку гомозиготных линий и уменьшить возможность включения нежелательного материала. Сдвиг генной частоты в нужном направлении может произойти быстрее даже тогда, когда цикл отбора будет на один год длиннее, чем при классическом методе рекуррентной селекции. Прогнозируя ожидаемую прибавку урожая, B. Griffing [93] в модельной версии показал, что эффективность рекуррентного отбора с использованием удвоенных гаплоидов может быть в 6 раз выше, чем с включением обычных диплоидных популяций. T. M. Choo, L. W. Kannenberg [94] смоделировали массовый отбор 30-летней длительности на признаки при аддитивном наследовании и полном доминировании с включением удвоенных гаплоидов и обычных диплоидов. Эти модельные программы осуществлены при двух вариантах интенсивности отбора – 5 и 25%, при наследуемости признака – 0,2. Предположительный размер селективируемой популяции был постоянным – 400 растений. Признак, по которому проводился отбор, контролировался 20 основными и 20 малыми генами, частота их в исходных популяциях 0,5 и 0,1. Показано, что при использовании удвоенных гаплоидов ответ на отбор был в 1,4 раза выше, чем в популяции обычных диплоидов. Более высокая результативность обсуждаемой программы при включении удвоенных гаплоидов объясняется значительным (в два раза) увеличением аддитивной вариации и отсутствием вариации доминирования. Однако при этом, как подчеркнули авторы, возможна и заметная потеря желательных генов. В частности, у некоторых культур наблюдается низ-

кая частота выхода удвоенных гаплоидов, а это может вызвать уже на этом этапе значительную потерю ценных генов. G. F. Sprague, S. A. Eberhart [96] показали, что одна гомозиготная линия кукурузы посредством гаплоидии возникает с частотой 1 на 10 000 испытанных проростков. В сравнительно недавно опубликованной работе [95] представлены результаты, полученные с помощью теоретической модели, в которой сравниваются два варианта рекуррентного отбора на комбинационную способность у такой культуры, как кукуруза: а) с использованием удвоенных гаплоидов и б) диплоидных генотипов **S0, S1, S2**. Сопоставляется тесткроссное потомство при обоих методах. Оказалось, что самое значительное преимущество рекуррентный отбор с использованием удвоенных гаплоидов имеет при низкой наследуемости признака.

В. Ротаренко [97] приводит экспериментальные данные о выполнении программы рекуррентного отбора с использованием матроклиных гаплоидных растений кукурузы. Три цикла рекуррентного отбора оказались эффективными в улучшении зерновой продуктивности двух синтетических популяций кукурузы. Прибавка на цикл отбора у одной популяции составила 13,1%, а у другой – 12,04%. Автор считает, что эффективность гаплоидного рекуррентного отбора примерно в 3–4 раза выше используемых стандартных методов этого вида селекции. Поскольку у гаплоидов все гены находятся в гемизиготном состоянии, то проявляются только неаллельные взаимодействия. Поэтому автор полагает, что в основе достигнутого улучшения лежат неаллельные эффекты генов (аддитивные и эпистатические), отбор такого типа генов и приводит к существенному улучшению синтетических популяций. Таким образом, приведенные теоретические и экспериментальные данные свидетельствуют о некотором преимуществе использования удвоенных гаплоидов при рекуррентном отборе. Несомненно, такой подход в использовании гаплоидов представляет большой теоретический и практический интерес. По-видимому, более определенное заключение о преимуществе метода с использованием гаплоидов можно было бы сделать при его экспериментальном сравнении со стандартным методом рекуррентного отбора на одном и том же исходном материале. Однако уже сейчас использование удвоенных гаплоидов при рекуррентном отборе может быть эффективной процедурой, например, при выделении гомозиготных линий из улучшенных популяций.

Выбор метода рекуррентного отбора зависит также от наследуемости признака, по которому проводится отбор. Необходимо знать наследуемость признака, или генетическую обусловленность признака. Признаки с высокой наследуемостью можно значительно улучшить двумя-тремя циклами отбора. Важно также знать, насколько в процессе отбора могут изменяться признаки, коррелирующие с основным признаком, по которому проводится отбор.

В некоторых случаях выбор метода рекуррентного отбора зависит от поставленной цели. Если нужно улучшить сорт-популяцию с помощью рекуррентного отбора, важно иметь на ранних этапах селекции достаточную генетическую изменчивость как основу для результативного применения отбора. При достигнутом улучшении в последующих циклах можно применять отбор, ведущий к выровненности популяции с учетом всех коммерческих требований, предъявляемых сорту.

Уже сейчас можно с уверенностью сказать, что применение современных методов биотехнологии, в частности культуры *in vitro*, а также молекулярных методик приведет к усовершенствованию программ рекуррентного отбора и к выяснению многих теоретических аспектов данного метода селекции. Здесь можно ожидать фундаментальных изменений в наших представлениях о природе гетерозиса.

\* \* \*

Знание условий наиболее эффективного применения методов рекуррентного отбора, а также факторов, ограничивающих его, позволяет более корректно ставить задачи и определять возможности его в улучшении растений. Обоснованный нами этап предварительных межсортовых скрещиваний с целью определения комбинационной способности разных сортов и выделения наиболее гетерозисной родительской пары является существенным элементом разработанной модификации реципрокной рекуррентной селекции, обуславливающим ее высокую эффективность. Теоретический расчет давал основание ожидать значительный положительный результат уже после одного цикла отбора, что в дальнейшем подтвердилось экспериментальными данными.

Важным фактором эффективности любой селекционной программы является объем затрат труда и времени на ее осуществление. В этом смысле наша модификация реципрокного рекуррентного отбора заслуживает внимания с учетом того, что положительные результаты достигнуты уже после первого цикла. Поэтому для сокращения сроков работы она может быть использована в форме однократного отбора. Естественно, включение в селекцию более продуктивных, современных сортов, синтетиков или гибридных популяций, обеспечивающих высокий гетерозис при скрещивании, может дать большую прибавку урожая, чем полученную в нашем модельном опыте на кукурузе.

Экспериментально проверен метод рекуррентного отбора для повышения продуктивности тритикале: созданные синтетические популяции существенно превосходили исходные популяции по зерновой продуктивности растения. Полученные в данном случае положительные результаты, а также биологические особенности этой культуры (наличие значительной внутрипопуляционной изменчивости, достаточно высокий коэффициент размножения, возможность проведения контролируемых скрещиваний сравнительно простым способом) свидетельствуют о возможности использования анализируемого метода в селекционно-семеноводческой работе, что актуально для новой искусственно созданной зерновой культуры. В целом показана возможность использования метода рекуррентного отбора для улучшения колосовых видов растений.

Экспериментально показано, что модификация реципрокной селекции на основе межсортовых скрещиваний позволяет повышать в основном эффект гетерозиса гибридной кукурузы на межпопуляционном уровне, в то время как рекуррентный отбор, основанный на оценке потомства S<sub>2</sub> генотипов тритикале и других культур, является методом улучшения самих популяций (*per se*).

Наиболее серьезной проблемой при выполнении программ рекуррентного отбора является точное определение генетической ценности признака и в связи с этим поиск и выделение лучших генотипов по их фенотипическому выражению. От правильности решения этой проблемы в значительной степени зависит успех в повышении продуктивности и улучшении других свойств растений. В связи с этим большое значение имеет поиск тестов, тесно коррелирующих с продуктивностью. Эта работа ведется длительное время, однако пока она малорезультативна.

Немаловажную роль в эффективности нашей модификации реципрокной селекции кроме принципа предварительных межсортowych скрещиваний играет точность оценки комбинационной способности линий в топкроссах. Она зависит от правильного определения уровня продуктивности тестовых гибридов, что требует проведения испытания их в разных условиях. Повышение точности оценки комбинационной способности означает повышение эффективности рекуррентного отбора. Хорошо известно, что основной трудностью в этом случае является неконтролируемое влияние условий внешней среды на проявление полимерных генов и значительный вклад в определение количественных признаков взаимодействия генотип  $\times$  среда. Здесь уместно отметить, что исследования по генетике количественных признаков вместе со статистическими методами анализа оказали существенное влияние на развитие методологии селекции на гетерозис и явились удобным инструментом при сравнении эффективности разных методов селекции и разных способов оценки комбинационной способности инбредных линий кукурузы. Но как показали позднейшие исследования, применяемые методы количественной генетики не всегда отражают реальную картину динамики генетической изменчивости в селекционируемых популяциях. В этом плане большой научный интерес и практическую ценность представляет генетическая система QTL (Quantitative Trait Location), позволяющая изучать локализацию и вклад полимерных генов в развитие количественных признаков. Использование этой системы наряду с традиционными подходами к изучению явления гетерозиса даст новую информацию, которая может быть использована и в селекционной практике. Это может привести к повышению эффективности методов рекуррентного отбора путем увеличения прибавки урожая на единицу времени, так как таким образом можно сократить время на осуществление цикла отбора. В некоторых случаях эти оценки количественных признаков незначительно зависят от условий среды. Так, Stuber [36] картировал QTLs, влияющие на урожай зерна и некоторые другие признаки кукурузы, при разных комбинациях стрессовых и благоприятных условий. Показано, что даже тогда, когда урожай зерна при благоприятных условиях был в 10 раз выше, чем при стрессовых, данные по картированию QTL изменялись незначительно.

Убедительные доказательства, как было уже отмечено, преимущества рекуррентного отбора по сравнению со стандартным методом инбридинга и отбора приведены в опытах на кукурузе при селекции на повышение содержания масла в зерне, а также на комбинационную способность.

Критический анализ данных об эффективности разных программ рекуррентного отбора позволяет в настоящее время более корректно ставить вопрос, какая

программа наиболее приемлема и эффективна в том или ином случае. По имеющимся сведениям достаточно эффективной программой является реципрокная рекуррентная сибсовая селекция, которая в теоретическом плане рассчитана в большей степени использовать аддитивные генные эффекты, чем стандартный метод реципрокного рекуррентного отбора. При применении этого метода предусматривается, с одной стороны, оптимальное улучшение самих селектируемых популяций, а с другой, получение максимального гетерозисного эффекта у межпопуляционных гибридов.

Как показали экспериментальные результаты, перспективен рекуррентный отбор, основанный на оценке потомства линий S1, S2. Сравнение систем рекуррентного отбора, основанного на оценке тестовых гибридов и самих линий (*per se*), показало, что селекция, построенная на оценке линий S1 (*per se*), в некоторых случаях также или более эффективна в повышении урожайности популяций, чем селекция с использованием тестера [ 59–62, 87]. Более того, оценка по потомству самих линий при улучшении продуктивности отдельных популяций может быть экономически более выгодной, так как сокращается время, необходимое для получения тестовых гибридов с включением этих линий [53]. Полученные результаты дают основание сделать предположение, что при нашей модификации реципрокной селекции аддитивные генетические эффекты играют наибольшую роль в определении продуктивности сестринских гибридов (сибсов) кукурузы и в меньшей мере используются на этапе оценки линий на комбинационную способность в топкроссах. Некоторое значение могут иметь эти эффекты в контроле продуктивности создаваемых двойных или простых межлинейных гибридов на межпопуляционном уровне, так как в большинстве случаев наибольший эффект гетерозиса проявляется при объединении линий, выделившихся в топкроссах и в сестринских скрещиваниях.

При усовершенствовании рекуррентного отбора применительно к отдельным культурам определяющую роль играет удачный выбор варианта селекционной программы. Вариант рекуррентного отбора у тритикале, основанный на оценке потомства линий S2 и использующий аддитивные генетические эффекты, позволил значительно улучшить селектируемые популяции этой культуры.

Программы рекуррентного отбора по существу состоят из отдельных этапов, выполнение каждого из которых имеет определенное влияние на их эффективность в целом. Исключительное значение имеет правильный выбор исходного материала. Первое неперемное условие – наличие генетической изменчивости. Поэтому следует включать исходный материал преимущественно с высокой степенью гетерогенности и поддерживать ее в создаваемых с каждым новым циклом синтетических популяциях. При формировании синтетических популяций большую роль играет система воспроизведения. Для обеспечения перекрестного опыления в принципе могут быть использованы мужская стерильность ядерной и цитоплазматической природы, а также стерильность, индуцированная химическим путем. В некоторых случаях, вероятно, для этой цели могут использоваться явления самонесовместимости, избирательности оплодотворения, а также существующий полиморфизм по степени перекрестноопыляемости. Учиты-



вая наследственный характер последнего [98], вероятно, можно усилить степень выраженности этого признака в селекционируемых популяциях путем соответствующего отбора.

Необходимо также, чтобы вовлекаемый в рекуррентный отбор исходный материал обладал достаточно высокой репродуктивной способностью для обеспечения требуемых масштабов как размножения отбираемых генотипов, так и проведения испытания их на комбинационную способность и другие признаки. Рекуррентный отбор, основанный на принципах популяционной генетики и представляющий наиболее эффективный метод современной селекции, может быть усовершенствован применительно к отдельным культурам с учетом их биологических особенностей. Следует еще раз подчеркнуть, что важную роль в развитии рекуррентного отбора и повышении его эффективности сыграли достижения популяционной генетики, а также разработка генетико-статистических методов оценки параметров селекционируемого материала, в частности математических методов оценки комбинационной способности. Большое значение в выяснении эффективности и выборе наиболее оптимальных вариантов этого типа отбора для конкретных ситуаций имела разработка теоретических моделей, построенных на принципах популяционной и молекулярной генетики [48, 99].

## Литература

1. *Hallauer A. R.* Heterosis. What have we learned? What have we done? Where are we headed // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). Genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 483–492.
2. *Russell W. A.* Improvement of maize populations for sources of inbred lines // Agra. Res. Ser., USDA J. paper N J-7604 of the Iowa and Home Economic Exp. Sta., Ames, Iowa 50010 Project. – 1973. – N 1897. – P. 1–26.
3. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н. Периодический отбор в селекции растений. – Минск, 1976. – С. 144.
4. Каминская Л. Н. Рекуррентная селекция. – Минск, 1985. – С. 1–160.
5. *Lerner I. M.* Genetic homeostasis. – London, 1954.
6. Турбин Н. В. Гетерозис и генетический баланс // Гетерозис. – Минск, 1961. – С. 3–34.
7. Струнников В. А. Новая гипотеза гетерозиса, ее научное и практическое значение // Вестн. с.-х. наук. – 1983. – № 1. – С. 34.
8. Струнников В. А. Генетические основы гетерозиса и комбинационная способность у тутового шелкопряда // Генетика. – 1986. – Т. 23, № 2. – С. 229–243.
9. *Comstock R. E., Robinson H. F., Harvey P. H.* A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability // Agron. Jour. – 1949. – Vol. 41, N 8. – P. 360–367.
10. *Eberhart S. A., Debela S., Hallauer A. R.* Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize varieties and half-sib selection in BSSS // Crop Sci. – 1973. – Vol. 13, N 4. – P. 451–456.
11. *Smith O. S.* A model for evaluating progress from recurrent selection // Crop Sci. – 1979. – Vol. 19, N 2. – P. 224–226.
12. *Martin J. M., Hallauer A. R.* Seven cycles of reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations // Crop Sci. – 1980. – Vol. 20, N 5. – P. 599–603.
13. *Hallauer A. R.* Development of single-cross hybrids from two-eared maize populations // Crop Sci. – 1967. – Vol. 7. – P. 192–195.
14. *Hallauer A. R., Eberhart S. A.* Reciprocal full-sib selection // Crop Sci. – 1970. – Vol. 10. – P. 315–316.
15. *Jones L. P., Compton W. A., Gardner C. O.* Comparison of full and half reciprocal recurrent selection // Theor. and Appl. Genet. – 1971. – Vol. 41, N 1.

16. Eberhart S. A., Harrison M. N., Ogada F. A comprehensive breeding system // *Der Züchter*. – 1967. – Vol. 37. – P. 169–175.
17. Moll R. H., Stuber C. W. Comparison of response to alternative selection procedures initiated with two populations of maize (*Zea mays* L.) // *Crop Sci.* – 1971. – Vol. 11. – P. 706–711.
18. Russell W. A., Eberhart S. A. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent and testcross selection programs // *Crop Sci.* – 1975. – Vol. 15, N 1. – P. 1–4.
19. Comstock R. E. Inbred lines vs. the populations as testers in reciprocal recurrent selection // *Crop Sci.* – 1979. – Vol. 19, N 6. – P. 881–886.
20. Rademacher M. M., Hallauer A. R., Russell W. A. Comparative response of two reciprocal recurrent selection methods in BS 21, BS 22 maize populations // *Crop Sci.* – 1999. – Vol. 39. – P. 89–97.
21. Penny L. H., Eberhart S. A. Reciprocal full-sib selection // *Crop Sci.* – 1970. – Vol. 10. – P. 315–319.
22. Penny L. H., Eberhart S. A. Twenty years of reciprocal recurrent selection, with two synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.) // *Crop Sci.* – 1971. – Vol. 11. – P. 900–903.
23. Smith O. S. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1 and BSB maize populations // *Crop Sci.* – 1983. – Vol. 23, N 1. – P. 35–40.
24. Eyherabide G. H., Hallauer A. R. Reciprocal full-sib recurrent selection in maize: I. Direct and indirect responses // *Crop Sci.* – 1991. – Vol. 31. – P. 952–959.
25. Lamkey K. R. Fifty years of recurrent selection in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population // *Maydica*. – 1992. – Vol. 37. – P. 19–28.
26. Keeratinijakal V., Lamkey K. R. Genetic effects associated with reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations // *Crop Sci.* 1993. – Vol. 33. – P. 78–82.
27. Keeratinijakal V., Lamkey K. R. Responses to reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations // *Crop Sci.* – 1993a. – Vol. 33. – P. 73–77.
28. Labate J. A., Lamkey K. R., Lee M., Woodman W. L. Population genetics of increased hybrid performance between two maize populations under reciprocal recurrent selection // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 127–137.
29. Labate J. A., Lamkey K. R., Woodman W. L. Molecular genetic diversity after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations // *Crop Sci.* – 1997. – Vol. 37. – P. 416–423.
30. Coors J. G. Selection methodologies and heterosis // J. G. Coors and S. Pandey (eds). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 225–246.
31. Hallauer A. R., Russell W. A., Lamkey K. R. Corn breeding // In: G. F. Sprague, J. W. Dudley (eds). *Corn and corn improvement*. American Society of Agronomy. – Madison, 1988. – P. 463–564.
32. Souza Jr. C. L., Pinto R. M. C. Responses to a short-term reciprocal recurrent selection in maize // *Maydica*. – 2000. – Vol. 45. – P. 21–28.
33. Rezende G. D. S. P., Souza Jr. C. L. A reciprocal recurrent selection procedure outlined to integrate hybrid breeding program in maize // *Journal of Genetics and Breeding*. – 2000. – Vol. 54. – P. 57–66.
34. Santos M. F., Moro G. V., Aguir A. M., de Souza C. L. Responses to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations // *Genetics and Molecular Biology*. – 2005. – Vol. 28, N 4. – P. 781–788.
35. Hinz L. L., Kresovich S., Nason J. D., Lamkey K. R. Population genetic diversity in a maize reciprocal recurrent selection program // *Crop Sci.* – 2005. – Vol. 45. – P. 2435–2442.
36. Stuber C. W. Biochemistry, molecular biology, and physiology of heterosis // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. American Society of Agronomy Inc. – Madison. – 1999. – P. 173–183.
37. Messmer M. M., Melchinger A. E., Lee M., Woodman W. L., Lee E. A., Lamkey K. R. Genetic diversity among progenitors and elite line from the Iowa Stiff Stalk Synthetic (BSSS) maize population: comparison of allozyme and RFLP data // *Theor. Appl. Genet.* – 1991. – Vol. 83. – P. 97–107.
38. Melchinger A. E., Messmer M. M., Lee M., Woodman W. L., Lamkey K. R. Diversity and relationships among U. S. maize inbreds revealed by restriction fragment length polymorphisms // *Crop Sci.* – 1991. – Vol. 31. – P. 669–678.
39. Lee M. Towards understanding and manipulating heterosis in crop plant – Can molecular genetics and genome projects help? // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 185–194.

40. *Melchinger A. E.* Genetic diversity and heterosis // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). Genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 99–118.
41. *Peterson P. A.* Mechanisms contributing to genetic diversity in maize populations // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). Genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 149–162.
42. *Guzman P. S., Lamkey K. R.* Predicted gains from recurrent selection in the BS 11 maize population // *Maidica*. – 1999. – Vol. 44. – P. 93–99.
43. *Guzman P. S., Lamkey K. R.* Effective population size and genetic variability in the BS11 maize population // *Crop Sci.* – 2000. – Vol. 40. – P. 338–346.
44. *Pinto L. R., Vieira M. L. C., de Souza C. L., de Souza A. P.* Reciprocal recurrent selection effects on the genetic structure of tropical maize populations assessed at microsatellite loci // *Genetics and Molecular Biology*. – 2003. – Vol. 26, N 3. – P. 355–364.
45. *Pinto L. R., Vieira M. L. C., de Souza C. L., de Souza A. P.* Genetic diversity assessed by microsatellites in tropical populations submitted to a high intensity reciprocal recurrent selections // *Euphytica*. – 2003a. – Vol. 134. – P. 277–286.
46. *Melchinger A. E.* Use of RFLP markers for analyses of genetic relationships among breeding materials and prediction of hybrid performance // In: Buxton et al. (eds). International Crop Science 1, Crop Science Society of America. – Madison, WI. – 1993. – P. 621–628.
47. *Mumm R. H., Dudley J. W.* A classification of 148 U. S. maize inbreds: 1. Cluster analysis based on RFLPs // *Crop Sci.* – 1994. – Vol. 34. – P. 842–850.
48. *Moreno-Gonzalez J.* Molecular Markers and Heterosis // In: J. G. Coors and S. Pandey (eds). Genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy Inc. – Madison, 1999. – P. 257–268.
49. *Турбин Н. В.* Генетические основы гетерозиса // *Гетерозис: Теория и практика*. – Л., 1968. – С. 46–86.
50. *Фолкнер Д. С.* Введение в генетику количественных признаков. – М., 1985. – С. 1–486.
51. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н.* Гетерозис и рекуррентный отбор // *Гетерозис*. – Минск, 1982. – С. 39–62.
52. *Каминская Л. Н.* Разработка и экспериментальная проверка метода реципрокной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1968. – С. 1–20.
53. *Каминская Л. Н.* Изменчивость некоторых признаков линий кукурузы и их топкроссов // Пробл. эксперимент. генетики. – Минск, 1971. – С. 59–66.
54. *Турбин Н. В., Каминская Л. Н.* Реципрокная селекция на комбинационную способность инбредных линий кукурузы // *Генетика*. – 1969. – Т. 5, № 7. – С. 5–14.
55. *Турбин Н. В., Каминская Л. Н.* Метод реципрокной селекции межлинейных гибридов на основе межсортовых скрещиваний // *Методики генетико-селекционного и генетического экспериментов*. – Минск, 1973. – С. 3–10.
56. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н., Полонецкая Л. М.* Результаты второго цикла реципрокного периодического отбора у кукурузы на основе межсортовых скрещиваний // *Генетика*. – 1975. – Т. 2, № 8. – С. 5–11.
57. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н.* (Turbin V., Khotyleva L. V., Kaminskaya L. N.) Experimental testing and improvement of reciprocal selection method in lines crosses in maize // *Genetics*. – 1973. – Vol. 74, part 2. – P. 281.
58. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н., Полонецкая Л. М.* Повышение урожайности гибридов кукурузы методом реципрокной селекции на основе межсортовых скрещиваний // *С.-х. биология*. – 1975a. – № 3. – С. 348–353.
59. *Genter C. F., Alexander M. W.* Comparative performance of S1 progenies and testcrosses of corn // *Crop Sci.* – 1962. – Vol. 2. – P. 516–519.
60. *Genter C. F., Alexander M. W.* Development and selection of productive S2 inbred lines of corn (Zeal Mays L.) // *Crop Sci.* – 1966. – Vol. 6, N 4. – P. 429–432.
61. *Burton J. W., Penny L. H., Hallauer A. R. et al.* Evaluation of synthetic populations developed from a maize variety (BSE) by two methods of recurrent selection // *Crop Sci.* – 1971. – Vol. 11, N 3. – P. 361–365.

62. Horner E. S., Chapman W. H., Lautrec M. C. et al. Comparison of selection based on yield of topcross progenies and of S2 progenies in maize (*Zea mays* L.) // Crop Sic. – 1969. – Vol. 9. – P. 539–543.
63. Полонецкая Л. М. Эффективность второго цикла реципрокного периодического отбора у кукурузы на основе межсортовых скрещиваний: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1975. – С. 1–20.
64. Griffing B. I. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austr. Biol. Sci. – 1956. – Vol. 9, N 4. – P. 463–493.
65. Хотылева Л. В., Кильчевский А. В. Повышение продуктивности межсортовых гибридов томата путем реципрокного отбора линий на комбинационную способность // Докл. АН БССР. – 1981. – Т. 25, № 5. – С. 463–464.
66. Хотылева Л. В., Кильчевский А. В. Использование реципрокного периодического отбора в гетерозисной селекции томата // Генетика и селекция. – София, 1985. – Т. 18, № 3. – С. 211–216.
67. Sprague G. F., Brimhall B. Relative effectiveness of two systems of selection for oil content in the corn kernel // Agron. J. – 1950. – Vol. 42, N 2. – P. 83–88.
68. Sprague G. F., Miller P. A., Brimhall B. Additional studies of relative effectiveness of two systems of selection for oil content of the corn kernel // Agron. J. – 1952. – Vol. 44. – P. 329–332.
69. Пустовойт Г. В. Результаты и перспективы селекции и семеноводства подсолнечника в СССР // Подсолнечник. – М., 1975. – С. 185–201.
70. Пустовойт В. С., Пустовойт Г. В. Результаты селекции и семеноводства подсолнечника // Генетика. – 1972. – Т. 8, № 12. – С. 37–46.
71. Пустовойт В. С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Подсолнечник. – М., 1975. – С. 136–184.
72. Флоря М. Б. Стеблевые гнили кукурузы // Селекция и генетика кукурузы. – Краснодар, 1979. – С. 122–133.
73. Шулыгин А. Ф., Максимова В. И. Влияние инбридинга на некоторые признаки у различных видов тритикале // Генетика. – 1973. – Т. 9, № 11. – С. 5–14.
74. Пыльнев В. М., Рыжеева О. И., Кривенко А. А. Особенности цветения и опыления разных форм озимых тритикале // Репродукционные процессы и урожай полевых культур. – Одесса, 1981. – С. 27–40.
75. Бакиновская Э. О. Изменчивость и наследуемость количественных признаков у сортов ярового тритикале // Изменчивость и отбор. – Минск, 1980. – С. 55–59.
76. Бакиновская Э. О., Каминская Л. Н. Использование оценок комбинационной способности для прогнозирования эффективности отбора у тритикале // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1983. – № 6. – С. 58–61.
77. Бакиновская Э. О. Эффективность периодического отбора в улучшении тритикале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Минск, 1985. – С. 1–20.
78. Лазаревич Н. В. Эффективность периодического отбора у озимой мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. с/х наук. – Жодино, 1992. – С. 22.
79. Латыпов А. З., Лазаревич Н. В. Изучение исходного материала для периодического реципрокного отбора у озимой пшеницы // Селекция и семеноводство зерновых и бобовых культур. – Горки, 1987. – С. 42–47.
80. Куделко Л. И., Дыленок Л. А., Яцевич А. П., Анисимова Н. В. Отзывчивость яровой пшеницы на отбор по признакам продуктивности колоса и растения // Матер. Междунар. конф. «Актуальные проблемы адаптивной интенсификации земледелия на рубеже столетий». – Щучин, 2000. – С. 148–151.
81. Полонецкая Л. М., Сакович В. И. Оценка генетической изменчивости и эффекта внутрипопуляционного отбора S1 семей у сортов льна-долгунца (*Linum usitatissimum elongata*) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2003. – № 3. – С. 51–53.
82. Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М., Богук А. М., Трус Н. К., Сакович В. И. Генотипическая изменчивость количественных признаков и эффект отбора у сортов льна-долгунца (*Linum usitatissimum elongata*) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 4. – С. 31–32.
83. Хаджинов М. И., Зима К. И. Проблемы селекции кукурузы на улучшение качества белка: Материалы IX заседания ЕУКАРПИЯ. Селекции кукурузы и сорго. – Краснодар, 1979. – С. 365–386.

84. Хаджинов М. И., Зима К. И., Нормов А. А., Радочинская Л. В. Высоколизиновые гибриды Краснодарского НИИСХ // Селекция высоколизиновой кукурузы. – Краснодар, 1976. – Вып. II. – С. 3–14.

85. Хаджинов М. И., Казанков А. Ф. Итоги селекционной работы по кукурузе в Краснодарском НИИСХ // Селекция и генетика кукурузы. – Краснодар, 1979. – С. 10–37.

86. Казанков А. Ф., Пономаренко Л. А. Эффективность фенотипического рекуррентного отбора на двухпочатковость в популяциях кукурузы // Селекция кукурузы. – Краснодар, 1984. – Вып. 27. – С. 14.

87. Гусев В. П., Радченко В. И. Сравнение двух модификаций рекуррентного отбора у кукурузы // Селекция кукурузы. – 1984. – Вып. 27. – С. 79–89.

88. Домашнев П. П. Селекция кукурузы для условий степной зоны Украины // Автореф. дис. ... д-ра сельскохозяйственных наук: 06.01.05. – Харьков, 1987. – С. 1–47.

89. Костюченко В. И. Оптимизация методов идентификации и синтеза ценных генотипов при селекции кукурузы на гетерозис // Автореф. дис. ... д-ра сельскохозяйственных наук: 06.01.05. – Днепропетровск, 1992. – С. 1–32.

90. Соколов Б. П., Кийко В. П. Результаты селекции кукурузы методом периодического отбора // Создание новых гибридов и сортов кукурузы и озимой пшеницы. – Днепропетровск, 1976. – С. 12–13.

91. Busbice T. H., Hanson C. H. Selection for improving 290 creeping rooted characteristics in alfalfa // Crop Sci. – 1969. – Vol. 9, N 2. – P. 244–249.

92. Chase S. S. Production of homozygous diploids of maize from monoploids // Argon J. – 1952. – Vol. 44. – P. 263–267.

93. Griffing B. I. Efficiency changes due to use of doubled-haploids in recurrent selection methods // Theoret. Appl. Genet. – 1975. – Vol. 46. – P. 367–386.

94. Choo T. H., Kannenberg L. W. The efficiency of using doubled haploids in a recurrent selection program in a diploid, cross-fertilized species // Can. J. Genet. Cytol. – 1978. – Vol. 20. – P. 505–511.

95. Bouchertz A., Gallais A. Efficiency of the use of doubled haploids in recurrent selection for combining ability // Crop Sci. – 2000. – Vol. 40. – P. 23–29.

96. Sprague G. F., Eberhart S. A. Corn breeding // In: G. F. Sprague (ed.) Corn and Corn improvement // Agronomy. – 1977. – Vol. 18. – P. 305–362.

97. Ротаренко В. Использование гаплоидных растений в схеме рекуррентного отбора у кукурузы // Автореф. докт. дис. Кишинэу. – 2002. – С. 24.

98. Палилов А. И., Хотылева Л. В., Савченко А. П. и др. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. – Минск, 1981. – С. 1–248.

99. Moreno-Gonzales J., Grossman M. Theoretical modification of reciprocal recurrent selection // Genetics. – 1976. – Vol. 84, N 1. – P. 95–111.

## Глава 5

---

### ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ГЕТЕРОЗИС

В настоящее время при создании сортов сельскохозяйственных культур особое внимание селекционеры уделяют тому, чтобы новые формы растений сочетали в себе высокий потенциал продуктивности с устойчивостью к различным биотическим и абиотическим факторам. Однако селекция обычно сопровождается сужением генетической изменчивости, что приводит к снижению резистентности растений к болезням и другим неблагоприятным воздействиям среды.

Одним из путей повышения продуктивности растений является получение высокоурожайных и адаптивных сортов и гибридов с ярко выраженным гетерозисным эффектом. С проблемой гетерозиса в селекции тесно связаны проблема количественных признаков, особенно таких генетически сложных признаков и свойств растений, как пластичность, адаптивность и продуктивность, по которым прежде всего и проявляется гетерозисный эффект. Сложность наследования количественных признаков у растений позволила прийти к заключению, что знание генетики растительного организма может служить лишь отправной точкой процесса селекции. По ряду культурных растений уже достигнут предел продуктивности, поэтому традиционные методы отбора по хозяйственно ценным признакам стали малоэффективными. В связи с этим необходим интенсивный поиск новых подходов для решения этих проблем. При отборе растений с более высокой жизнеспособностью и, следовательно, более высокой продуктивностью в конкретных условиях, на наш взгляд, перспективно изучение физиолого-генетических основ продукционного процесса. При формировании урожая интегрируются результаты координированного осуществления основных процессов жизнедеятельности растений – фотосинтеза, дыхания, транспорта метаболитов, роста и развития. Ведущая роль при этом принадлежит фотосинтезу, в ходе которого растительный организм аккумулирует энергию и пластические вещества, используемые для фундаментальных составляющих продукционного процесса. В свете новых знаний использование физиолого-биохимических маркеров послужит надежным критерием оценки селекционной значимости новых форм. Изучение генетических особенностей селекционного материала на этом фоне позволит более предметно говорить об их взаимообусловленности с физиологическими и биохимическими проявлениями. Связь данных факторов крайне сложна, так как их интеграция и взаиморегуляция происходят на разных уровнях структурно-функциональной организации. Поэтому для понимания их взаимодействия необходи-



мы комплексные исследования, которые позволят объективно оценивать генетически детерминированные биохимические особенности линий или сортов, сравнивать их между собой, планировать подбор пар для скрещивания, контролировать и сокращать время селекционного процесса. Несмотря на успехи, достигнутые в исследовании сложных процессов регуляции генной экспрессии, до сих пор остаются неясными основные механизмы становления количественного признака, в котором взаимодействуют многие системы генов. В программах создания сортов и гибридов с высоким биологическим потенциалом продуктивности селекционный материал обычно оценивается по конечному результату – величине сформированного урожая. Однако динамика и взаимосвязь морфологических, физиолого-биохимических и генетических процессов формирования структурных компонентов продуктивности в ходе онтогенеза остаются недостаточно выясненными. Не раскрыта связь молекулярной организации клеток гибридов с величиной гетерозисного эффекта и изменениями количественных признаков. Сейчас уже не вызывает сомнения, что как отдельные этапы индивидуального развития, так и общий ход онтогенеза генетически детерминированы. Поскольку генетическая программа в онтогенезе растений реализуется через многие метаболические пути, то исследование физиологических и молекулярно-биохимических процессов при формировании гетерозисного преимущества представляется наиболее важным.

В метаболизме клетки ключевая роль принадлежит биоэнергетике, от интенсивности функционирования которой в значительной степени зависит активность различных биосинтетических процессов и, в конечном итоге, общая продуктивность растений. Системой, перспективной для изучения механизмов гетерозиса, на наш взгляд, является биоэнергетика клетки. От потенциальной мощности энергообразующих систем и совершенства механизмов их регуляции зависит эффективность биосинтетических процессов, адаптация к воздействию факторов внешней среды и, в конечном результате, продуктивность сельскохозяйственных растений. Изучение биоэнергетических аспектов онтогенетического развития представляется, на наш взгляд, актуальным, поскольку гены, кодирующие признаки продуктивности, по-разному экспрессируются на различных этапах онтогенеза. Поэтому выявление ключевых этапов формирования количественных признаков, характеризующих продуктивность, является основой при создании стабильных и высокоурожайных сортов.

Перспективы целенаправленного применения гетерозисного эффекта в селекции высокопродуктивных сортов и гибридов интенсивного типа во многом связаны с возможностью его прогнозирования. Исследования функционирования метаболических систем в реализации генетической программы на пути от генотипа к фенотипу помогут полнее раскрыть механизмы гетерозисного эффекта и на этом основании разработать критерии его раннего прогнозирования.

## 5.1. Биоэнергетические процессы на ранних стадиях онтогенеза линий и гибридов кукурузы

В селекции кукурузы главным направлением является получение высокопродуктивных гибридов, устойчивых к болезням, вредителям, стрессовым и абиотическим факторам среды, с улучшенным составом и биологической ценностью зерна и биомассы. Биохимическая обогащенность гибридов в результате взаимодействия аллельных и неаллельных генов обеспечивает стабильность и, возможно, большую скорость метаболических процессов на ранних стадиях развития растения, что приводит к эугетерозису – увеличению первичного синтеза нуклеиновых кислот и белков, усилению гомеостаза развития [1, 2]. Эти перестройки метаболизма у гибридных форм, вероятно, обусловлены адекватными изменениями биоэнергетических процессов.

Первой физиологической интерпретацией явления гетерозиса была теория Е. Ashby, согласно которой гетерозис в первом поколении определяется крупным зародышем, доминантным эффектом скорости роста, большим размером меристемы и повышенной фотосинтетической активностью [3]. По мнению автора, основой физиологической активности проростков на начальных этапах развития является инициация активности ферментных структур, перемещение, преобразование и использование питательных веществ, накопленных в семени, а затем формирование метаболических систем. На этой стадии гетерозисный эффект проявляется в увеличении скорости роста и создании дифференциального уровня метаболизма по отношению к исходным формам, приводящего в итоге к количественным различиям в размерах, мощности и урожайности. Несмотря на большое количество исследований, подтверждающих или опровергающих данную теорию, до сих пор не выявлено общих закономерностей протекания обменных процессов при гетерозисе [4]. Усиление ростовой функции гибридов, приводящее к развитию более мощного организма, некоторые авторы связывают с перестройкой гормонального статуса проростков [5], с накоплением метаболически активных фосфорных соединений, а эффект гетерозиса в целом сопряжен с активацией фосфорного обмена [4, 6].

Материалом для исследований служили самоопыленные линии кукурузы (*Zea mays* L.) и гибридные комбинации  $F_1$  и  $F_2$ . В качестве материнской или отцовской формы была использована линия Л20, стабильно показывающая высокую ОКС по продуктивности (масса початка и масса зерна с початка) [7]. Линии Л21 и Л25 характеризовались отрицательными значениями  $\bar{g}_i$  (табл. 5.1).

Гибриды  $F_1$  кукурузы различались по степени гетерозисного эффекта. При скрещивании линий Л20 и 018а, Л20 и Л25 наблюдался высокий гетерозис: процент гетерозиса по массе зерна с початка в среднем за три года анализа составил 46,1 (Л20 × 018а), 50,1 (018а × Л20), 29,1 (Л20 × Л25) и 28 (Л25 × Л20). При близкородственном скрещивании гетерозис был незначительным (Л20 × Л21 – 12,9%) или отсутствовал (Л21 × Л20 – 0,9%) [7]. Гибридные комбинации  $F_2$  кукурузы, полученные самоопылением гибридов  $F_1$  (Л20 × Л21, Л21 × Л20, Л20 × Л25, Л25 × Л20), проявляли гетерозис по урожайности (5,1; 7,8; 10,3 и 29,7% соответственно).

**Таблица 5.1. Продуктивность ( $x$ ) и эффекты общей комбинационной способности ( $\hat{g}_i$ ) в различные годы анализа (I, II)**

Линия	Масса початка, г				Масса зерна с початка, г			
	I		II		I		II	
	$x$	$\hat{g}_i$	$x$	$\hat{g}_i$	$x$	$\hat{g}_i$	$x$	$\hat{g}_i$
Л20	106,7	8,00	96,9	5,91	102,8	9,30	80,1	7,04
Л21	75,7	-7,12	84,2	-5,96	70,2	-6,46	66,1	-5,23
Л25	86,1	-9,62	103,1	-12,02	80,6	-7,60	82,5	-9,95
018a	110,3	5,48	99,1	0,82	102,3	6,04	84,5	1,91
Стандартная ошибка ( $\hat{g}_i - \hat{g}_j$ )	—	2,71	—	3,69	—	3,07	—	3,04

Для изучения динамики биоэнергетических показателей при прорастании семян кукурузы были использованы морфофизиологические и биохимические признаки: масса сухого вещества органов проростка, прирост биомассы, содержание фитина, неорганического фосфата (Pi) и адениловых нуклеотидов (АТР, АДФ и АМР).

Исходя из детерминирующей роли генотипических особенностей семян в определении характера обмена веществ на ранних этапах развития, была проведена оценка морфофизиологических признаков отдельных органов 4- и 6-суточных проростков. Анализ изменений биомассы органов проростков самоопыленных линий кукурузы (табл. 5.1a) выявил незначительные различия между генотипами на 4-е сутки развития. На более позднем этапе прорастания наибольшая масса осевых органов и соответственно всей растущей части отмечена у Л20. Аналогичная тенденция обнаружена при анализе морфофизиологических признаков в зеленых проростках вышеуказанных линий кукурузы [8].

**Таблица 5.1a. Масса сухого вещества органов и растущей части (колеоптиль + мезокотиль + корешок) 4- и 6-суточных проростков линий кукурузы, мг/растение**

Линия	Орган проростка				
	колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка	растущая часть
<i>4-е сутки</i>					
Л20	7,09±0,92	8,23±0,30	7,94±0,27	158,1±6,7	23,26
Л21	6,63±0,23	7,95±0,14	6,38±0,51	158,4±5,8	20,96
018a	5,69±0,59	7,48±0,38	9,07±0,51	189,5±4,9	22,24
Л25	6,76±0,48	9,03±0,41	8,23±0,41	173,5±8,8	24,08
<i>6-е сутки</i>					
Л20	24,21±0,54	15,48±0,54	15,27±0,46	118,5±7,8	54,97
Л21	17,93±0,50	14,67±0,38	8,14±0,40	133,6±6,2	40,74
018a	15,65±1,37	11,48±0,31	13,90±0,91	162,1±8,3	41,03
Л25	17,25±0,51	14,13±0,56	13,97±1,26	145,3±5,2	45,35

У линий Л20, Л25 и 018a исходная масса одной зерновки была практически одинаковой (табл. 5.2). В ходе прорастания общая масса растущих органов и зерновки снижалась у всех исследуемых форм, хотя и в различной степени. Количе-

ственные различия между линиями могут указывать на генетическую детерминированность процесса мобилизации веществ семени. Отмеченное уменьшение биомассы всего проростка происходило за счет оттока веществ из эндосперма и последующего его использования на пластические и энергетические процессы в растущих органах, хотя незначительная часть метаболитов может выделяться в среду выращивания (например, через корни) [9].

**Таблица 5.2. Масса сухого вещества зерна и проростка (осевые органы + зерновка) линий кукурузы, мг/растение.**

Объект исследования	Линия			
	Л20	Л21	018a	Л25
Зерно до прорастания	221±5	187±8	227±7	225±7
4-суточный проросток	181±7	179±6	212±6	198±5
6-суточный проросток	173±7	174±5	203±9	191±5

У гибрида Л20 × Л25 масса зерна до прорастания была максимальной по сравнению с другими гибридными комбинациями (табл. 5.3). Характерно, что прямые гибриды линии Л20 превосходили обратные в различной степени. Реципрокные различия по качеству и объему зерновок кукурузы показаны и в работе [10]. В ходе прорастания происходило уменьшение общей биомассы проростков. К 6-м суткам у гибридов с наименьшими величинами исходной массы зерна (018a × Л20 и Л25 × Л20) снижение составило 7,6 и 8% соответственно.

**Таблица 5.3. Масса сухого вещества зерна и проростка (осевые органы + зерновка) F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы, мг/растение**

Объект исследования	Гибрид					
	Л20×Л21	Л21×Л20	Л20×018a	018a×Л20	Л20×Л25	Л25×Л20
Зерно до прорастания	229±6	217±8	221±7	197±9	276±8	199±7
4-суточный проросток	211±5	197±8	202±8	185±6	256±8	187±9
6-суточный проросток	207±4	189±6	198±7	182±4	244±6	183±6

По биомассе растущих органов 4-суточных проростков низкогетерозисные гибриды различались незначительно, а между гетерозисными были отмечены достоверные реципрокные различия (табл. 5.4). К 6-м суткам прорастания масса сухого вещества каждого органа и их сумма возрастали в 1,5–2 раза. Интенсивнее накапливали биомассу прямые гибриды на основе Л20, превосходившие обратные как по относительному приросту, так и по абсолютным значениям этих показателей. Биомасса зерновок у прямых гибридов, за исключением 018a × Л20, в оба срока прорастания имела тенденцию к превышению ее величины у обратных форм, что может указывать на нереализованные ресурсы эндосперма у последних. Указанное преимущество прямых гибридов представляется весьма существенным, поскольку ресурсы эндосперма семян кукурузы играют важную роль не только в снабжении энергией тканей проростка на ранних стадиях прорастания, но и обеспечивают нарастание листовой поверхности на более поздних этапах развития.

**Таблица 5.4. Масса сухого вещества отдельных органов и растущей части (колеоптиль + мезокотиль + корешок) 4- и 6-суточных проростков F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы, мг/растение**

Гибрид	Орган проростка				Растущая часть
	колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка	
4-е сутки					
Л120 × Л121	83,8±4,8	99,3±7,6	72,4±5,2	1856±17	256,5
Л121 × Л120	82,3±1,4	87,1±3,6	72,6±7,2	1723±84	242,0
Л120 × 018a	75,9±10,5	88,1±4,9	70,7±9,5	1783±56	234,6
018a × Л120	118,9±11,0	117,7±11,4	105,0±4,3	1504±73	341,5
Л120 × Л125	99,3±7,6	99,0±6,0	114,2±7,7	2243±82	312,5
Л125 × Л120	79,3±7,7	88,9±8,2	82,8±3,8	1625±70	249,0
6-е сутки					
Л120 × Л121	206,9±10,5	160,5±5,4	150,5±10,4	1556±77	517,9
Л121 × Л120	190,1±16,9	164,4±6,3	114,1±9,1	1426±93	465,6
Л120 × 018a	224,2±10,7	158,1±12,8	192,5±7,5	1410±82	574,8
018a × Л120	169,5±14,3	158,9±8,2	135,5±9,1	1358±88	463,7
Л120 × Л125	262,8±19,3	149,6±7,0	180,5±6,4	1850±51	592,9
Л125 × Л120	232,2±8,8	162,3±4,2	154,3±6,4	1285±91	549,8

В метаболизме прорастающих семян важная роль принадлежит неорганическому фосфату, основным источником которого в семенах является фитин – смешанная К, Mg, Са-соль миоинозитгексафосфорной кислоты (рис. 5.1) [11, 12].

Фитин обнаружен в алейроновых зернах эндосперма семян, в семядолях и осевых органах проростков, вегетативных органах и корнях, пыльце растений [13]. Однако его основной запас сконцентрирован в семенах, где на долю фитина приходится 60–90% общего фосфора [11, 14]. При созревании семян фитин образуется путем ступенчатого фосфорилирования миоинозитола за счет макроэргических связей АТФ [15]. Синтез миоинозитолгексафосфата является составной частью системы гомеостаза фосфора в созревающих семенах [13]. При прорастании распад фитина в эндосперме набухших семян начинается с первых суток развития и к 6-м суткам распадается до 80% его запасов. При гидролизе фитина кроме Pi образуются миоинозитол, инозитол-1,4,5-трифосфат, 3-фосфоглицериновая кислота и катионы металлов, которые наряду с адениловыми нуклеотидами обеспечивают процесс прорастания семян [12, 16]. Одновременно с гидролизом фитина в эндосперме происходит его накопление в семядолях и осевых органах проростков, при этом фосфаты эндосперма используются как субстрат для синтеза миоинозитгексафосфата [11]. Показано, что экзогенное введение фосфатов в среду культивирования определяет активность накопления фитина в зародыше и эндосперме прорастающих семян клещевины [17], что свидетельствует о ключевой роли фитина в качестве резерва Pi не только в семенах, но и вегетативных органах растений. Генотипическая изменчивость содержания фитина может быть достаточно

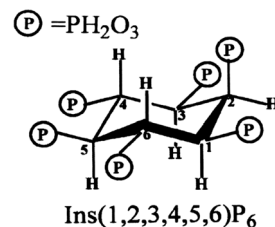


Рис. 5.1. Структурная формула миоинозитолгексафосфата (фитина)

широкой. Имеются сведения, что уровень фитина в покоящихся семенах инбредных линий фасоли и сои колебался в пределах 13,9–23,0 и 18,8–27,7 мг/г массы сырого вещества соответственно, причем прямой зависимости между крупностью семян и количеством в них фитина отмечено не было [18].

Покоящиеся семена самоопыленных линий кукурузы различались по содержанию фитина и Рi (табл. 5.5). С учетом различной степени вариабельности количества фитина и Рi в зерне представляется важным оценить их соотношение. Оказалось, что отношение фитин / Рi у линий Л21 и 018а было сравнительно невысоким, у Л20 оно было равным 59,2, у Л25 – 70,1.

**Таблица 5.5. Содержание фитина (мг) и неорганического фосфата (Рi, мкг) в покоящемся зерне самоопыленных линий кукурузы**

Линия	На 1 г сырой массы		На 1 зерно	
	фитин	Рi	фитин	Рi
Л20	5,66±0,22	95,50±3,48	1,28±0,03	21,68±1,10
Л21	6,16±0,12	127,73±2,41	1,26±0,02	26,09±0,75
018а	6,19±0,49	127,21±2,18	1,44±0,11	29,65±0,71
Л25	6,90±0,20	98,49±2,22	1,50±0,02	21,40±0,37

При прорастании содержание фитина в зерновках снижалось (табл. 5.6). В осевых органах проростков исследуемых линий кукурузы к 6-м суткам происходило некоторое накопление фитина – его содержание составило 5,1–5,5% от исходного количества в зерне [19].

**Таблица 5.6. Содержание фитина в зерновке (мг) и осевых органах 4- и 6-суточных проростков (мкг) самоопыленных линий кукурузы (на 1 орган)**

Линия	Орган проростка			
	колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка
<i>4-е сутки</i>				
Л20	9,92±0,13	12,74±1,98	0,75±0,93	0,74±0,09
Л21	10,14±1,22	12,66±0,62	11,62±1,18	0,83±0,05
018а	12,66±0,06	10,24±1,19	11,94±1,10	0,92±0,05
Л25	11,62±1,27	9,75±0,42	10,46±0,18	0,85±0,07
<i>6-е сутки</i>				
Л20	29,03±3,13	27,01±1,65	12,10±0,89	0,24±0,02
Л21	28,94±1,37	20,19±2,19	20,32±1,53	0,45±0,03
018а	24,44±3,88	18,47±2,46	18,47±1,14	0,59±0,04
Л25	31,37±3,47	17,87±1,07	17,87±1,06	0,51±0,02

Исходное содержание фитина и Рi в покоящемся зерне гибридных комбинаций варьировало в различной степени (табл. 5.7). При соотносении содержания фитина на массу сырого вещества незначительное преимущество перед остальными генотипами имел мелкосемянный гибрид Л25 × Л20. Обращает на себя внимание некоторая тенденция к превышению этого показателя у обратных ги-



бридов Л20 по отношению к прямым. Данные литературы свидетельствуют о значительных генотипических различиях по содержанию фитина в семенах [20], а у  $F_1$ -гибридов американского проса по этому показателю отмечен высокий гетерозис [21]. При анализе полной диаллельной схемы скрещиваний 12 линий проса обнаружено преобладание неаддитивных эффектов генов в наследовании морфофизиологических признаков и содержания фитина в проростках на ранних этапах развития [22]. Однако, по нашим данным, прямой зависимости между количеством фитина и степенью гетерозисного преимущества по продуктивности у кукурузы выявить не удалось [4]. Количество  $P_i$  в покоящемся зерне значительно ниже, чем фитина, при этом очевидна следующая тенденция – уровень  $P_i$  выше у низкогетерозисных форм (Л20  $\times$  Л21 и Л21  $\times$  Л20) по сравнению с гетерозисными, содержание  $P_i$  у которых было на 7,2–10,2% ниже, чем у худшей по этому показателю родительской формы. По величине соотношения фитин /  $P_i$  низкогетерозисные формы оказались на уровне худшей исходной линии (Л21), а у гетерозисных гибридов превышение над лучшей родительской линией выражено в различной степени.

**Таблица 5.7. Содержание фитина (мг) и неорганического фосфата ( $P_i$ , мкг) в покоящемся зерне  $F_1$ -гибридов кукурузы**

Гибрид	На 1 г сырого вещества		На 1 зерно	
	фитин	$P_i$	фитин	$P_i$
Л20 $\times$ Л21	5,95 $\pm$ 0,17	124,9 $\pm$ 3,4	1,40 $\pm$ 0,06	29,40 $\pm$ 0,99
Л21 $\times$ Л20	6,12 $\pm$ 0,22	125,4 $\pm$ 3,5	1,44 $\pm$ 0,04	29,51 $\pm$ 0,89
Л20 $\times$ 018a	6,27 $\pm$ 0,05	85,5 $\pm$ 2,1	1,55 $\pm$ 0,03	21,20 $\pm$ 1,09
018a $\times$ Л20	6,47 $\pm$ 0,25	86,2 $\pm$ 2,1	1,38 $\pm$ 0,05	18,42 $\pm$ 0,42
Л20 $\times$ Л25	6,15 $\pm$ 0,21	78,7 $\pm$ 2,1	1,75 $\pm$ 0,05	22,45 $\pm$ 0,57
Л25 $\times$ Л20	6,85 $\pm$ 0,22	91,4 $\pm$ 3,1	1,44 $\pm$ 0,02	19,14 $\pm$ 0,73

В прорастающих зерновках гетерозисных гибридов Л20  $\times$  Л25, Л20  $\times$  018a и 018a  $\times$  Л20 фитин был гидролизован наиболее полно, и к 6-м суткам его количество составляло 17,2, 24,3 и 21% от исходного количества соответственно (табл. 5.8). Одновременно со снижением фитина в зерновках происходило незначительное накопление его в осевых органах проростков, причем суммарное содержание его на 4-е сутки составляло 1,6–3%, а на 6-е – 2,4–4,3% от исходного количества в зерне. Указанное накопление фитина осевыми органами проростков может служить временным резервом для его использования в ходе дальнейшего роста. Однако неясно, происходит ли это накопление за счет транспорта инозитфосфатов из зерновки или досинтез фитина осуществляется во время интенсивного роста, как это было показано для эндосперма и семядолей клещевины [23]. Биосинтез фитина в семядолях может осуществляться посредством использования фосфатных групп фитина, локализованного в эндосперме. Показано, что при введении в субстрат фосфатов содержание фитина в изолированных семядолях обусловлено концентрацией экзогенного  $P_i$  [17].

**Таблица 5.8. Содержание фитина в зерновке (мг) и осевых органах 4- и 6-суточных проростков (мкг) F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы (на один орган)**

Гибрид	Органы проростков			
	колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка
<i>4-е сутки</i>				
Л20 × Л21	14,71±0,52	18,05±1,17	8,89±1,98	0,96±0,05
Л21 × Л20	16,53±0,92	13,02±0,18	5,48±0,42	0,76±0,02
Л20 × 018a	8,44±0,88	10,98±1,29	12,52±1,46	0,93±0,05
018a × Л20	16,11±2,12	16,45±8,4	10,49±0,71	0,80±0,14
Л20 × Л25	10,17±0,77	15,53±4,30	9,50±1,03	0,43±0,03
Л25 × Л20	8,07±1,17	10,95±0,42	2,76±0,61	1,12±0,03
<i>6-е сутки</i>				
Л20 × Л21	24,27±3,9	15,11±1,71	13,51±0,91	0,50±0,02
Л21 × Л20	11,60±1,44	22,93±0,41	10,05±0,78	0,36±0,06
Л20 × 018a	32,52±4,12	10,34±1,14	17,55±1,86	0,38±0,09
018a × Л20	24,85±3,21	17,27±1,75	9,17±1,03	0,29±0,03
Л20 × Л25	26,15±2,42	9,73±1,37	5,59±0,38	0,30±0,02
Л25 × Л20	28,34±2,32	22,14±2,66	11,19±1,57	0,14±0,03

**Таблица 5.9. Содержание адениловых нуклеотидов в органах проростков линий кукурузы, нмоль/г сырого вещества**

Показатели	Линии	Органы			
		колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка
4-е сутки					
АТР	Л20	279,6±13,5	126,8±13,2	90,1±9,9	129,2±15,5
	Л21	218,9±12,9	137,9±26,1	97,1±12,4	87,7±16,6
	018a	348,2±17,8	113,0±25,5	82,5±12,6	117,7±17,9
	Л25	356,4±31,3	157,9±19,3	105,5±2,8	86,6±8,4
Сумма АН	Л20	527,7±26,9	249,0±9,3	188,9±19,3	323,7±34,6
	Л21	391,9±21,6	246,5±24,0	227,7±9,9	220,4±12,7
	018a	594,9±38,6	244,0±32,3	211,3±4,1	283,1±32,4
	Л25	644,7±38,5	298,7±25,3	271,7±13,9	248,3±21,3
6-е сутки					
АТР	Л20	145,9±14,0	47,5±0,8	65,6±6,3	107,2±8,3
	Л21	87,2±7,9	46,3±2,0	38,8±1,9	86,5±4,2
	018a	98,8±6,3	49,2±2,7	51,7±6,0	133,2±14,1
	Л25	109,9±8,9	56,3±8,8	35,4±2,9	78,3±9,0
Сумма АН	Л20	311,2±26,5	145,6±15,7	201,3±7,8	323,9±9,1
	Л21	213,1±10,7	141,5±12,9	215,1±19,2	293,0±37,7
	018a	274,3±10,7	129,0±4,9	245,9±43,9	357,1±25,7
	Л25	263,9±14,1	206,2±39,0	141,9±13,0	281,2±42,8

Содержание АТР в покоящихся семенах исследуемых линий кукурузы определялось в следовых количествах, а АDP и AMP составляло 3 и 10 нмоль/г массы сырого вещества зерна соответственно. Достоверных генотипических разли-

чий по величинам этих показателей выявить не удалось. При прорастании семян содержание АН резко возрастало (табл. 5.9). Можно отметить, что уровень АТР и сумма АН были выше в колеоптилях, снижаясь в других органах в такой последовательности: мезокотиль – корешок – зерновка. Изучение пентозо-фосфатного пути (ПФП) окисления углеводов в колеоптиле показало преимущество линии Л20 над остальными в активности реакций окислительной фазы ПФП, связанной с продуцированием восстановительных эквивалентов в форме NADPH. Реакции гликолиза у этой формы протекают неравновесно, т. е. большее количество NADH не реутилизировалось [24]. К 6-м суткам содержание АТР и сумма АН в растущих органах проростков снижались, а в зерновке отмечена тенденция к их увеличению, особенно суммы АН. Характерно, что линия Л20 имела преимущество по данным параметрам в зерновке в оба срока наблюдения, что может быть результатом более высокого темпа снижения биомассы зерновки у этого генотипа (табл. 5.9). То же самое обнаружено и в осевых органах проростков линии Л20, которые интенсивно накапливали биомассу, но по удельному содержанию АН не отличались от остальных форм.

Уровень АЭЗ также проявлял органную специфичность: он более высок в колеоптилях и мезокотильях и несколько ниже в корешках и зерновке (рис. 5.2).

На 4-е сутки наиболее высокий АЭЗ отмечен в колеоптилях и зерновках линии 018а, в мезокотильях он самый низкий. У остальных линий АЭЗ во всех тканях был почти одинаковым. К 6-м суткам этот показатель снижался, хотя степень уменьшения зависела от генотипа и исследуемой ткани. Лишь в зерновках линии 018а величина АЭЗ с возрастом не изменялась. На фоне уменьшения общего содержания АН снижение с возрастом АЭЗ свидетельствует в пользу того, что в большинстве тканей всех генотипов происходит накопление дефосфорилированных форм аденилатов [25].

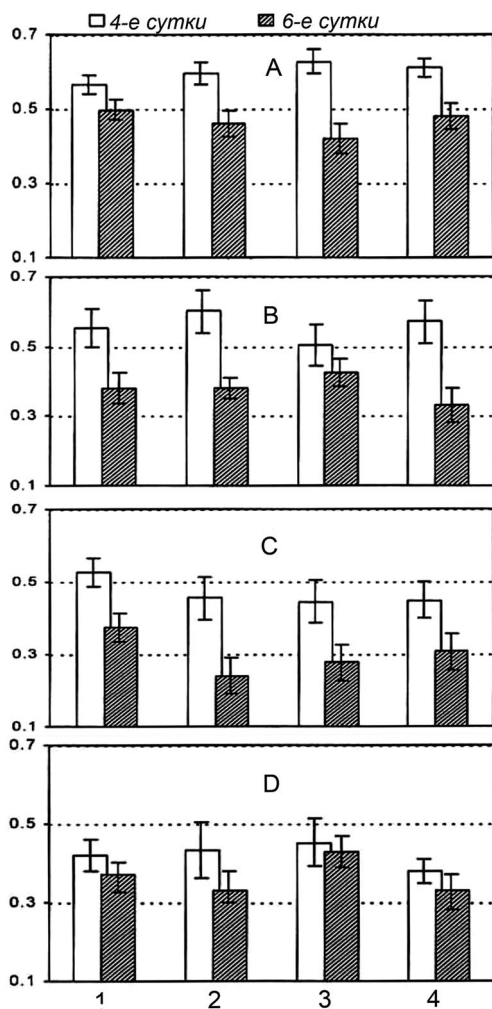


Рис. 5.2. Аденилатный энергетический заряд (отн. ед.) в органах этиолированных проростков линий кукурузы: (А – колеоптиль; В – мезокотиль; С – корешок; D – зерновка); на 4-е и 6-е сутки прорастания: 1 – Л20, 2 – Л21, 3 – 018а, 4 – Л25

У F<sub>1</sub>-гибридов после начала набухания активность биоэнергетических процессов в семенах возрастает, однако в зерновках 4- и 6-суточных проростков существенных генотипических различий по интегральным показателям энергетического метаболизма обнаружить не удалось (табл. 5.10).

Таблица 5.10. Содержание адениловых нуклеотидов в органах проростков F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы (нмоль/орган)

Показатель	Гибрид	Орган			
		колеоптиль	мезокотиль	корешок	зерновка
4-е сутки					
АТР	Л20 × Л21	23,4±1,3	28,5±1,5	8,0±0,9	39,3±1,6
	Л21 × Л20	18,9±1,1	22,0±1,6	5,1±0,3	30,2±2,0
	Л20 × 018a	24,3±2,7	24,6±2,3	7,1±1,1	43,2±3,8
	018a × Л20	18,5±1,2	17,9±1,0	7,9±0,7	30,1±2,3
	Л20 × Л25	23,2±1,1	19,1±2,2	15,4±0,7	50,3±2,9
Сумма АН	Л25 × Л20	33,1±3,0	13,7±1,2	8,5±1,2	36,2±2,7
	Л20 × Л21	39,7±2,8	46,4±3,3	20,8±1,3	99,9±7,9
	Л21 × Л20	35,5±3,3	38,3±2,1	15,3±0,7	76,7±8,2
	Л20 × 018a	41,5±3,7	44,2±3,9	26,0±2,1	113,7±14,0
	018a × Л20	32,1±2,4	34,9±2,7	20,9±1,6	76,7±6,6
	Л20 × Л25	37,8±2,8	36,2±3,0	30,6±2,6	113,1±10,2
	Л25 × Л20	47,5±4,4	25,4±1,9	22,7±1,4	116,4±9,8
6-е сутки					
АТР	Л20 × Л21	27,8±3,4	12,6±1,9	8,0±1,1	35,1±4,1
	Л21 × Л20	27,6±2,9	15,4±1,2	9,7±1,7	33,2±4,5
	Л20 × 018a	40,2±0,6	17,1±1,1	11,3±2,1	46,3±4,8
	018a × Л20	22,6±1,9	11,8±1,3	7,3±1,0	32,9±5,1
	Л20 × Л25	32,4±0,6	11,4±1,9	13,1±2,2	20,8±1,2
Сумма АН	Л25 × Л20	28,5±3,1	8,8±0,7	13,4±2,1	36,6±2,7
	Л20 × Л21	60,1±4,2	36,3±2,8	27,9±2,4	97,7±8,8
	Л21 × Л20	62,2±4,7	49,1±3,8	30,3±2,2	101,3±9,6
	Л20 × 018a	88,5±6,9	44,3±3,7	38,8±3,4	129,1±12,1
	018a × Л20	52,7±5,4	37,5±2,9	29,9±3,3	83,3±6,3
	Л20 × Л25	71,8±5,8	29,7±3,4	31,7±2,4	81,4±9,7
	Л25 × Л20	67,4±5,9	46,7±3,9	34,2±2,1	93,0±10,1

При определении содержания АТР и суммы АН в осевых органах проростка отмечена их органная специфичность и генотипическая изменчивость. В колеоптиле от 4-х к 6-м суткам прорастания уровень АТР и сумма АН увеличивались в различной степени в зависимости от генотипа. Максимальные величины этих показателей обнаружены у гибрида Л20 × 018а благодаря увеличению содержания отдельных форм адениловых нуклеотидов. В мезокотиле анализируемых генотипов содержание АТР при старении снижалось, а сумма АН не изменялась, за исключением гибридов Л21 × Л20 и Л25 × Л20, у которых уровень нуклеотидов достоверно возрастал, что свидетельствует об исчерпании ресур-

сов макроэнергетических компонентов в этой ткани. В корешках к 6-м суткам прорастания содержание АТР и сумма АН увеличивались у всех гибридов. Наиболее высокой сумма АН была у  $L20 \times 018a$  за счет высокого прироста количества АТР.

Данные, приведенные на рис. 5.3, позволили выявить органную специфичность величин АЭЗ независимо от генотипа гибридного растения: он был более высок в coleoptile и мезокотиле и несколько ниже в корешке и зерновке. В ходе прорастания у гибридов выявлено достоверное снижение АЭЗ в coleoptile и мезокотиле. В корешке достоверное уменьшение этого показателя отмечено только у реципрокных гибридов линий  $L20$  и  $L25$ . В тканях зерновки величина АЭЗ от 4-х до 6-х суток практически не изменялась, за исключением гибрида  $L20 \times L25$ , у которого этот показатель возрастал.

В табл. 5.11 и 5.12 представлены данные, позволяющие оценить характер проявления и наследования отдельных морфофизиологических признаков (сухая масса), продуктивности, фосфорсодержащих компонентов и интегральных показателей. По результатам полевых испытаний гибриды  $L20 \times L21$  и  $L21 \times L20$  могут быть отнесены к низкогетерозисным формам по признакам масса початка и масса зерна с початка, а все остальные – к гетерозисным, хотя степень гетерозисного эффекта у них варьировала, особенно по признаку масса зерна с початка.

В покое зерне большинства  $F_1$ -гибридов по признаку содержание фитина отмечено положительное сверхдоминирование, за исключением комбинаций  $018a \times L20$  и  $L25 \times L20$ , у которых по этому показателю обнаружено «положительное доминирование» (табл. 5.11), т. е. по этому показателю  $F_1$ -гибриды превосходят лучшего из родителей. Эти результаты согласуются с данными V. Raboy et al. [26], выявившими преимущество в росте и развитии растений, обладающих повышенным содержанием фитина.

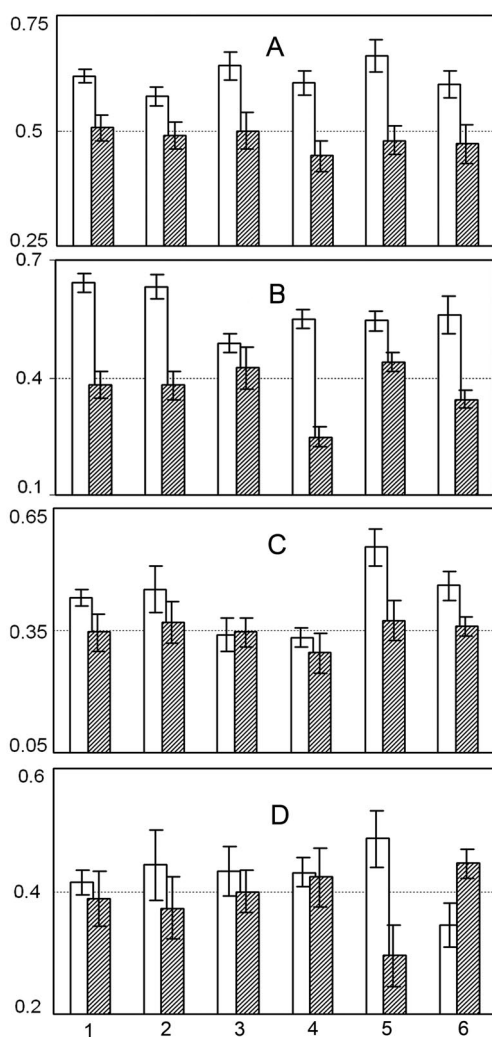


Рис. 5.3. Аденилатный энергетический заряд в органах 4- и 6-суточных проростков  $F_1$ -гибридов кукурузы: 1 –  $L20 \times L21$ , 2 –  $L21 \times L20$ , 3 –  $L20 \times 018a$ , 4 –  $018a \times L20$ , 5 –  $L20 \times L25$ , 6 –  $L25 \times L20$ . Остальные обозначения те же, что на рис. 5.2

Таблица 5.11. Эффект гетерозиса по продуктивности (в %) и степень фенотипического доминирования\* по содержанию фитина и неорганического фосфата (Рi) в покоящемся зерне гибридов кукурузы

Показатель	Гибрид					
	Л20×Л21	Л21×Л20	Л20×018а	018а×Л20	Л20×Л25	Л25×Л20
Масса початка	11,5	4,3	41,7	77,3	21,5	33,9
Масса зерна с початка	3,6	1,5	47,5	79,5	42,3	25,7
Фитин	+++	+++	+++	+	+++	+
Рi	+++	+++	—	—	++	—
Фитин / Рi	—	—	+++	+++	+++	+++

\* (+++) – положительное сверхдоминирование, (++) – положительное доминирование, (+) – промежуточное наследование, (–) – отрицательное доминирование, (– –) – отрицательное сверхдоминирование [27].

По признаку содержание Рi в зерне у низкогетерозисных гибридов выявлено положительное доминирование, а у гетерозисных форм был отмечен различный характер проявления этого признака: от отрицательного сверхдоминирования до положительного доминирования. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии прямой зависимости между показателями содержание фитина и содержание Рi в покоящемся зерне и процентом гетерозиса. Наиболее четкая зависимость отмечена между степенью гетерозиса и величиной соотношения фитин / Рi в покоящихся семенах (табл. 5.11). Низкогетерозисные гибриды по этому показателю проявляли отрицательное сверхдоминирование, а высокогетерозисные – положительное сверхдоминирование. Эти данные могут указывать на почти прямую зависимость между величиной соотношения фитин / Рi и степенью гетерозиса по признаку масса початка. На основании полученных данных был проведен регрессионный анализ содержания фитина, неорганического фосфата, их соотношений и массы зерна с початка у линий и гибридов кукурузы (рис. 5.4).

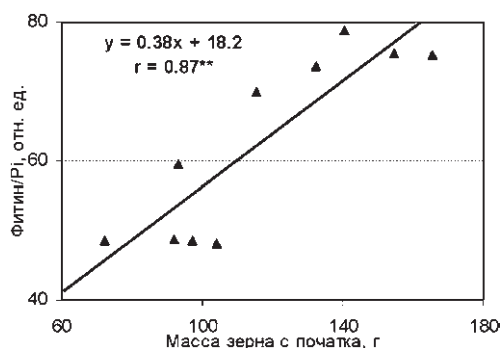


Рис. 5.4. Регрессионная зависимость между величиной соотношения фитин / Рi в покоящихся семенах и продуктивностью самоопыленных линий и F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы ( $r$  – коэффициент парной корреляции при  $** P \leq 0,01$ )

Выявлена прямая корреляция между величиной соотношения фитин / Рi в покоящейся зерновке и массой зерна с початка исследуемых генотипов, что может являться подтверждением связи генетических и биоэнергетических процессов и служить критерием ранней оценки селекционного материала на продуктивность. В литературе имеются ограниченные сведения о содержании фитина в связи с гетерозисом. Предполагалось, что этот показатель следует считать устойчивым систематическим признаком [16]. Данные других авторов опро-



вергают это допущение, поскольку содержание фитина в семенах сои и фасоли подвержено существенной генотипической и средовой вариабельности [20, 26, 27]. Показана возможность получения мутантов ячменя и кукурузы с низким содержанием фитина в зерне [29, 30]. Среди мутантов ячменя с низким содержанием фитина в зерне обнаружены два фенотипа – у первого уровень фитина детерминирован не менее чем тремя рецессивными аллелями, а для второго фенотипа проявление данного признака обеспечивается одним рецессивным аллелем. Анализ наследования показателя содержание фитина в семенах показал, что этот признак контролируется как аддитивными, так и неаддитивными генами [22]. Отмеченные нами генотипические различия в содержании фитина в семенах самоопыленных линий и F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы не позволяют считать его количество в семенах этой культуры систематическим признаком.

**Таблица 5.12. Степень фенотипического доминирования по сухой массе и величинам интегральных показателей энергетического метаболизма в растущей части (колеоптиль + мезокотиль + корешок) проростков F<sub>1</sub>-гибридов кукурузы\***

Показатель	Гибрид					
	Л20×Л21	Л21×Л20	Л20×018а	018а×Л20	Л20×Л25	Л25×Л20
<i>4-е сутки</i>						
Сухая масса	+++	++	++	+++	+++	++
АТР	+++	++	+++	++	+++	--
Сумма АН	+++	++	+++	++	++	--
АЭЗ	+++	++	—	—	+++	+++
ОФП	—	--	--	—	--	--
<i>6-е сутки</i>						
Сухая масса	+	+	++	+	+++	+
АТР	+	+	+++	—	+	+
Сумма АН	+	+	+++	--	+	+
АЭЗ	++	+	++	+	++	—
ОФП	++	--	++	+	++	—

\* Условные обозначения см. в табл. 5.11.

Как следует из данных, представленных в табл. 5.12, на 4-е сутки прорастания F<sub>1</sub>-гибриды по признаку сухая масса органов проростков проявляли положительное сверхдоминирование и положительное доминирование, т. е. гибриды по накоплению биомассы превосходили исходные формы. К 6-м суткам большинство гибридов по этому показателю занимало промежуточное положение между родительскими линиями (промежуточное наследование) и только для Л20 × Л25 было отмечено положительное сверхдоминирование.

Необходимо отметить превышение величин интегральных показателей энергетического метаболизма (АТР и сумма АН) над лучшим родителем в 4-суточных проростках у тех гибридных форм, где в качестве материнской линии выступала Л20, обладающая высокой ОКС. Положительное сверхдоминирование для признаков содержание АТР и сумма АН, наблюдаемое даже у низкогетеро-

зисного гибрида  $L20 \times L21$ , может указывать на существенный вклад генетического материала митохондрий в реализацию гетерозисного преимущества. У большинства гибридных генотипов на 6-е сутки прорастания по содержанию АТФ и сумме АН отмечено промежуточное наследование и только у гетерозисного гибрида  $L20 \times 018a$  было выявлено положительное сверхдоминирование по этим признакам. В 4-суточных проростках гибридов  $L20 \times L21$ ,  $L20 \times L25$  и  $L25 \times L20$  выявлено положительное сверхдоминирование по величине АЭЗ, а у  $L20 \times 018a$  и  $018a \times L20$  – отрицательное доминирование. По признаку величина ОФП все анализируемые гибриды на 4-е сутки развития проявляли отрицательное доминирование или отрицательное сверхдоминирование. В более поздние сроки развития генотипические различия по величинам АЭЗ и ОФП несколько нивелировались, что указывает на существенное истощение энергетических ресурсов эндосперма [31]. Лишь гибрид  $L20 \times 018a$  по этим признакам, как и по содержанию АТФ и сумме АН, проявлял положительное доминирование. Это может быть обусловлено особенностями генетических систем, где мощная биоэнергетика, внесенная пластомом матери ( $L20$ ), недостаточно эффективно реализуется, поскольку в качестве отцовской формы была использована медленно развивающаяся, но стабильная линия  $018a$  [32]. Аналогичные закономерности динамики интегральных показателей энергообмена у  $F_1$ -гибридов по сравнению с исходными линиями отмечены и в зерновках 4- и 6-суточных проростков этих же генотипов [33]. Для большинства гибридов был характерен промежуточный тип наследования этих параметров, что указывает на преобладание аддитивных эффектов генов. Отмечено доминирование и сверхдоминирование по сухой массе зерновки и интегральным показателям энергетического метаболизма как у низкогетерозисного, так и гетерозисного гибридов, в качестве материнской формы которых использовали линию  $L20$ .

К настоящему времени установлено, что проявление гетерозиса связано, как правило, с активацией биоэнергетических и биосинтетических процессов. Однако исследования в большинстве случаев основаны на сравнительном анализе гибридов первого поколения и исходных родительских форм, тогда как гибриды последующих поколений в этом плане практически не исследованы.

В табл. 5.13 и 5.14 представлены данные по продуктивности, сухой массе 4-суточных проростков и интегральным показателям энергетического метаболизма родительских форм, гибридов  $F_1$  и  $F_2$ .

Сравнительный анализ полученных результатов выявил генотипическую вариабельность по исходной массе зерновки, сухой массе зародыша и целого проростка, а также продуктивности (масса початка и масса зерна с початка) исследуемых форм кукурузы [31]. У  $F_2$ -гибридов, у которых линия  $L20$  использована в качестве отцовской формы ( $L21 \times L20$  и  $L25 \times L20$ ), по сравнению с  $F_1$  отмечен гетерозис по исходной массе зерновки, сухой массе зародыша со щитком и целого проростка. По-видимому, признаки масса зародыша и масса проростка у кукурузы контролируются аддитивно-доминантной системой генов, степень доминирования которых может колебаться от неполного доминирования до сверхдоминирования. Возможно, линия  $L20$  несет комплекс генов, обуславливающих

проявление сверхдоминирования по морфологическим признакам в комбинациях  $F_1$ -гибридов, у которых она участвует в качестве материнской формы. Поэтому у  $F_2$ -гибридов, полученных самоопылением гибридов  $F_1$ , в связи со снижением уровня гетерозиготности происходит заметное уменьшение массы зерновки, зародыша и проростка.

**Таблица 5.13. Морфофизиологические показатели покоящихся семян и 4-суточных проростков (колеоптиль + мезокотиль + корешок), элементы продуктивности у родительских линий,  $F_1$  и  $F_2$ -гибридов кукурузы (на один орган или растение)**

Генотип	Сухая масса (мг)			Высота растения, см	Масса початка, г	Масса зерна с початка, г
	покоящейся зерновки	на 4-е сутки				
		зародыша со щитком	проростка			
Линия						
Л20	221	31,2	53,8	159,3	111,5	94,0
Л21	191	28,9	46,5	163,7	88,4	70,7
Л25	220	36,1	57,1	163,4	120,7	93,8
F <sub>1</sub> -гибрид						
Л20 × Л21	237*	33,5	61,1*	177,0*	116,5	93,7
Л21 × Л20	190	31,1	53,2	186,7*	141,3	109,7
Л20 × Л25	262*	42,0*	62,2*	176,8*	181,8	142,0*
Л25 × Л20	241*	38,4*	59,8	176,8*	190,0	149,3*
F <sub>2</sub> -гибрид						
Л20 × Л21	187	26,8	53,2	166,8	128,7	98,8
Л21 × Л20	226	33,9	59,0*	171,7	126,3	101,3
Л20 × Л25	222	32,2	61,2	180,1*	141,4	109,7
Л25 × Л20	247*	38,6*	64,9*	170,5	157,0	121,7*
НСР <sub>05</sub>	10	2,1	5,0	13,2	20,6	19,4

\* Величины признаков у гибридов, по которым отмечен достоверный гетерозис ( $P \leq 0,05$ ).

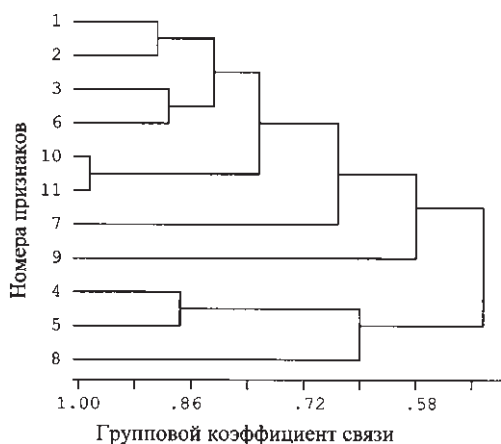
Анализ содержания АТР, суммы АН и величины ОФП показал, что в 4-суточных проростках исследуемых  $F_2$ -гибридов по сравнению с  $F_1$ -гибридами наблюдалась тенденция к снижению этих показателей, что свидетельствует о снижении активности функционирования биоэнергетических процессов (табл. 5.14). Реципрокные  $F_2$ -гибриды, образованные линиями Л20 и Л25, а также Л20 и Л21, по содержанию Рi и величине АЭЗ превосходили лучшую из родительских линий, что может быть обусловлено эпистатическим характером наследования биоэнергетических признаков у них. По величине ОФП гибриды Л20 × Л25 и Л25 × Л20 ( $F_2$ -комбинации) занимали промежуточное положение между исходными линиями, что указывает на аддитивный тип наследования регуляторных параметров дыхательной цепи митохондрий.

Для выявления возможных корреляционных связей между морфофизиологическими и биоэнергетическими показателями, а также признаками, характеризующими продуктивность, у самоопыленных линий,  $F_1$  и  $F_2$ -гибридов был использован метод кластерного анализа (рис. 5.5).

**Таблица 5.14. Интегральные показатели энергетического метаболизма и содержание неорганического фосфата в 4-суточных проростках исходных линий, F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>-гибридов кукурузы (на один проросток: колептиль + мезокотиль + корешок)**

Генотип	Показатель				
	АТФ (нмоль)	сумма АН (нмоль)	АЭЗ (отн. ед.)	ОФП (отн. ед.)	Рi (мкмоль)
<i>Линия</i>					
Л20	90,9	155,0	0,639	0,317	19,8
Л21	76,3	132,3	0,616	0,315	24,7
Л25	93,9	155,3	0,640	0,392	19,5
<i>F<sub>1</sub>-гибрид</i>					
Л20 × Л21	90,5	155,0	0,671*	0,244	26,7*
Л21 × Л20	75,6	142,3	0,619	0,306	25,0
Л20 × Л25	99,3	158,6	0,661*	0,406	24,2*
Л25 × Л20	97,5	155,1	0,675*	0,310	22,2*
<i>F<sub>2</sub>-гибрид</i>					
Л20 × Л21	77,2	133,3	0,632	0,175	24,4
Л21 × Л20	75,4	124,7	0,647	0,266	28,2*
Л20 × Л25	87,7	142,0	0,656	0,397	22,5*
Л25 × Л20	84,8	133,7	0,670*	0,366	22,2*
НСР <sub>05</sub>	8,4	17,1	0,018	0,079	1,5

\* Условные обозначения см. в табл. 5.13.



**Рис. 5.5. Кластерный анализ матрицы парных коэффициентов между признаками морфофизиологическими (1 – сухая масса покоящейся зерновки; 2 – сухая масса зародыша со щитком на 4-е сутки; 3 – сухая масса 4-суточного проростка); биоэнергетическими (4 – содержание АТФ; 5 – сумма АН; 6 – АЭЗ; 7 – ОФП; 8 – Рi); продуктивности (9 – высота растения; 10 – масса початка; 11 – масса зерна с початка)**

Полученные результаты показали достоверную положительную связь между морфофизиологическими признаками и величиной АЭЗ, что указывает на важную роль этого интегрального показателя в регуляции активности процессов накопления биомассы при прорастании [32]. Коэффициенты корреляции между АЭЗ и сухой массой зародыша и проростка на 4-е сутки прорастания составили 0,715 и 0,894 соответственно. Необходимо также отметить прямую зависимость между признаками сухая масса покоящейся зерновки и сухая масса зародыша ( $r = 0,907$ ). Следует обратить особое внимание на выявленную прямую связь морфофизиологических показателей и величины АЭЗ с признаками продуктивности (тесно связанные компоненты 1, 2, 3, 6, 10 и 11 – рис. 5.5).

Проведенный регрессионный анализ также выявил прямую зависимость между признаками масса зерновки до прорастания и масса зерна с початка, отражающего конечную продуктивность (рис. 5.6, А). Аналогичный характер регрессионной зависимости отмечен при сравнительном анализе массы зародыша и массы зерна с початка, массы целого проростка и массы зерна с початка (рис. 5.6, В, С). Между признаками величина АЭЗ в проростках и масса зерна с початка у самоопыленных линий,  $F_1$  и  $F_2$  гибридов также наблюдалась прямая связь (рис. 5.6, D).

Таким образом, анализ полученных результатов показал, что величины ИПЭМ, а также особенности пластических процессов в этиолированных проростках определяются генотипом растения. Проведенные исследования выявили положительную связь между потенциальной мощностью биоэнергетических процессов в этиолированных проростках и комбинационной способностью самоопыленных линий кукурузы. Линии, стабильно показывающие высокую ОКС по продуктивности, характеризовались максимальным содержанием АТР, суммой АН и обратным фосфатным потенциалом. У линий с низкими эффектами ОКС величины анализируемых показателей были низкими. Эти данные указывают на перспективность использования ИПЭМ для оценки исходного селекционного материала на ранних этапах прорастания. Обнаруженные различия в величинах интегральных показателей биоэнергетики, интенсивности ростовых процессов и эффектах ОКС между близкородственными линиями (Л120 и Л121) можно объяснить различной степенью инбредной депрессии. По особенностям изменений в системе энергетического

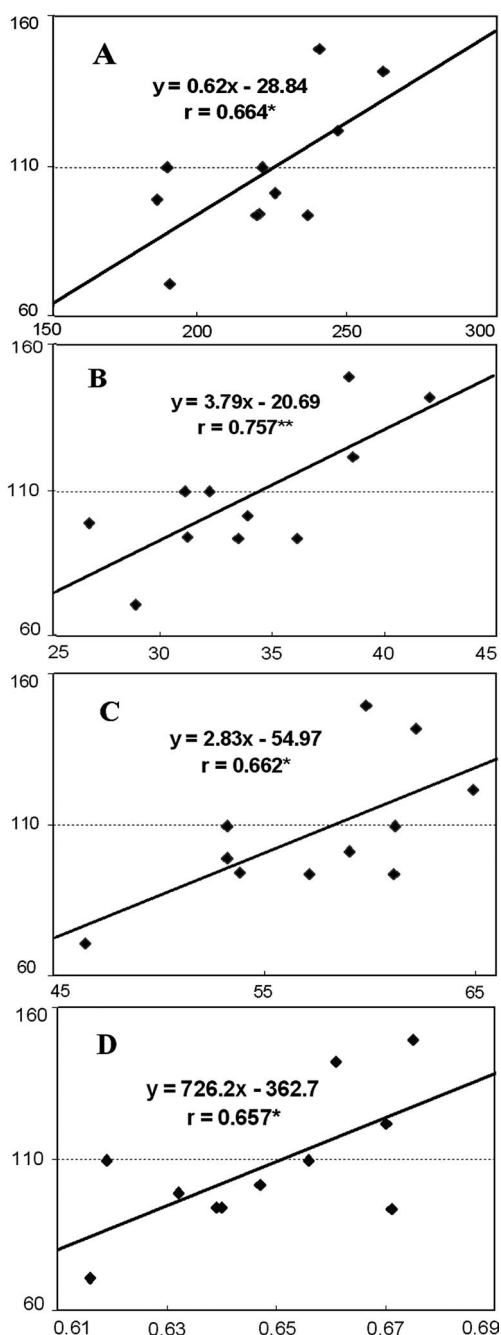


Рис. 5.6. Зависимость между морфофизиологическими признаками: исходной массой зерна до прорастания (А), сухой массой зародыша (В), массой целого проростка (С), величиной АЭЗ (D) и массой зерна с початка самоопыленных линий,  $F_1$ ,  $F_2$ -гибридов кукурузы ( $r$  – коэффициент парной корреляции при  $*P \leq 0,05$  и  $**P \leq 0,01$ )

метаболизма в этиолированных проростках этих линий можно предположить, что инбредная депрессия затрагивает в первую очередь систему окислительного фосфорилирования [32]. Показано, что при инбридинге в фотосинтезирующих тканях проростков линии с более высокой степенью инбридинга (Л21) наблюдается ингибирование компонента, локализованного между реакционными центрами фотосистем I и II, что приводит к значительному снижению транспорта электронов по всей электрон-транспортной цепи [34].

Сравнительное изучение линейных и гибридных форм кукурузы показало превышение величин ИПЭМ (АТР и сумма АН) над лучшим родителем в 4-суточных этиолированных проростках тех гибридных комбинаций, где в качестве материнской линии выступала линия с высокой мощностью биоэнергетических процессов и высокой ОКС. У низкогетерозисных гибридов относительно высокий энергетический потенциал не реализуется, так как при скрещивании близкородственных линий снижается активность биосинтетических процессов. Поскольку гетерозис по продуктивности обеспечивается эффективным функционированием основных энергообразующих систем клетки – фотофосфорилирования, окислительного фосфорилирования, гликолиза, ПФП и цикла трикарбоновых кислот, можно заключить, что в зависимости от характера ядерных и цитоплазматических взаимодействий генетического материала возникают благоприятные условия для дискретного увеличения эффективности одной или нескольких энергообразующих систем. Это и обеспечивает высокую сбалансированность биоэнергетических и ростовых процессов, что, в конечном итоге, приводит к проявлению гетерозисного преимущества.

Анализ данных по изучению  $F_1$  и  $F_2$ -гибридов кукурузы на стадии гетеротрофного роста также выявил прямую зависимость между морфологическими признаками, ИПЭМ и зерновой продуктивностью. Для большинства изученных гибридных комбинаций проявление гетерозиса по продуктивности в  $F_1$ , а также депрессия по этому признаку у  $F_2$ -гибридов обусловлены морфофизиологическими особенностями прорастающих семян, которые являются следствием эффективности функционирования биоэнергетических процессов. Обнаруженная прямая корреляция между величиной соотношения фитин / Рi в покоящихся зерновках линий и гибридов кукурузы и массой зерна с початка может являться подтверждением связи генетических и биоэнергетических процессов.

В результате проведенных исследований была выявлена органная специфичность проявления эффективности и потенциальной мощности энергообмена. Показано, что около 50% общеорганизменного пула компонентов адениловой системы содержится в прорастающих зерновках, что указывает на ведущую роль этого органа в определении активности энергетического метаболизма при прорастании. В остальных органах проростка уровень адениловых нуклеотидов был ниже. Поэтому при анализе соотношений энергетических и пластических процессов и определении их потенциальной мощности необходимо учитывать особенности развития как отдельных органов, так и всего организма.

Полученные результаты являются подтверждением физиологической гипотезы гетерозиса Е. Ashby [3]. Обнаружено, что ускоренный рост гетерозисного



гибрида кукурузы сопровождается интенсивным гидролизом фитина и активным вовлечением неорганического фосфата в процессы энергообмена и биосинтеза нуклеиновых кислот. Показано, что преимущество  $F_1$ -гибридов над исходными линиями в интенсивности накопления биомассы проростками и активности метаболических процессов особенно выражено на начальных этапах прорастания. Поэтому исходное превосходство  $F_1$ -гибридов по биомассе зерновки и зародыша, эффективность биоэнергетических реакций и скорость накопления биомассы в проростке может служить предпосылкой более активного роста при переходе к автотрофному типу питания. Выявленные достоверные корреляции между интегральными показателями энергетического метаболизма, содержанием нуклеиновых кислот, величиной биомассы зародышей семян кукурузы и продуктивностью свидетельствуют о взаимосвязи генетических и энергетических процессов в клетке и указывают на возможность использования ИПЭМ в разработке критериев ранней диагностики гибридных генотипов.

## 5.2. Физиологические аспекты гетерозиса у томатов в культуре *in vitro*

Для выяснения физиолого-биохимических механизмов гетерозиса и разработки тестов его прогнозирования многие исследователи придают особое значение сравнительному изучению активности наиболее важных метаболических систем, направленных на энергообеспечение роста. Однако информация об особенностях энергетического метаболизма в связи с проявлением гетерозиса немногочисленна и в большинстве случаев ограничивается констатацией фактов об активности ферментов, содержании и возрастной динамике макроэргических соединений [4]. В нашем исследовании основное внимание было сосредоточено на изучении активности функционирования отдельных этапов дыхательного метаболизма в фотосинтезирующих тканях растений томатов, учитывая их взаимодействие, причем исследовалась биоэнергетическая функция этих процессов.

Рост растений, а также их продуктивность являются результатом протекания биохимических процессов, эффективность которых в значительной степени зависит от интенсивности функционирования энергообразующих систем клетки. В зеленом растении генерация энергии осуществляется при фотосинтезе и в ходе реакций дыхательного метаболизма, который включает гликолиз, пентозофосфатный путь окисления глюкозы, цикл трикарбоновых кислот, электрон-транспортную цепь митохондрий, сопряженную с окислительным фосфорилированием. При фотосинтезе растения производят энергетически богатые органические соединения (сахара) из энергетически бедных  $CO_2$  и  $H_2O$ , используя энергию поглощаемых хлорофиллами квантов света. В клеточном дыхании сахара  $((CH_2O)_n)$  превращаются в  $CO_2$  и  $H_2O$ , а свободная энергия запасается в химических связях других молекул (ATP, NADH, NADPH). Из этого следует, что основная функция фотосинтеза состоит в поставке строительного материала, а дыхание необходимо для изготовления строительных блоков (интермедиаторов) и извлечения энергии для построения растительного организма.

Преобразование энергии света в клетке представляет собой большую и сложную систему процессов, которые происходят в мембранах ряда органелл. В сущности, клетка – упорядоченная и разветвленная система мембран, большая часть которой предназначена для выполнения энергетической функции. Особенно энергетическая специализация выражена в хлоропластах и митохондриях, которые вместе с плазмолеммой, пероксисомами и другими органеллами составляют внутриклеточную мембранную энергосистему – интегральный энергопреобразующий аппарат, регулирующий в целом преобразование световой энергии в клетке. Наличие внутриклеточной мембранной энергосистемы является одним из условий для одновременного прохождения в растительной клетке процессов фотосинтетической и нефотосинтетической трансформации. В фотохимических реакциях фотосинтеза, которые осуществляются в мембранах тилакоидов хлоропластов с использованием энергии квантов света, образуются NADH, NADPH, АТФ и выделяется  $O_2$ . В биохимических реакциях фотосинтеза, проходящих в строме хлоропластов, NADH, NADPH и АТФ используются для восстановления  $CO_2$ . Первичные ассимилянты с высокой скоростью и в больших количествах выходят из хлоропластов в цитоплазму, где служат основой многочисленных биосинтезов. Процессы дыхания начинаются с метаболизма глюкозы. Однако содержание глюкозы в растительных клетках очень мало, так как конечным продуктом фотосинтеза является сахароза, которая у многих видов растений служит основной транспортной формой фотоассимилятов. Следует подчеркнуть, что кроме сахарозы дыхательным субстратом являются также запасные углеводы растений – крахмал, фруктозаны и др., которые подвергаются гидролизу. При гликолизе, который осуществляется в пластидах и цитозоле, происходит окисление глюкозы, в результате чего образуются пируват, АТФ и NADH. В окислительном пентозофосфатном пути, компартментализируемом в цитоплазме и пластидах, как и в гликолизе, происходит превращение гексозофосфата и образуются NADPH и C-скелеты, необходимые для многих метаболических реакций. В цикле Кребса (цикл трикарбоновых кислот), который находится в митохондриях, при окислении субстратов энергия запасается в виде восстановленных коферментов (NADH, FADH) и АТФ, образующихся в результате субстратного фосфорилирования на уровне сукцинил-СоА. В дыхательной электрон-транспортной цепи, локализованной во внутренней мембране митохондрий, образуются энергетические эквиваленты (NADH, NADPH, АТФ) и промежуточные метаболиты.

Фотосинтез и дыхание по своей сути являются процессами, обеспечивающими материально-энергетическую основу жизнедеятельности растений. Так как фотосинтез и дыхание поставляют необходимые для роста и поддержания растительных клеток АТФ, NADH, NADPH и другие метаболиты, то эти процессы должны тесно взаимодействовать. По проблемам взаимосвязи фотосинтеза и дыхания существует обширная литература [35, 36]. Представления об их взаимодействии в последние десятилетия значительно изменялись – от отрицания самой возможности дыхания на свету во время фотосинтеза [37] до активации дыхания светом [38]. Было показано, что по мере становления фотосинтеза и включения реакций фотофосфорилирования роль дыхания в общем энергетическом

обеспечении клетки снижается [36]. Авторы полагают, что активация фотосинтеза сопровождается подавлением дыхания и изменением интенсивности отдельных звеньев в цепи реакций дыхательного метаболизма. Л. А. Филиппова и др. [35, 39], систематизировав данные о влиянии света и фотосинтеза на основные этапы темнового дыхания, пришли к заключению, что окислительный пентозо-фосфатный путь (ПФП), гликолиз и митохондриальное окислительное фосфорилирование на свету ингибированы, цикл трикарбоновых кислот (ЦТК) при этом активно функционирует. Тот факт, что реакции этого цикла в фотосинтезирующих тканях растений не ингибированы, некоторые авторы объясняют тем, что углерод для работы цикла Кребса может поставляться непосредственно из фотосинтеза [40]. Для метаболизма ассимилирующих клеток и тканей листа функционирование ЦТК в митохондриях на свету играет исключительно важную роль [41]. По данным Н. С. Мамушиной и др. [42], при интенсивном метаболизме и высокой скорости утилизации АТФ в клетках не происходит ингибирования гликолиза и окислительного звена ПФП. Если происходит ингибирование вышеназванных процессов, то его механизм, по мнению авторов, заключается в конкуренции между энергогенетирующими этапами дыхания и фотосинтезом за ADP, P<sub>i</sub> и NADP в цитоплазме. **Митохондриальное дыхание также может активизироваться на свету, особенно при пониженной активности фотосинтеза зеленых листьев [40].** Основываясь на том, что C-скелеты, восстановитель и АТФ вводятся в метаболизм с органическим субстратом (глюкоза), а роль дыхания состоит в обеспечении энергетическими эквивалентами трансформации субстрата в биомассу за счет полного окисления субстрата, была рассчитана потребность роста высших растений в энергии [43]. Эти результаты, по мнению авторов, могут быть косвенным доказательством более тесного сопряжения дыхательного метаболизма с процессами роста растений, чем фотосинтез, поэтому дыхательный метаболизм не может быть полностью ингибирован. Имеются также данные о высокой скорости дыхательного метаболизма в интенсивно растущих растениях на свету [44]. Предполагается, что в листьях функционирует модифицированный тип энергообмена, необходимый для синтеза экспортируемых фотосинтетических форм ассимилятов. Такой дыхательный метаболизм может быть связан с синтезом сахарозы в цитозоле или обусловлен окислением фотодыхательных интермедиаторов в митохондриях. Таким образом, данные литературы указывают на то, что функциональные связи между фотосинтезом и дыханием состоят не только в подавлении дыхания фотосинтезом, а и в активизации на свету окислительных процессов дыхательного метаболизма, стимулирующих биосинтетические реакции, эффективность которых может служить одним из факторов повышения продуктивности растений.

Но не только дыхание зависит от фотосинтеза, а и фотосинтетическая активность обусловлена функционированием митохондриальной электрон-транспортной цепи [45]. Являясь метаболическим акцептором восстановленного углерода, дыхание способствует поддержанию высокой активности фотосинтеза. Показано, что дыхание защищает фотосинтез от фотоингибирования, отвлекая в окислительную электрон-транспортную сеть избыток редокс-эквивалентов из электрон-

транспортной цепи хлоропластов [46]. Рассматривая проблему взаимосвязи фотосинтеза и дыхания, необходимо подчеркнуть ее актуальность для выяснения значимости основных процессов метаболизма растительной клетки в формировании продуктивности сельскохозяйственных культур.

Дыхание – характерный и важный признак живой материи – обладает двойственной природой. С одной стороны, это процесс, использующий ассимилированный при фотосинтезе углерод, а с другой, является источником энергии и метаболитов, играющих значительную роль в созидательном, конструктивном обмене веществ. Биологическая роль дыхания состоит в обеспечении организма энергией, необходимой для процессов поддержания, протекающих с ее затратой, и высокоактивными веществами, принимающими участие в клеточном обмене. Вместе с тем при всей очевидности связи дыхания с жизнедеятельностью растения трудно установить механизмы зависимости процессов образования различных структур, движения и других проявлений от дыхания. История формирования концепции дыхания как основного процесса жизнедеятельности растений достаточно подробно описана О. А. Семихатовой [47]. По современным представлениям дыхание растений – комплексная система, включающая три типа процессов: метаболизм соединений углерода, транспорт электронов и оборот фосфорилированных и восстановленных продуктов. Суммарное уравнение дыхания можно представить следующим образом:



которое указывает на природу основного дыхательного субстрата, подвергающегося окислению, и конечные продукты окислительно-восстановительных превращений дыхательного материала [48]. Однако общее уравнение дыхания не отражает важнейших биохимических свойств этого процесса, заключающихся в образовании множества метаболитов, которые участвуют в биосинтетических реакциях построения и обновления клеточных структур и специализированных синтезах (образование продуктов вторичного метаболизма). Другими словами, дыхание представляет собой сложную цепь многоступенчатых и циклических превращений, в ходе которых дыхательный субстрат (углеводы) постепенно окисляется. В этих реакциях участвует большое количество ферментов и переносчиков. Для контроля дыхательного метаболизма целого организма или отдельных органов, по-видимому, важны доступность субстрата и потребность в метаболитах и энергии. Тонкий контроль дыхания в клетках растений осуществляется при участии адениловых и пиридиновых нуклеотидов, ключевых ферментов дыхательных путей и отдельных метаболитов.

В качестве материала для исследований использованы три сорта томатов (*Lycopersicum esculentum* L.) селекции ТСХА: Премьер Тм, Сон Тм Cr F<sub>1</sub>, Кар Тм и шесть линий F<sub>6</sub> – F<sub>7</sub> поколений инбридинга: В-82, Виолент, Тропсон, Эдит, Полусет, Сократ, на основе которых созданы многие промышленные гибриды этой культуры. Анализируемые сорта и линии томатов были включены в систему диаллельных скрещиваний. Проводили только прямые скрещивания – 36 гибридных комбинаций. Среди анализируемых форм томатов наибольшей урожай-

ностью (масса плодов) и величинами эффектов ОКС характеризовались сорта Премьер, Кар и линия Тропсон. Линейно-сортовой F<sub>1</sub>-гибрид Сократ × Премьер, сортолинейный Сон × Тропсон и межсортовой Кар × Сон превосходили по массе плодов как родительские формы, так и остальные гибридные комбинации.

Таблица 5.15. Оценка эффектов общей ( $\hat{g}_i$ ), констант специфической ( $\hat{S}_{ij}$ ) комбинационной способности и варiances специфической ( $\sigma^2_{S_i}$ ) комбинационной способности томатов

Материнская форма	Отцовская форма								
	Тропсон	Эдит	Полусет	Премьер	В-82	Виолент	Сон	Кар	Сократ
	$\hat{S}_{ij}$								
Тропсон									
Эдит	0,08								
Полусет	0,08	–0,36							
Премьер	–0,11	–0,08	–0,20						
В-82	0,27	–0,09	–0,01	0,05					
Виолент	0,08	–0,18	0,01	0,09	–0,19				
Сон	0,55	0,12	–0,01	0,18	–0,08	–0,20			
Кар	–1,03	–0,48	0,41	–0,01	0,13	0,47	0,33		
Сократ	0,07	0,81	0,08	0,08	–0,26	–0,09	0,18	0,04	
ОКС родителя ( $\hat{g}_i$ )	–0,21	–0,07	0,17	0,20	–0,11	–0,08	–0,01	0,05	0,05
Варiances СКС ( $\sigma^2_{S_i}$ )	1,92	1,35	0,32	0,03	0,12	0,33	1,63	0,24	2,02
HCP <sub>05</sub> $\hat{S}_{ij}$	0,16								
$\hat{g}_i$	0,13								
$\sigma^2_{S_i}$	0,43								

Степень гетерозиса по этому признаку у вышеназванных гибридов составляла 26,3, 22,2 и 23,7% соответственно. Гибрид Сон × Премьер по продуктивности находился на уровне лучшего родителя, а сортолинейные гибридные комбинации Кар × Тропсон и Премьер × Тропсон уступали худшему из родителей на 3,0 и 19,8% соответственно.

Поскольку проявление гетерозисного эффекта может зависеть от условий произрастания гибридного организма, надежным способом сохранения генетической и физиологической однородности является метод культуры тканей. Для микроклонального размножения *in vitro* исследуемых генотипов была использована агаризованная среда Мурасиге–Скуга без гормональных добавок [49]. Анализ продуктивности исследуемых форм проводили на растениях, полученных после пересадки расчлененных проростков в теплицу. Для морфофизиологического и биохимического анализов использовали растения в возрасте 36–40 дней на стадии пяти листьев, культивируемых *in vitro* и прошедших предварительный сравнительный анализ по элементам продуктивности.

Размер ассимиляционной поверхности листа – основного фотосинтезирующего органа растений – оказывает существенное влияние на уровень накопления органических веществ в нем [50]. Интенсивный прирост листьев на ранних

этапах роста растений при отсутствии конкурентных взаимоотношений между ними теоретически должен повышать фотосинтез целого растения. Считается, что площадь листьев является одним из важнейших факторов, влияющих на развитие растений и конечный урожай [51]. Данные литературы показывают, что гетерозис по площади листьев служит предпосылкой высокой урожайности гибридов  $F_1$  у различных культур [52, 53].

Листовую поверхность растений можно характеризовать количественно и качественно. К количественным характеристикам листового аппарата относится площадь листа. В наших экспериментах в условиях культуры *in vitro* в рассматриваемом наборе генотипов не выявлено достоверного преимущества гибридов над исходными формами по площади листовой поверхности (рис. 5.7, С). Исключение составили только сортолинейные гибридные комбинации Сон × Тропсон и Кар × Тропсон, которые проявляли достоверный гетерозис по данному признаку. Следует отметить, что у гибрида Кар × Тропсон превышение площади ассимиляционной поверхности листьев сопровождается интенсивным накоплением сухой массы по сравнению с исходными формами. По-видимому, у  $F_1$ -гибридов томатов, обладающих хорошо развитой листовой поверхностью, плотный мезофилл листа создает оптимальные условия для интенсивной ассимиляции  $CO_2$ , в результате чего идет усиленное накопление биомассы, которое обуславливает проявление гетерозисного эффекта по данному признаку [54].

Однако высокие количественные характеристики (размеры листовой поверхности) не всегда являются предпосылкой повышенной урожайности. К примеру, сортолинейный гибрид Кар × Тропсон, проявлявший достоверный гетерозис по площади листьев, уступал по продуктивности обеим исходным формам. Следует отметить, что между накоплением биомассы гибридным растением и развитием площади листовой поверхности не всегда обнаруживается прямая зависимость. Кажущееся несоответствие между этими признаками может быть вскрыто при помощи сравнительного анализа морфофизиологических характеристик листового аппарата [55, 56]. В качестве таких показателей используют LAR (leaf area ratio), УППЛ (удельная поверхностная плотность листа) [57] и содержание хлорофилла.

LAR определяется как отношение площади ассимилирующей поверхности листьев к биомассе надземной части растения и характеризует производительность работы листового аппарата – чем ниже этот показатель, тем эффективнее «работает» растение. Результаты наших исследований выявили широкую вариабельность величин LAR у линий и сортов томатов, причем этот показатель у них был достоверно выше, чем у гибридов (рис. 5.8, А). Сравнительный анализ средних величин LAR по группам «сорта и линии» и «гибриды» обнаружил преимущество сортолинейного материала. Низкие величины LAR у всех анализируемых  $F_1$ -гибридов могут свидетельствовать о более эффективном функционировании ассимиляционной поверхности у гетерозиготных растений томатов. Однако отмеченное преимущество – низкие значения LAR – не у всех гибридов (Кар × Тропсон и Премьер × Тропсон) реализуется в гетерозисном преимуществе по продуктивности.



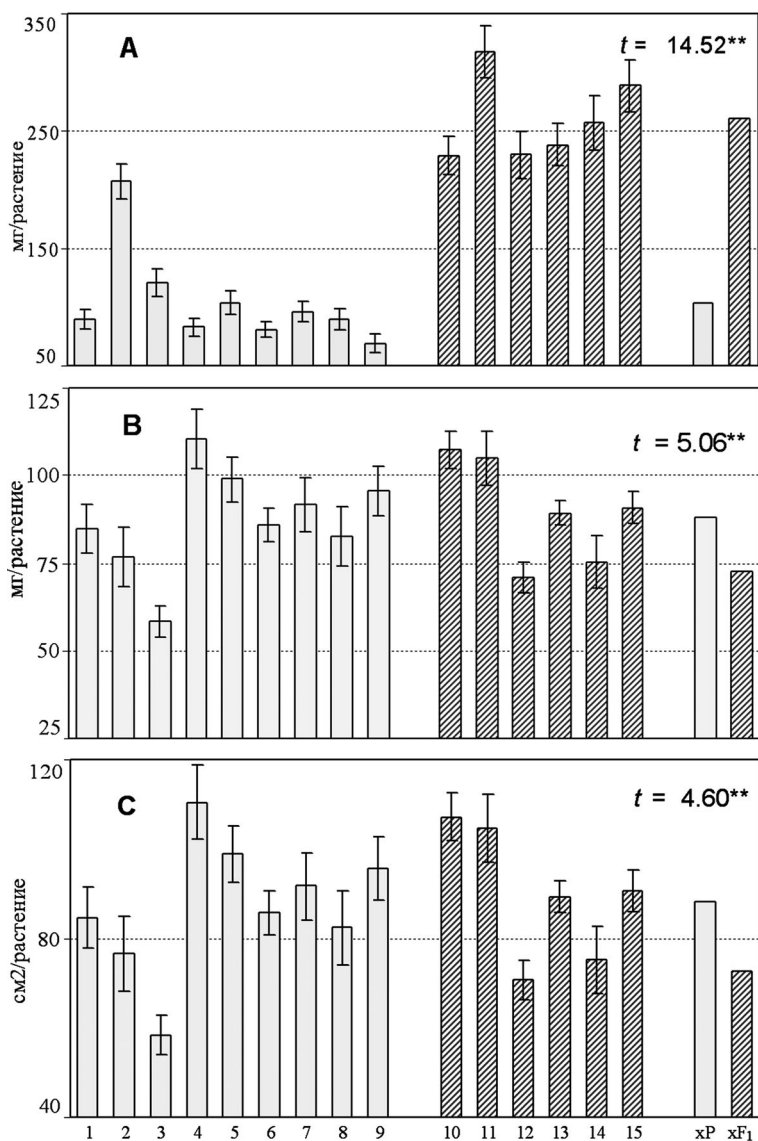


Рис. 5.7. Сухая масса листьев (А), стеблей (В) и площадь листьев (С) у сортов, линий и гибридов (1 – Тропсон, 2 – Эдит, 3 – Полусет, 4 – Премьер, 5 – В-82, 6 – Виолент, 7 – Сон, 8 – Кар, 9 – Сократ) и F<sub>1</sub>-гибридов томатов (10 – Сон × Тропсон, 11 – Кар × Тропсон, 12 – Кар × Сон, 13 – Сон × Премьер, 14 – Премьер × Тропсон, 15 – Сократ × Премьер); xP – средняя величина признака у сортов и линий; xF<sub>1</sub> – средняя гибридных комбинаций. *t*-Критерий Стьюдента отражает достоверность различий средних величин исследуемых параметров у родителей и гибридов при  $^{**}P \leq 0,01$

УППЛ отражает относительное содержание массы ассимилирующей ткани листа в единице площади листовой поверхности и может служить интегральным показателем мезоструктурной организации листа, определяющим интенсивность фотосинтеза. УППЛ является одной из качественных характеристик структурной организации листа. Среди исследуемых сортов и линий максималь-

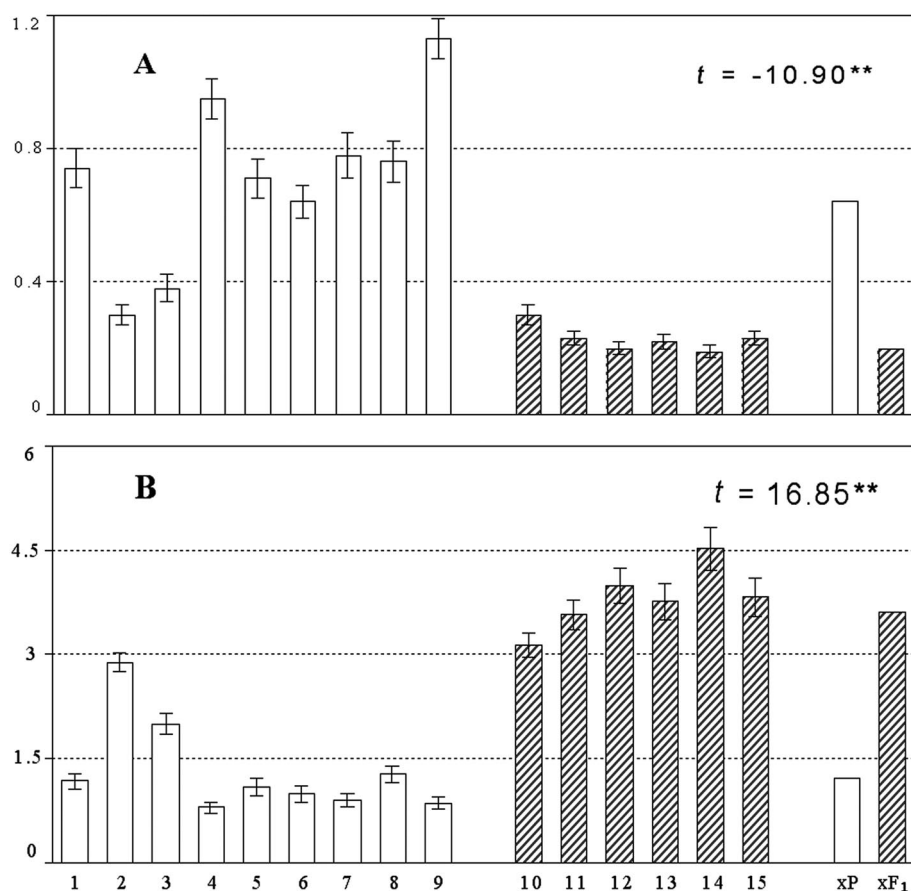


Рис. 5.8. LAR (отношение площади листьев к биомассе растений, см²/мг) (А) и УППЛ (удельная поверхностная плотность листа, мг/см²) (В) сортов, линий и гибридов томатов. Обозначения те же, что и на рис. 5.7

ное значение этого показателя выявлено у линии Эдит (рис. 5.8, В). Все гибридные генотипы по УППЛ достоверно превосходили родительские формы, что может указывать на повышенную фотосинтетическую активность. По данным литературы, высокое содержание сухого вещества в единице площади листа характерно для генотипов с повышенной интенсивностью фотосинтеза [58], что может являться результатом увеличения количества структурных и функциональных элементов фотосинтеза в единице площади листа (содержание зеленых пигментов) [59].

Успех селекционной работы в значительной степени определяется полнотой знаний о потенциальных возможностях генотипов и взаимосвязях между признаками, определяющими фотосинтетическую продуктивность и урожайность при одинаковых условиях выращивания. Значение того или иного показателя в формировании урожая оценивается по тому, насколько он достоверно коррелирует с признаками, характеризующими продуктивность. Корреляционно-регрессионный анализ зависимости между показателями фотосинтеза и морфологиче-

скими признаками у  $F_1$ -гибридов томатов и их родительских форм выявил тесную связь между величинами LAR и УППЛ, с одной стороны, и накоплением биомассы, с другой (рис. 5.9) [56].

Из рис. 5.9 видно, что характер зависимости между названными показателями оказался противоположным – сухая масса листьев у исследуемых генотипов возрастала при увеличении УППЛ (рис. 5.9, В) и, напротив, снижалась при уменьшении отношения площади ассимилирующей поверхности листьев к их биомассе (рис. 5.9, А).

Фотосинтез является основным процессом, определяющим потенциал урожайности сельскохозяйственных культур. Количество поглощенной и превращенной зелеными растениями энергии в значительной мере зависит от их биологических особенностей и генетической конституции, прежде всего от структуры и физиологических функций фотосинтетического аппарата. Растительная клетка – это полимембранная, оптическая и энергетическая система, выполняющая множество процессов и функций, которые в разных органеллах прямо или опосредованно регулируются действием света. Внутриклеточное действие света отражает многообразную зависимость процессов в растениях от фоторецепторов, поглощающих кванты света. К фоторецепторам-пигментам в растительном мире относится большой набор соединений: хлорофиллы, каротиноиды, фитохром, антоцианы, фикобилины и др. Наиболее общее представление о развитии фотосинтетического аппарата можно составить по содержанию зеленых пигментов. Значение хлорофилла для фотосинтеза как основы фотоэнергетики растений очень велико: хлорофилл – главный трансформатор световой энергии в химическую и электрическую. Его изучению посвящено множество исследований. Следует отметить, что данные литературы по изменчивости пигментов пластид у растений, характеризующиеся различной продуктивностью и происхождением (сорт, линия, гибрид и т. д.), весьма противоречивы. Эти противоречия можно объяснить различными темпами биосинтеза пигментов, специфическими для каждого вида растения и зависящими от условий произрастания, онтогенеза листа и растения в целом. В литературе имеются сообщения о более эффективном функционировании фотосинтетического аппарата у высокопродуктивных форм растений [60]. У сортов проса выявлена широкая генотипическая изменчивость по интенсивности фотосинтеза и содержанию хлорофилла при неизменной площади и удельной массе листьев, а также

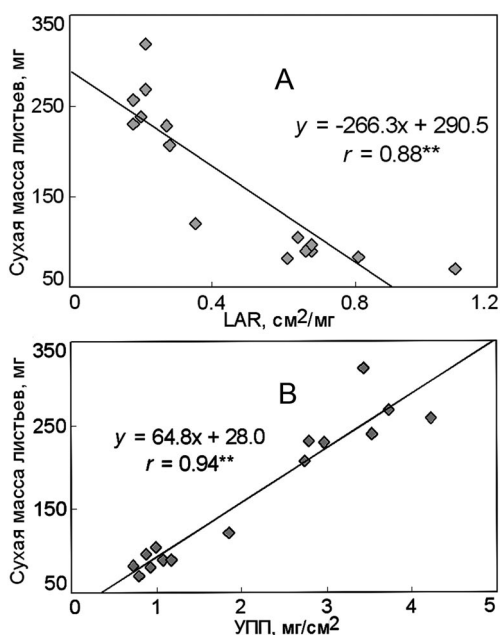


Рис. 5.9. Зависимость между сухой массой листьев и величинами LAR (А) и удельной поверхностной плотностью листьев (УППЛ) (В) у сортов, линий и гибридов томатов (\*\* $P < 0.01$ )

обнаружена высокая корреляция между интенсивностью фотосинтеза, общей сухой массой растений при уборке и продуктивностью исследуемых генотипов [61]. Генетический анализ содержания хлорофилла в листьях растений показал, что значительная часть общей генетической вариации принадлежит генам с аддитивным действием, что предполагает возможность селекционного улучшения данного признака у различных культур [62, 63].

К качественным характеристикам фотосинтетического аппарата растений относятся содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла  $a$ , хлорофилла  $b$  и суммы хлорофиллов  $a + b$ ), по уровню которых можно составить наиболее общее представление о развитии ассимилирующей системы. Среди изученных линий и сортов томатов по высокой концентрации пигментов в листьях – сумма хлорофилла ( $a + b$ ) – выделялись линия Эдит и сорт Сон. Однако у этих образцов были выявлены средние показатели площади листовой поверхности, что, по-видимому, позволяет отнести их к формам с интенсивным типом развития фотосинтетического аппарата [49]. Высокопродуктивный сорт Премьер характеризовался относительно невысоким содержанием хлорофилла, однако имел самую большую листовую поверхность, т. е. фотосинтетический аппарат данного сорта развивается по экстенсивному типу. Гетерозисный эффект по содержанию суммарного хлорофилла обнаружен у всех гибридных комбинаций. Самая высокая величина суммы хлорофиллов ( $a + b$ ) отмечена у сортолинейного (Премьер  $\times$  Тропсон) и межсортового (Сон  $\times$  Премьер)  $F_1$ -гибридов, которые достоверно превышали родительские формы по этому показателю. Гетерозисный эффект по содержанию суммарного хлорофилла у них составил 69 и 42% соответственно. Увеличение количества зеленых пигментов у вышеуказанных гибридов по сравнению с исходными формами обусловлено достоверным превышением как уровня хлорофилла  $a$  (~ на 86 и 39%), так и содержания хлорофилла  $b$  (на 27 и 51%). Данные гибриды характеризовались интенсивным накоплением сухой массы листьев (рис. 5.7, А) и средней величиной площади листовой поверхности (рис. 5.7, С). Возможно, относительно малая площадь ассимиляционной поверхности листьев компенсируется формированием большого числа светособирающих комплексов, включающих хлорофилл, которые и обеспечивают энергией рост и развитие растений [49, 64].

Представлялось важным оценить не только содержание отдельных форм зеленых пигментов в растении, но и их соотношение (хлорофилл  $a$  / хлорофилл  $b$ ). По данным Ochesanu et al. [65], исследовавшим фенотипические и генотипические корреляции между содержанием хлорофилловых пигментов, с одной стороны, и морфофизиологическими признаками проростков и показателями урожайности, с другой стороны, наиболее достоверные генетические корреляции обнаружены для отношения хлорофилл  $a$  / хлорофилл  $b$ . По мнению авторов, соотношение пигментов может влиять на ростовые процессы на ранних стадиях развития растений, оказывая влияние на потенциал урожайности. Проведенное нами изучение отношения хлорофилл  $a$  / хлорофилл  $b$  показало, что листья и стебли томатов имеют разное соотношение фотосинтетических пигментов (табл. 5.4).

Таблица 5.16. Содержание хлорофилла (Хл) в листьях растений томатов, мг/г сырой массы

Сорт, линия, гибрид	Показатель			
	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл ( <i>a</i> + <i>b</i> )	Хл <i>a/b</i>
Тропсон	1,025	0,382	1,407	2,68
Эдит	1,576	0,539	2,115	2,92
Полусет	1,009	0,279	1,288	3,62
Премьер	1,086	0,391	1,477	2,78
В-82	1,039	0,382	1,421	2,72
Виолент				
Сон	1,289	0,430	1,719	3,00
Кар	0,954	0,279	1,233	3,42
Сократ	0,999	0,371	1,370	2,69
Сон × Тропсон	1,590	0,503	2,093	3,16
Кар × Тропсон	1,491	0,493	1,984	3,02
Кар × Сон	1,572	0,409	1,981	3,84
Сон × Премьер	1,788	0,651	2,439	2,75
Премьер × Тропсон	2,015	0,487	2,502	4,14
Среднее сортов и линий	1,122**	0,382**	1,504**	2,94**
Среднее F <sub>1</sub> -гибридов	1,691**	0,509**	2,200**	3,32*
НСР <sub>05</sub>	0,280	0,117	0,353	0,61

Примечание. *t*-Критерий Стьюдента отражает достоверность различий средних величин исследуемого признака у сортов и линий, F<sub>1</sub>-гибридов при \**P* < 0,05, \*\**P* < 0,01.

Для оценки функционирования основных этапов дыхательного метаболизма были использованы следующие показатели: величины активности глюкозо-6-фосфатдегидро-геназы (Г-6-ФД), 6-фосфофруктокиназы (6-ФФК) и цитохром-С-оксидазы (ЦО), содержание адениловых нуклеотидов (AMP, ADP, ATP), окисленных и восстановленных форм никотинамидных коферментов (NAD<sup>+</sup>, NADH, NADP<sup>+</sup>, NADPH), их суммы и соотношения (NADH/NAD<sup>+</sup>, NADPH/NADP<sup>+</sup>).

Функции пентозофосфатного пути (ПФП) в обмене веществ обеспечиваются двумя его основными метаболитами: рибозо-5-фосфатом и NADPH. Метаболизм глюкозы через пентозный шунт имеет принципиально значение при создании необходимого фонда пентоз для биосинтеза РНК и ДНК. Второй специфический его продукт – восстановленная форма NADP, который образуется в окислительном звене ПФП, участвует в синтезе нуклеиновых оснований, в превращении рибонуклеотидов в дезоксирибонуклеотиды, в митохондриальном процессе обратимого β-окисления жирных кислот, в образовании аминокислот, структурных компонентов белков и др. [4]. Существует более 40 дегидрогеназ, в состав которых входит NADP. В зеленом растении ПФП совместно с фотосинтезом вносит определенный вклад в восстановительный потенциал клетки [37]. Функционирование этого пути в хлоропластах необходимо для поддержания оптимальной фотохимической активности хлоропластов через образующийся 6-фосфоглюконат, который контролирует две реакции цикла Кальвина, а образующийся NADPH может быть использован в биосинтезе липидов мембран хлоропластов [66].

Интенсивность функционирования пентозофосфатного шунта в зеленых листьях томатов оценивали по активности Г-6-ФД, ключевого (лимитирующего) фермента окислительного звена ПФП. Результаты исследований, представленные на рис. 5.10, показали, что активность этого фермента в листьях изученных сортов и линий томатов невысока. Лишь у линий Тропсон и Сократ были обнаружены относительно высокие значения Г-6-ФД, что свидетельствует о повышенной активности функционирования ПФП. Возможно, такие величины активности фермента у вышеназванных линий обусловлены повышенной потребностью в NADPH для восстановительных биосинтезов.

Никотинамидные коферменты, в том числе NADP<sup>+</sup> и NADPH, являются аллостерическими регуляторами активности ряда ключевых ферментов клеточного метаболизма, в частности Г-6-ФД. Максимальный уровень восстановленного NADP выявлен у продуктивной линии Тропсон, для которой отмечена высокая активность Г-6-ФД, минимальный – у линии Сократ (табл. 5.17). По содержанию окисленного NADP линия Эдит превосходила остальные исследуемые сорта и линии, которые по величине этого показателя незначительно отличались друг от друга. Кроме того, у вышеназванной линии уровень восстановленного NADP имеет достаточно высокую величину, хотя и ниже, чем у линии Тропсон.

В зеленых листьях гибридных комбинаций активность Г-6-ФД также невысока (рис. 5.10). Минимальная величина этого показателя обнаружена у линейно-сортового гибрида Сократ × Премьер. При сравнении полученных данных с результатами по активности фермента у сортов и линий томатов обнаружено, что у гибридных генотипов этот показатель достоверно ниже. Возможно, это объясняется тем, что у гибридных растений более интенсивно функционирует фотосинтетический аппарат, благодаря чему в клетке создается достаточно высокий пул восстановленного NADP, который ингибирует ПФП [67]. Подтверждением этого факта могут являться данные табл. 5.16, которые показывают, что исследуемые гибридные генотипы достоверно превосходят линии и сорта по суммарному содержанию хлорофилла.

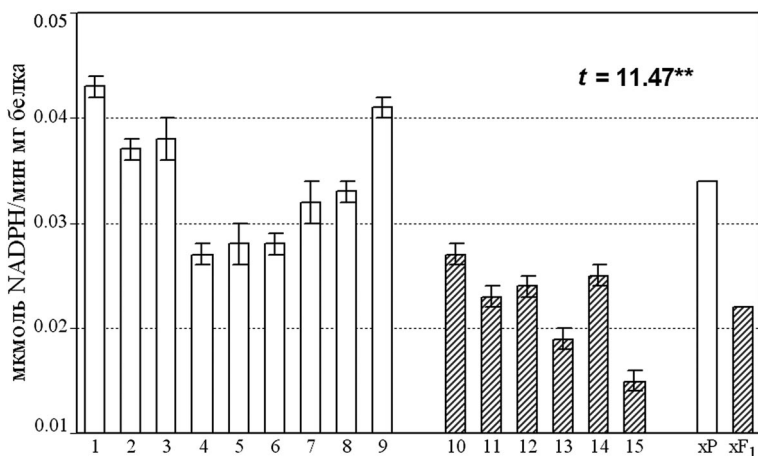


Рис. 5.10. Активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в листьях сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов томатов. Обозначения те же, что и на рис. 5.7



Таблица 5.17. Содержание никотинамидных коферментов и их сумма (НК) в листьях сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов томатов (нмоль на г сырой массы)

Сорт, линия, гибрид	Показатель				
	NAD <sup>+</sup>	NADP <sup>+</sup>	NADH	NADPH	Сумма НК
Тропсон	24,15	8,01	47,29	47,53	126,98
Эдит	27,62	18,83	39,52	40,72	126,69
Полусет	23,92	12,48	48,48	17,67	102,55
Премьер	26,86	5,28	48,82	27,20	108,16
В-82	45,43	14,98	32,46	11,46	104,33
Виолент	22,16	8,72	30,29	31,08	92,25
Сон	18,21	4,84	36,96	17,20	77,21
Кар	34,29	9,48	28,27	28,00	100,04
Сократ	22,67	7,32	36,81	11,66	78,46
Сон × Тропсон	11,02	5,38	34,86	31,31	82,57
Кар × Тропсон	24,32	7,76	39,85	34,34	106,27
Кар × Сон	29,30	17,06	44,80	37,42	128,58
Сон × Премьер	44,76	25,82	51,36	45,55	167,49
Премьер × Тропсон	17,80	9,06	34,04	16,57	77,47
Сократ × Премьер	25,71	21,98	40,73	34,42	122,84
Среднее сортов и линий	27,26	9,99*	38,77	25,84	101,86
Среднее F <sub>1</sub> -гибридов	25,49	14,51*	40,94	33,27	114,21
НСР <sub>05</sub>	3,94	2,84	7,61	8,47	—

Примечание. *t*-Критерий Стьюдента отражает достоверность различий средних величин исследуемого признака у сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов при \**P* ≤ 0,05, \*\**P* ≤ 0,01.

У сортов и линий относительно высокая активность ПФП, по-видимому, обусловлена сравнительно невысокой скоростью фотохимических реакций, в результате чего недостаточное количество NADPH, образующееся при фотосинтезе, восполняется в пентозофосфатном цикле. Максимальные величины содержания как окисленной, так и восстановленной форм NADP (табл. 5.17) обнаружены у межсортового гибрида Сон × Премьер, что может указывать на повышенную активность как реакций синтеза этого кофермента, так и окислительно-восстановительных процессов у него. Сортолинейный гибрид Премьер × Тропсон характеризовался минимальным уровнем NADPH и относительно невысоким содержанием NADP<sup>+</sup>, что может свидетельствовать о достаточно низкой активности реакций восстановления в листьях у этой гибридной комбинации. Самый низкий уровень NADP<sup>+</sup> отмечен у сортолинейного гибрида Сон × Тропсон. Это может быть связано с низкой активностью синтеза этого кофермента в тканях листьев данного гибридного генотипа. Несмотря на то что в листьях гибридных растений неактивно протекают реакции окислительной фазы ПФП, по абсолютному содержанию NADPH они либо превосходят, либо занимают промежуточное положение между родительскими формами. По-видимому, у гибридов большая часть NADPH продуцируется в фотосинтетических реакциях (см. табл. 5.16). Обращает на себя внимание то, что в листьях гибридных растений, а также боль-

шинства сортов и линий 75–87% NADP находится в восстановленном состоянии, что указывает на повышенную активность восстановительных биосинтезов в клетке (табл. 5.17). Исключение составляет линия В-82, у которой содержание восстановленной формы NADP ниже, чем окисленной, что обусловлено низкой активностью восстановительных реакций.

Окислительно-восстановительные соотношения никотинамидных коферментов ориентируют превращение глюкозы по прямому пути окисления (ПФП) либо по гликолитическому. Высказано предположение о пространственном обобщении реакций гликолиза и ПФП в единый суммарный метаболический процесс: пентозный цикл, а точнее его дегидрогеназное звено, связан с гликолизом через трансдегидрогеназу [68].

Гликолиз – основной путь дыхательного превращения глюкозы. Он представляет собой цепь реакций, в ходе которых происходит анаэробный распад глюкозы с освобождением энергии и образованием пировиноградной кислоты. Этот путь присутствует в клетках всех форм жизни, что указывает на его древность. Цитозольный гликолиз растительных клеток представляет собой сложную метаболическую сеть, включающую альтернативные ферментные реакции. Ключевой точкой регуляции гликолиза считается тонкий контроль ферментов, участвующих в метаболизме фруктозо-6-фосфата и фосфоэнолпирувата. Основным регуляторным ферментом гликолиза является АТФ-зависимая 6-фосфофруктокиназа (6-ФФК), активность которой зависит от потребности клетки в энергии и строительных блоках. Интермедиаты гликолиза, включая фосфоэнолпируват, в значительных количествах выводятся из гликолитической сети, где используются для образования органических кислот. Следует отметить, что гликолитическая цитозольная сеть реакций обеспечивает необходимую метаболическую подвижность, что важно для успешного роста и развития растений в постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Имеются также сведения, что некоторые гликолитические ферменты могут быть многофункциональными белками, участвующими в иных, чем углеводный метаболизм, процессах [69]. Гликолиз в хлоропластах и в нефотосинтезирующих пластидах (лейкопласты) участвует в распаде крахмала и образовании С-скелетов, восстановителя (NADH) и АТФ для анаболических процессов (к примеру, синтез жирных кислот). В растительной клетке присутствует более 70 дегидрогеназ, реагирующих с NADH. Протекающие одновременно в пластидах и цитоплазме реакции гликолиза катализируются изоферментами, кодируемыми различными ядерными генами. Соотношение изоферментов варьирует от типа и возраста ткани растения. Полагают, что пластидные гликолитические ферменты синтезируются как неактивные предшественники на рибосомах в цитозоле, а затем транспортируются в органеллы [48].

Данные литературы по изучению взаимодействия фотосинтетических процессов и отдельных этапов дыхательного метаболизма показали, что на свету происходит ингибирование центрального этапа гликолиза, сопряженного с образованием АТФ и NADH при окислении фосфоглицеринового альдегида до фосфоглицериновой кислоты [40]. Механизм этого процесса состоит в том, что в цитоплазме, во-первых, создается относительно высокий уровень АТФ, который явля-

ется аллостерическим ингибитором ключевого фермента гликолиза – 6-ФФК, а во-вторых, снижается концентрация  $P_i$ , так как он транспортируется в хлоропласты. Однако имеются данные, что в условиях, оптимальных для фотосинтеза, происходит только ограничение работы гликолиза [70].

Интенсивность гликолиза в зеленых листьях томатов определяли по активности 6-ФФК. Анализ полученных данных показал, что у линий Тропсон, Сократ и сорта Премьер активность 6-ФФК высока и по этому показателю они достоверно превосходят остальные формы (рис. 5.11).

По-видимому, в тканях листьев данных образцов достаточно активно протекают биосинтетические процессы, требующие больших энергозатрат, т. е. с высокой скоростью утилизируется АТФ и, следовательно, быстро образуется АДФ и  $P_i$ , что снижает конкуренцию за субстраты между фотосинтезом и гликолизом. Однако содержание сухой массы листьев у вышеназванных форм минимальное (рис. 5.7). Вероятно, у этих образцов энергетические эквиваленты в большей степени используются на поддержание физиологических процессов, связанных с возмещением деградирующих структур (белков-ферментов, нуклеиновых кислот, липидов мембран), а в меньшей – на накопление биомассы. Наименьшая активность 6-ФФК была обнаружена у линий Виолент и В-82.

По суммарному содержанию хлорофиллов  $a + b$ , площади листьев и УППЛ эти линии занимают промежуточное положение между исследуемыми сортами и линиями. Такие величины вышеназванных биохимических и физиологических признаков в листьях этих форм томатов, на наш взгляд, и обуславливают низкое накопление органических веществ [49]. По величинам активности 6-ФФК в тканях зеленых листьев большинство анализируемых гибридных форм томатов незначительно отличаются друг от друга (рис. 5.11). Исключение составляет сортолинейный гибрид Сон × Тропсон, у которого этот показатель достоверно выше. Сравнение активности фермента у гибридных растений и их родителей показало, что у четырех гибридов активность 6-ФФК ниже. Две комбинации (Сон × Тропсон и Сон × Премьер) по величине этого показателя занимают промежуточное

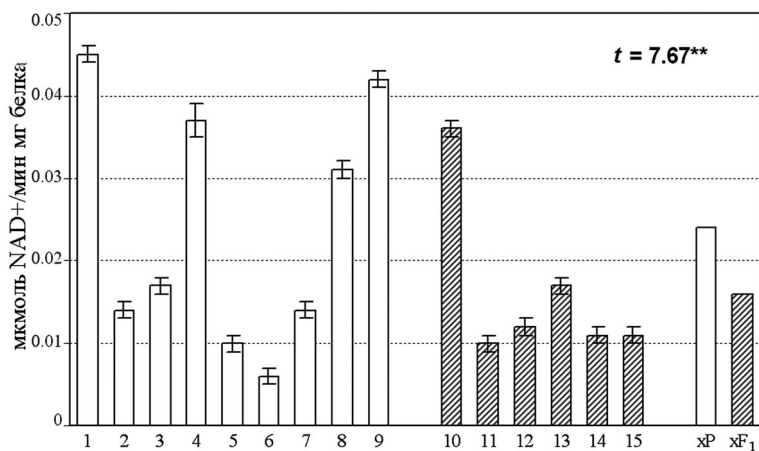


Рис. 5.11. Активность 6-фосфофруктокиназы в листьях сортов, линий и  $F_1$ -гибридов томатов. Обозначения те же, что и на рис. 5.7

положение между родительскими формами. Эти результаты можно объяснить тем, что большая часть АТФ в клетках зеленых растений образуется за счет реакций фотосинтетического и митохондриального фосфорилирования, а активность гликолиза снижена [67].

О регуляторном влиянии окислительно-восстановительного состояния NAD на отдельные ферментативные звенья клеточного метаболизма имеется достаточное количество данных [4, 71]. Результаты наших исследований показали (табл. 5.17), что самый высокий уровень NADH выявлен у линий Тропсон, Полусет и сорта Премьер, для которых, за исключением линии Полусет, отмечена высокая активность 6-ФФК (рис. 5.11). Остальные сорта и линии по этому показателю незначительно отличались друг от друга. По содержанию окисленного NAD линия В-82 превышала исследуемые сорта и линии, что может указывать на низкую активность реакций восстановления этого кофермента (величина активности 6-ФФК у нее также низкая). Минимальный уровень  $\text{NAD}^+$  выявлен у сорта Сон. У сорта Сон определено достоверно высокое содержание NADH при низком уровне  $\text{NAD}^+$ , т. е. у него активно функционируют процессы, направленные на образование восстановленного NAD, используемого для синтеза АТФ. Среди гибридных организмов наибольшее содержание  $\text{NAD}^+$ , а также NADH выявлено у межсортового гибрида Сон  $\times$  Премьер (табл. 5.17). Наименьший уровень окисленного и восстановленного NAD обнаружен у гибридной комбинации Сон  $\times$  Тропсон. Эти результаты показывают, что у первого гибрида с высокой активностью протекают окислительно-восстановительные процессы, а для второго гибрида характерна низкая активность не только окислительно-восстановительных реакций, но и синтеза  $\text{NAD}^+$ . По содержанию  $\text{NAD}^+$  и NADH анализируемые гибридные генотипы занимали промежуточное положение между родителями, превосходили их или были на уровне худшей исходной формы. Следует отметить, что у межсортовой комбинации Кар  $\times$  Сон величина содержания  $\text{NAD}^+$  такая же, как и NADH, что свидетельствует о равновесном протекании процессов окисления и восстановления.

По суммарному содержанию четырех форм никотинамидных коферментов можно судить о мощности метаболических процессов в целом. Данные табл. 5.17 показывают, что наибольшим пулом всех пиридиновых нуклеотидов обладали линии Тропсон и Эдит. У остальных сортов и линий этот показатель снижался в следующей последовательности: Премьер, В-82, Полусет, Кар, Виолент, Сократ и Сон. Среди гибридных комбинаций максимальной суммой всех никотинамидных коферментов обладал межсортовой гибрид Сон  $\times$  Премьер. Необходимо отметить, что никотинамидные коферменты, являясь регуляторными параметрами многочисленных метаболических процессов в клетке, различаются по своим функциям. NAD является окислителем в катаболических реакциях, а NADP участвует в энергетическом и пластическом обменах. Сравнительный анализ содержания ( $\text{NAD}^+ + \text{NADH}$ ) и ( $\text{NADP}^+ + \text{NADPH}$ ) показал (табл. 5.17), что у сортов, линий и гибридов томатов сумма окисленной и восстановленной форм NAD выше суммы NADP-пары, что указывает на преобладание активности энергообразующих систем над пластическими процессами.

Электрон-транспортная цепь (ЭТЦ) митохондрий служит для передачи электронов от восстановленных субстратов на кислород. С переносом электронов по ЭТЦ сопряжен синтез АТФ. Цепь переноса электронов состоит более чем из двух десятков переносчиков и большого числа белков, сгруппированных в крупные ферментные комплексы. По современным представлениям дыхательная цепь растительных митохондрий включает четыре основных комплекса, расположенных в мембране, и два лабильных компонента (кофермент *Q* и цитохром *C*), выполняющих перенос электронов между мультиферментными комплексами, в результате которого происходит образование АТФ. **Порядок расположения переносчиков в ЭТЦ митохондрий определяется их окислительно-восстановительным потенциалом.** Транспорт электронов по дыхательной цепи сопровождается трансмембранным переносом протонов из матрикса в межмембранное пространство митохондрий. В электрон-транспортной цепи митохондрий АТФ образуется при окислении **NADH, FADH или FADPH.** **Сопряжение окисления и фосфорилирования** осуществляется хемиосмотически через генерацию током электронов протонного градиента на внутренней мембране. Транспорт двух протонов через энергезированную мембрану с понижением электрохимического потенциала сопряжен с образованием одной макроэргической связи АТФ [72], т. е. в митохондриальном дыхании происходит запасание энергии в форме электрохимического протонного потенциала, которая затем разменивается на энергию макроэргических связей АТФ. **Известно, что контроль митохондриального дыхания осуществляет баланс адениловых нуклеотидов.** По данным исследователей, функционирование электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) митохондрий в растительных клетках на свету ингибировано вследствие конкуренции за АТФ и  $P_i$  между фотохимическим фосфорилированием и теми реакциями дыхания, которые связаны с синтезом АТФ [73]. По мнению U. Heber [37], основной механизм ингибирования дыхания в зеленых тканях растений заключается в увеличении фосфатного потенциала (отношение АТФ/АДФ). Однако было обнаружено, что в цитоплазме на свету отношение АТФ/АДФ ниже, чем в темноте [74]. В то же время в митохондриях на свету оно было выше, по-видимому, за счет повышения концентрации АТФ, т. е. окислительное фосфорилирование в данных условиях не ингибировано. Одним из доказательств фотостимуляции окислительного фосфорилирования является увеличение содержания АТФ и АДФ в митохондриях этиолированных растений ячменя на свету [42]. Авторы объясняют это тем, что в митохондриях содержатся химически высокоактивные и поглощающие свет цитохромы, ферредоксин, флавины и хитоны, поэтому преобразованные кванты света могут регулировать энергетические процессы в них.

Некоторые авторы полагают, что абсолютная концентрация АДФ, а именно скорость регенерации АТФ, является более важным фактором контроля митохондриального дыхания, чем соотношение АТФ/АДФ или аденилатный энергетический заряд [75]. Имеющиеся данные о повышении интенсивности дыхания при индукции энергопотребляющих процессов (транспорт ассимилятов, поглощение ионов в корнях и т. д.) свидетельствуют в пользу того, что дыхательный метаболизм контролируется количеством клеточного АДФ [48].

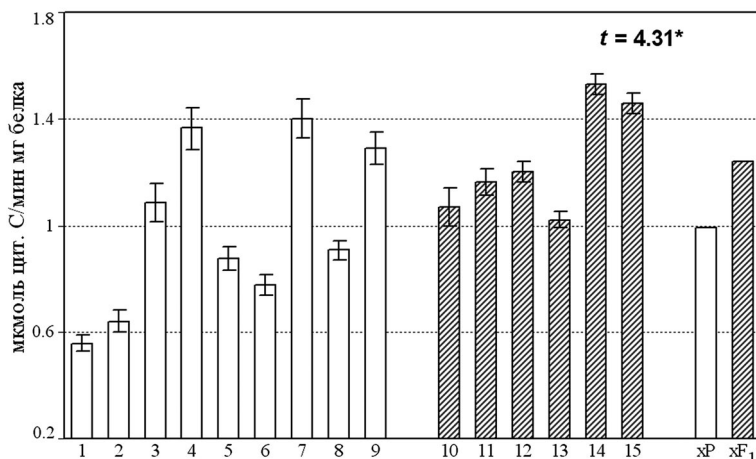


Рис. 5.12. Активность цитохром-С-оксидазы в листьях сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов томатов. Обозначения те же, что и на рис. 5.7

Работу электрон-транспортной цепи митохондрий и сопряженное с ней окислительное фосфорилирование оценивали по активности цитохром-С-оксидазы (ЦО) – маркерного фермента мембран митохондрий. Среди сортолинейных образцов томатов наибольшая активность фермента была обнаружена у сортов Сон, Премьер и линии Сократ (рис. 5.12), что можно объяснить повышенной интенсивностью протекания процессов, связанных с потреблением АТФ. Самая низкая величина активности ЦО выявлена у линии Тропсон. Возможно, у этой формы процессы окислительного метаболизма протекают недостаточно активно или повышена активность фотосинтетического аппарата, в результате которой функционирование митохондриальных реакций лимитировано. В наших экспериментах активность ЦО в зеленых листьях гибридных комбинаций изменялась в меньших пределах, чем у линий и сортов (рис. 5.12). Сопоставляя полученные результаты с данными по активности фермента у родительских форм, можно отметить достоверное превышение активности ЦО у трех анализируемых гибридов (Кар × Тропсон, Премьер × Тропсон, Сократ × Премьер). Для данных гибридных комбинаций были также отмечены высокие величины суммарного содержания хлорофилла  $a + b$  (табл. 5.16), УППЛ (рис. 5.8, В) и содержания адениловых нуклеотидов (AMP, ADP, ATP) (табл. 5.18). Эти данные могут свидетельствовать о высокой активности энергообразующих реакций митохондриального дыхания и фотосинтеза, которая создает благоприятные условия для активизации биосинтетических процессов, следствием которых является высокое содержание сухой массы листьев у вышеназванных гибридов. Межсортовой гибрид Сон × Премьер уступал по активности фермента обоим родительским сортам. Низкая активность ЦО, содержание ADP и ATP у последнего, по-видимому, обусловлены тем, что энергетические затраты в клетках данного гибрида невелики в результате невысокой скорости протекания различных биосинтезов, следствием чего может быть пониженное содержание сухой массы у этой гибридной комбинации. Полученные результаты позволяют отметить, что в зеленых листьях гибридных форм



томатов, у которых интенсивно идут биосинтетические процессы, не происходит ингибирования конечного этапа дыхания (реакций электрон-транспортной цепи митохондрий и окислительного фосфорилирования) фотосинтезом. У гибридных растений, в клетках которых активность энергопотребляющих процессов снижена, наблюдается лимитирование этих реакций.

*Таблица 5.18. Содержание адениловых нуклеотидов и их сумма (АН, нмоль) в листьях сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов томатов*

Сорт, линия, гибрид	Показатель			
	AMP	ADP	ATP	Сумма АН
Тропсон	35,14	74,96	73,51	183,61
Эдит	45,71	124,01	166,44	336,12
Полусет	55,76	81,10	99,89	236,75
Премьер	27,15	47,94	48,93	124,02
В-82	75,64	78,74	130,73	285,11
Виолент	34,02	36,30	58,47	128,79
Сон	41,76	78,40	69,58	189,74
Кар	73,88	70,54	85,44	229,86
Сократ	38,54	70,78	110,39	219,71
Сон × Тропсон	22,78	69,89	95,24	187,91
Кар × Тропсон	40,74	61,36	85,62	187,72
Кар × Сон	33,36	99,31	112,44	245,11
Сон × Премьер	58,28	90,28	89,97	238,53
Премьер × Тропсон	36,04	45,50	54,39	135,93
Сократ × Премьер	35,67	78,34	112,70	226,71
Среднее сортов и линий	47,51	73,64	93,71	214,86
Среднее F <sub>1</sub> -гибридов	37,81	74,11	91,72	203,65
НСР <sub>05</sub>	8,43	14,38	11,69	24,12

Основным продуктом окислительно-восстановительных реакций и непосредственным донором энергии для большинства энергопотребляющих процессов является АТФ. Интеграция систем энергетического метаболизма заключается в том, что скорость генерирующих энергию реакций зависит от интенсивности эндэргонических систем, составляющих молекулярную основу различных клеточных функций [76].

Сопоставление уровней АН в листьях сортов и линий выявило значительную генотипическую вариабельность по этим признакам (табл. 5.18). Наибольшее содержание макроэргических соединений (ADP и ATP) отмечено в листьях линии Эдит, что указывает на высокую эффективность энергообмена у данной формы, реализуемой в пластических биосинтезах, что подтверждается высоким уровнем органических веществ в листьях этого генотипа (рис. 5.7). Напротив, незначительное количество АН (особенно AMP и ATP) у сорта Премьер может свидетельствовать о низкой активности энергообразующих систем и недостаточной эффективности ростсинтетических реакций в листьях данного генотипа. У линии В-82 содержание AMP, ADP и ATP достаточно высокое, что говорит об

обеспеченности энергетическими эквивалентами этого образца. Однако в листьях данной линии выявлено низкое содержание сухой массы (рис. 5.7). По-видимому, у линии В-82 значительное количество макроэргических соединений используется для процессов поддержания субклеточных структур [48], а не на накопление биомассы в листьях растений. Среди гибридных комбинаций максимальный уровень АТР отмечен у гетерозисных гибридов Кар × Сон, Сократ × Премьер и Сон × Тропсон, причем для гибрида Кар × Сон характерно также наибольшее содержание АДФ (табл. 5.18). Минимальная величина АТР обнаружена у негетерозисной формы Премьер × Тропсон. Максимальный уровень АМР выявлен у негетерозисных гибридов Кар × Тропсон и Сон × Премьер при невысоком содержании АТР и АДФ, что указывает на низкую активность энергетических реакций, продуцирующих макроэргические соединения. Эти данные могут свидетельствовать, что у гибридных комбинаций, различающихся по степени гетерозисного преимущества по продуктивности, генотипические различия в содержании отдельных форм АН проявляются и в условиях их культивирования *in vitro*. Большинство исследуемых гибридных генотипов по содержанию АТР превосходило исходные формы и только две сортолинейные комбинации (Кар × Тропсон, Премьер × Тропсон) по этому признаку занимали промежуточное положение между родителями. По содержанию АДФ три гибридные формы превосходили родителей, остальные по величине этого показателя приближались к худшему из родителей. Представленные результаты свидетельствуют об энергообеспеченности гибридных генотипов, следствием которой, на наш взгляд, являются высокие величины сухой массы листьев у них (рис. 5.7).

Сравнительный анализ данных по сумме АН (АМР+АДФ+АТР), по которой судят о мощности энергетической системы клетки, показал, что максимальные величины этого параметра выявлены у линии Эдит и гибрида Кар × Сон, минимальные – у сорта Премьер и гибридной комбинации Премьер × Тропсон (табл. 5.18). Следует отметить, что между суммарным содержанием АН у сортов и линий и их продуктивностью, а также между величиной этого биоэнергетического показателя и % гетерозиса у гибридов не выявлено четкой и однонаправленной зависимости, какая была нами обнаружена между уровнями отдельных форм АН и урожайностью.

В связи с центральной ролью адениловых нуклеотидов и никотинамидных коферментов в регуляции функционирования эндэргонических и экзэргонических процессов различными исследователями был предложен ряд показателей, по которым можно наиболее объективно судить об их соотношениях.

Аденилатный энергетический заряд (АЭЗ) – показатель, свидетельствующий о степени фосфорилированности всей адениловой системы. Анализ величин этого показателя позволил выделить линии Эдит и Сократ [77], для которых также отмечены высокие морфологические показатели (рис. 5.7). Эти результаты можно объяснить тем, что высокие величины АЭЗ являются одним из факторов, создающих благоприятные условия для активизации различных биосинтетических реакций [78]. Гетерозисные гибриды по величине АЭЗ превосходили лучшую родительскую форму, что может указывать на большую интенсивность энергообразующих систем, обеспечивающих активное генерирование макроэр-

гических соединений. Негетерозисные гибриды уступали по этому показателю худшей родительской форме. Сравнительный анализ величин АЭЗ по группам «сорта и линии» и «гибриды» выявил достоверное превышение анализируемых гибридных комбинаций по этому показателю.

В табл. 5.19 представлены данные, позволяющие оценить характер проявления и наследования продуктивности, морфологических, физиологических и биоэнергетических показателей у F<sub>1</sub>-гибридов томатов. Результаты испытаний растений томатов, выращенных в теплице, показали, что гибридные комбинации Сон × Тропсон, Кар × Сон и Сократ × Премьер по признаку масса плодов относятся к гетерозисным формам (положительное сверхдоминирование), а сортолинейные гибридные генотипы Кар × Тропсон и Премьер × Тропсон – к негетерозисным (отрицательное сверхдоминирование). Сортолинейный гибрид Сон × Тропсон проявлял промежуточное наследование по этому показателю, т. е. был низкогетерозисным.

**Таблица 5.19. Степень фенотипического доминирования\* величин отдельных морфофизиологических и биоэнергетических признаков в листьях гибридов томатов первого поколения**

Признак	Гибрид					
	Сон × Тропсон	Кар × Тропсон	Кар × Сон	Сон × Премьер	Премьер × Тропсон	Сократ × Премьер
Продуктивность	+++	--	+++	+	--	+++
Сухая масса листа	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Сухая масса стебля	+++	+++	--	--	--	--
Площадь листа	--	+	--	--	+	--
LAR	--	--	--	--	--	--
УППЛ	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Хл <i>a</i> + <i>g</i>	+++	+++	+++	+++	+++	+++
АТР	+++	+++	--	+++	++	–
AMP+ADP+АТР	++	+	--	+++	+++	–
АЭЗ	+++	+++	+++	+	+++	++
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup>	+	+	+++	+++	–	+++
NADH+NADPH	--	++	+++	+++	+	+++
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup> + NADH+NADPH	--	++	+++	+++	–	+++
NAD <sup>+</sup> +NADH	--	+++	+++	+++	--	+++
NADP <sup>+</sup> +NADPH	--	+	+++	+++	+	+++

\* (+++) – положительное сверхдоминирование; (++) – положительное доминирование; (+) – промежуточное наследование; (–) – отрицательное доминирование; (– –) – отрицательное сверхдоминирование [27].

Анализ признака сухая масса листьев у F<sub>1</sub>-гибридов томатов, выращенных в условиях микроклонального размножения, выявил положительное сверхдоминирование – анализируемые гибридные генотипы проявляли гетерозис по этому морфологическому показателю (табл. 5.19). По признаку сухая масса стебля у большинства гибридов, за исключением гетерозисного сортолинейного гибрида

Сон  $\times$  Тропсон и негетерозисной сортолинейной формы Кар  $\times$  Тропсон, выявлено отрицательное сверхдоминирование. Эти данные могут указывать на отсутствие прямой зависимости между показателем сухая масса стебля растений томатов и процентом гетерозиса по продуктивности. По площади листа у гибридов, кроме комбинаций Кар  $\times$  Сон и Премьер  $\times$  Тропсон, отмечено отрицательное сверхдоминирование (табл. 5.19). По данным некоторых авторов, гибриды (в частности, кукурузы), как правило, обладают большей поверхностной площадью листа, чем их родители, что обуславливает повышенную фотосинтетическую активность, следствием которой может быть высокая полевая продуктивность [79]. Результаты других исследователей указывают, что гетерозис по площади листа сводится к комплементации доминантных эффектов: доминирование по числу листьев и его отсутствие по размеру листа [80]. Обнаруженное нами отсутствие гетерозиса по площади листа и его наличие по сухой массе может свидетельствовать о высокой плотности мезофилла листа у гибридных генотипов, которая создает благоприятные условия для интенсивной ассимиляции  $\text{CO}_2$ , в результате чего идет усиленное накопление биомассы [54]. Особенностью исследуемых форм гибридов является отрицательное сверхдоминирование по величине LAR и положительное сверхдоминирование по УППЛ, т. е. отрицательный гетерозис по LAR и положительный по УППЛ у гибридных генотипов обуславливает повышенное накопление сухой массы в листьях.

По признаку содержание хлорофилла  $\underline{a} + \underline{g}$ , который является одним из показателей фотосинтетической активности, у  $F_1$ -гибридов отмечено положительное сверхдоминирование, т. е. между данным физиологическим показателем и гетерозисным эффектом по признаку масса плодов выявлена прямая связь (табл. 5.19). При изучении характера наследования интенсивности фотосинтеза у гибридов кукурузы также выявлено положительное сверхдоминирование [81]. При использовании в качестве тест-признаков интенсивности фотосинтеза, поверхностной плотности листа, концентрации хлорофилла и фотохимической активности хлоропластов в гетерозисной селекции картофеля, кукурузы и хлопчатника было обнаружено устойчивое превосходство межсортовых гибридов этих культур над родителями [82–84]. Авторы считают, что хорошо выраженный гетерозис по фотосинтетическим признакам у гибридов предполагает возникновение положительной трансгрессии по наиболее важному хозяйственному признаку – продуктивности. Однако данные других исследователей указывают на отсутствие гетерозиса по некоторым фотосинтетическим признакам, к примеру, у риса (суммарное содержание хлорофилла  $\underline{a} + \underline{g}$ , активность рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы) [85] и томатов (содержание хлорофилла  $\underline{a}$  и хлорофилла  $\underline{g}$ ) [86]. Анализ фотосинтетической активности в листьях гибридов белокочанной капусты выявил промежуточное проявление этого признака по сравнению с родителями [87].

По содержанию АТФ для большинства гибридов отмечено положительное сверхдоминирование (табл. 5.19). Исключение составили гетерозисные гибридные комбинации Сократ  $\times$  Премьер и Кар  $\times$  Сон, у которых выявлено отрицательное доминирование и сверхдоминирование не только по этому признаку, а и по сумме АН. По остальным анализируемым биоэнергетическим показателям (АЭЗ, сум-

ма окисленных и восстановленных форм НК и др.) у вышеназванных гибридов обнаружено положительное доминирование и сверхдоминирование. Полученные результаты могут свидетельствовать о том, что в клетках листьев этих форм томатов с высокой активностью протекают восстановительные биосинтезы (накопление восстановительных эквивалентов в виде NADH и NADPH), в реакциях которых используются энергетически обогащенные соединения (ADP, АТР). Напротив, у гетерозисного сортолинейного гибрида Сон × Тропсон отмечено положительное доминирование и сверхдоминирование по содержанию АН и АЭЗ и отрицательное сверхдоминирование по содержанию НК. Сравнительный анализ представленных данных выявил существенные различия интенсивности функционирования адениловой и никотинамидной систем: у гетерозисных гибридных комбинаций Сократ × Премьер и Кар × Сон более активны реакции, продуцирующие НК, а у гетерозисного гибрида Сон × Тропсон – АН. У низкогетерозисного межсортового гибрида Сон × Премьер все биоэнергетические признаки проявляли сверхдоминирование, что, по-видимому, и обуславливает повышенное накопление биомассы в листьях растений, выращенных в условиях микроклонального размножения. Для негетерозисных гибридных сортолинейных комбинаций Кар × Тропсон и Премьер × Тропсон по содержанию АТР, сумме АН и АЭЗ отмечено положительное доминирование и сверхдоминирование. Степень фенотипического доминирования содержания НК у первого гибрида изменялась от промежуточного наследования признака до положительного сверхдоминирования, а у второго – от промежуточного наследования до отрицательного сверхдоминирования.

Математическая обработка всей совокупности полученных результатов методом кластерного анализа позволила выявить наличие корреляционных связей между исследуемыми физиолого-биохимическими признаками, а также между последними и анализируемыми морфологическими показателями (рис. 5.13). В группе исследуемых генотипов была обнаружена тесная связь между содержанием компонентов адениловой системы (ADP, АТР, сумма АН), ве-

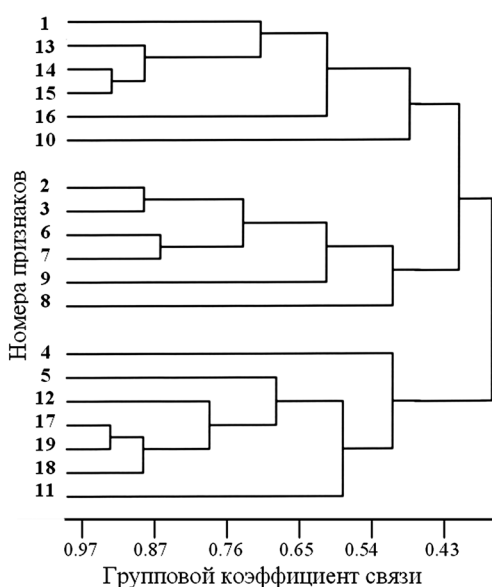


Рис. 5.13. Кластерный анализ матрицы парных коэффициентов корреляции между признаками продуктивности (1 – масса плодов); морфологическими (2 – сырая масса листьев; 3 – сухая масса листьев; 4 – площадь листьев); физиолого-биохимическими (5 – содержание хлорофилла  $a$ ; 6 – хлорофилла  $b$ ; 7 – сумма хлорофилла  $a + b$ ; 8 – отношение хлорофилла  $a / b$ ; 9 – активность Г-6-ФД; 10 – цитохром-С-оксидазы; 11 – 6-фосфофруктокиназы; 12 – содержание АМР; 13 – АДР; 14 – АТР; 15 – АМР + АДР + АТР; 16 – аденилатный энергетический заряд =  $АТР + 0,5 АДР / АМР + АДР + АТР$ ; 17 – содержание NADH; 18 – NADPH; 19 – NADH + NADPH)

личиной аденилатного АЭЗ в листьях растений томатов и их продуктивностью (масса плодов) ( $r^2 = 0,54^*$ ,  $0,66^{**}$ ,  $0,71^{**}$ ,  $0,60^*$  соответственно). Эти данные указывают на зависимость степени выраженности морфологических признаков и урожайности от активности функционирования биоэнергетического метаболизма и подтверждают положение о ключевой роли макроэргических соединений в регуляции процессов роста, развития и формирования продуктивности растений.

На основании полученных результатов можно заключить, что величина морфофизиологических признаков обусловлена генотипическими особенностями исследуемого материала. Сравнительный анализ содержания сухой массы листьев с растений томатов выявил гетерозисный эффект по этому показателю у всех исследуемых гибридных генотипов. Сопоставление результатов, полученных по площади листовой поверхности, не выявило достоверного преимущества гибридных форм над сортами и линиями. Низкие величины LAR у  $F_1$ -гибридов указывают на более эффективное функционирование ассимиляционной поверхности листа. По признаку УППЛ гибридные комбинации превосходили родительские формы томатов. Анализ корреляционной зависимости между показателями фотосинтеза и морфологическими признаками у гибридов и их родителей выявил тесную связь между накоплением биомассы и величинами LAR и УППЛ.

При изучении содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, хлорофилла *b*) в листьях сортов, линий и гибридов томатов, выращенных в условиях микроклонального размножения, найдены достоверные различия по суммарному количеству хлорофилла, что указывает на наличие генотипической вариабельности данного признака, которая была выше среди сортов и линий, чем у гибридов. Это свидетельствует о том, что при исключении воздействия внешних факторов на растительный организм генотипические различия по морфофизиологическим признакам (содержание сухой массы листьев и стебля, хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, их суммы и соотношения, величин LAR и УППЛ) проявляются уже на ранних этапах онтогенеза.

Анализ активности отдельных звеньев дыхательного метаболизма показал, что окислительный ПФП и гликолиз в зеленых листьях томатов ингибированы у сортов, линий и  $F_1$ -гибридов, на что указывают низкие величины активности Г-6-ФД и 6-ФФК по сравнению с таковыми в этиолированных проростках растений [4, 88]. У гибридных форм по сравнению с сортами и линиями наблюдалась большая степень ингибирования. Это может быть обусловлено тем, что более высокая концентрация АТФ и NADPH в клетках фотосинтезирующих листьев гибридов приводит к торможению ПФП и гликолиза, инактивация реакций которых выражается в обратимой конформационной перестройке молекул ключевых ферментов. У сортов и линий относительно высокая активность ПФП и гликолиза может быть следствием недостаточного количества NADPH и АТФ в цитоплазме, что, вероятно, обусловлено пониженной активностью фотосинтеза. Однако у последних имеющийся уровень энергетических метаболитов, возможно, не в полной мере используется на образование и накопление органических веществ в клетке, что находит подтверждение при анализе урожайности этих



образцов. Оценка эффективности функционирования гликолиза и окислительного звена ПФП в условиях работы фотосинтеза у анализируемых сортов, линий и гибридов томатов позволила обнаружить, что вклад каждого из изученных путей в общий дыхательный метаболизм невелик [67].

ЭТЦ митохондрий тканей зеленых листьев всех изученных образцов томатов не ингибирована. Повышенные величины активности реакций митохондриального дыхания объясняются высокой скоростью утилизации энергии, приводящей к образованию значительного количества энергетических метаболитов и, как следствие, к снижению конкуренции за них между основными поставщиками энергии в клетке. Однако гибридные организмы по активности ЦО превосходили родительские формы, что может быть обусловлено повышенными энергозатратами на различные биосинтезы, связанные с увеличением объема и массы растения, которые сопровождаются новообразованием элементов клеточных структур организма. Эти результаты свидетельствуют, что у гибридов основными источниками поступления макроэргических соединений и восстановительных эквивалентов являются фотосинтез и митохондриальное дыхание. Активность ЦО служит достоверным показателем уровня окислительного метаболизма в клетке. Поэтому относительно высокая активность фермента у гибридных форм позволяет сделать предположение, что причиной накопления АТФ в цитоплазме может являться активизация катаболических процессов в митохондриях. Анализируемые гетерозисные гибриды в отличие от родителей и негетерозисных форм томатов характеризовались высоким пулом АДФ и АТФ, что свидетельствует об их обеспеченности энергетическими эквивалентами, которая является необходимым условием активизации пластических биосинтезов. Обнаруженные особенности функционирования энергетического метаболизма и физиологических процессов у исследуемых гетерозиготных образцов дают основание полагать, что гетерозисные гибриды по сравнению с негетерозисными и родительскими формами обладают более мощным энергетическим потенциалом и оптимумом его реализации, который заключается в снятии генетического блокирования и устранении репрессирующих факторов.

Изложенные экспериментальные данные по изучению характера функционирования метаболических процессов в листьях сортов, линий и F<sub>1</sub>-гибридов томатов, выращенных в условиях *in vitro*, показали, что клеточный энергетический пул детерминирован генотипическими особенностями исследуемого материала. Основываясь на представлении о том, что продуктивность растений в значительной степени зависит от функционирования энергообразующих систем, выявленные различия между сортами и линиями, а также между родительскими и гибридными генотипами по этому признаку могут быть обусловлены, на наш взгляд, различной активностью реакций, обеспечивающих клетку энергией, а также характером их взаимодействия.

Исследования, проведенные на томатах, выявили положительную связь между активностью физиолого-биохимических процессов в зеленых листьях линий и сортов, полученных методом микрклонального размножения *in vitro*, и ОКС

по продуктивности этих же образцов, выращенных в условиях закрытого грунта. Формы, имеющие положительную ОКС, обладали высокой мощностью и эффективностью метаболических процессов и, как следствие, – быстрым накоплением биомассы растениями. Среди анализируемых сортов и линий томатов присутствуют формы, характеризующиеся как экстенсивным типом развития, при котором относительно невысокая эффективность энергообразования компенсируется хорошо развитой ассимиляционной поверхностью, так и интенсивным, когда на небольшой площади листовой поверхности с высокой активностью функционируют энергообразующие системы. Формы с отрицательной ОКС характеризовались пониженными величинами показателей биоэнергетики клетки и относительно невысокой урожайностью. Для этих линий и сортов отмечена высокая напряженность энергетического метаболизма, приводящая к нарушению регуляторного контроля энергообразующих и энергопотребляющих систем, что отрицательно сказывается как на степени накопления органических веществ у растений, выращенных в лабораторных условиях, так и на их конечной продуктивности. Дисбаланс между генерацией энергии и накоплением пластических веществ растениями может быть обусловлен повышенными энергозатратами на процессы, связанные с обновлением и поддержанием структур клетки в активном состоянии. Однако у линий и сортов с отрицательной ОКС не обнаружено нарушения всех функций организма, а имеет место большая или меньшая степень депрессии одних метаболических процессов по отношению к другим, обусловленная генотипическими особенностями исследуемых форм. При анализе показателей энергетического метаболизма у гибридных форм томатов не удалось установить четкой и однонаправленной зависимости между этими параметрами и степенью гетерозиса по продуктивности. Исследуемые гибриды характеризовались различной активностью биоэнергетических процессов, направленных на обеспечение энергией ростовых функций растений, поскольку все гибридные генотипы проявляли гетерозисный эффект по накоплению сухой массы листьев, что отражает общую тенденцию гибридизации. Необходимо отметить, что гибридные комбинации по основным показателям энергетического метаболизма не превосходили исходные формы, а занимали промежуточное положение между родителями. Возможно, в гибридном организме складывается оптимальный уровень протекания биохимических реакций, который влияет на формирование того или иного признака.

Оценка степени доминирования физиолого-биохимических признаков выявила дифференциальный характер их наследования, определяемый генотипом. Рассчитанная степень фенотипического доминирования указывает на то, что эффект гибридизации оказывает наиболее благоприятное влияние на накопление биомассы гибридными растениями, что предполагает высокую интенсивность процессов, направленных на обеспечение роста и развития. Результаты проведенных исследований позволяют рекомендовать использование культуры тканей *in vitro* для моделирования селекции на гетерозис и для раннего тестирования продуктивности и гетерозиса растений томатов.

### 5.3. Интегральные показатели энергетического метаболизма при формировании гетерозиса в онтогенезе льна-долгунца

Продуктивность как сложный количественный признак детерминирован ко-оперативным действием серии соответствующих элементарных генетических систем, в которых на различных уровнях складываются и реализуются отношения, которые определяют степень и характер развития данного признака при гетерозисе. Для познания сущности этого сложного признака и механизмов проявления в нем гетерозисного эффекта необходимо проводить исследования по двум взаимосвязанным направлениям: маркирование локусов генома, имеющих отношение к кодированию исследуемого признака, и выяснение молекулярных механизмов становления признака на разных этапах онтогенеза. Одним из возможных путей в решении этих проблем является использование различных маркеров (к примеру, белковые или ДНК-маркеры), отражающих экспрессию либо самого гена, определяющего конкретный хозяйственно ценный признак, либо его ближайших соседей по хромосоме. По нашему мнению, в качестве маркеров целесообразно использовать активность метаболических процессов у растений, поскольку им свойственны внутривидовые и сортовые различия в функционировании метаболических систем и эта гетерогенность не просто проявляется как фенотипическая адаптация, но и наследуется [4]. Проведение исследований в этом направлении позволит оценить генетически детерминированные биохимические особенности линий или сортов и выявить их перспективность для селекции на гетерозис.

Жизненный цикл высших растений состоит из ряда периодов, характеризующихся качественными изменениями биохимических реакций, физиологических функций и органообразовательных процессов. В настоящее время наряду с основными периодами – вегетативного и генеративного развития – выделен ряд стадий развития растений, названных фенологическими фазами, которые определяются четко выраженными внешними морфологическими изменениями (фазы прорастания семян, появления всходов, роста стебля, цветения, образования, созревания плодов и семян) и другими признаками. Для льна культурного (*Linum usitatissimum* L.) принято различать шесть основных фаз роста: всходы, елочка, быстрый рост, бутонизация, цветение, созревание. Стадия «созревание» включает три степени: зеленую, раннюю желтую и желтую полную спелость. Время наступления фаз развития точно регистрируется с помощью систематических фенологических наблюдений. Продолжительность каждой фенофазы, как и всего жизненного цикла растений льна-долгунца, зависит от сортовых особенностей и условий выращивания. В среднем вегетационный период льна-долгунца составляет 75–90 дней. От появления семядольных листочков до фазы «елочка» проходит около 15 дней. К этому времени растения достигают высоты 5–10 см и имеют 5–6 пар близко расположенных друг к другу настоящих листьев. Рост стебля растений на этой стадии характеризуется относительно медленным темпом [89]. В это время у льна-долгунца интенсивно развивается корневая система,

вытягивается точка роста, закладываются зачатки стебля [90]. В период быстрого роста до стадии «бутионизация» прирост растений в высоту достигает 4 см в сутки, образуется до 75% сухих веществ и 60% волокна. Продолжительность этой фазы определяется генотипическими особенностями сортов льна-долгунца и составляет примерно 12–20 дней. В это время происходит реализация потенциальных возможностей роста стебля растений. В фазе «бутионизация» формируются соцветия, продолжается рост стебля и листьев, увеличивается их листовая поверхность, в результате чего возрастает биомасса всего растения. На стадии «цветение» прирост стебля в высоту постепенно ослабевает и осуществляется главным образом за счет роста соцветий. После цветения рост растений льна-долгунца полностью прекращается. Период созревания характеризуется формированием коробочек и семян, быстрым одревеснением тканей стебля, продолжающимся до полного созревания семян, происходит пожелтение стебля и листьев.

Материалом для исследований служили сорта льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum* convar. *elongatum*), характеризующиеся различной ОКС, урожайностью и происхождением, а также гибриды  $F_1$  с различной степенью гетерозисного эффекта по массе стебля и волокна [91]. В экспериментах использованы растения льна-долгунца, выращенные в полевых условиях. Биохимические опыты проводили на зеленых листьях из верхней и донорной частей растений, содержащих наибольшее количество метаболически активной ткани, в клетках которых интенсивно функционируют фотосинтетический аппарат, пластидные и митохондриальные системы и др. [92]. Исследования проводили на следующих стадиях онтогенеза: елочка, быстрый рост, бутионизация, цветение и зеленая спелость. Стадии желтой и полной желтой спелости характеризуются активизацией процессов старения листьев, которое выражается в их пожелтении и отмирании. Поэтому биохимические эксперименты были ограничены вышеуказанными стадиями. Кроме основных показателей (содержание AMP, ADP, ATP,  $NAD^+$ , NADH,  $NADP^+$ , NADPH, активность Г-6-ФД, 6-ФФК, ЦО) были использованы: суммы АН, НК, ( $NADH+NAD^+$ ) и ( $NADPH+NADP^+$ ), соотношения  $NADH/NAD^+$ ,  $NADPH/NADP^+$ ,  $ATP/ADP$  и  $NADPH/ATP$ , аденилатный энергетический заряд (АЭЗ), катаболический (КВЗ), анаболический (АВЗ) и общий (ОВЗ) восстановительные заряды, величины которых рассчитывали на основании абсолютного содержания АН и НК.

Процессы роста и развития растений сопряжены с активацией обмена веществ, основная роль в которой принадлежит изменениям в системе адениловых нуклеотидов. Не меньшее значение в метаболическом контроле процессов онтогенеза отводится никотинамидным коферментам, а их соотношения являются интегральными показателями клеточного метаболизма [4].

Анализ содержания АН в зеленых листьях сортов льна-долгунца в ходе онтогенеза показал их широкую вариабельность (табл. 5.20). На стадии «елочка» по содержанию ATP, ADP, AMP и сумме АН выявлены достоверные в большинстве случаев межсортовые различия. Максимальные уровень ATP и сумма АН обна-

ружены в листьях сортов Лазер и Baltuchai. Однако активность ЦО на свету у них очень низкая, что может быть следствием лимитирования митохондриального дыхания повышенной активностью фотосинтетических процессов. Полученные результаты подтверждаются данными других авторов, которые при изучении ультраструктуры фотосинтетических органелл показали, что сорта Baltuchai и Лазер на этом этапе онтогенеза характеризовались развитой системой мембран хлоропластов [93]. Необходимо также отметить взаимосвязь между содержанием АТР и суммой АН в зеленых листьях сортов льна-долгунца на стадии «елочка». По данным ряда исследователей [94], в этой фазе у льна-долгунца происходит формирование корневой системы и других новообразований структуры растительного организма, которые требуют больших энергозатрат. Поэтому высокий уровень восстановительных эквивалентов и макроэргических соединений может служить одним из показателей активизации процессов роста и развития растений.

Стадия быстрого роста характеризовалась достоверным возрастанием содержания АТР и суммы АН в листьях исследуемых сортов льна-долгунца по сравнению со стадией «елочка» (табл. 5.20). В среднем по группе сортов это превышение составило 34% (по количеству АТР) и 37,7% (по сумме АН). Наибольшее содержание АТР обнаружено в листьях сортов Viking и Baltuchai, однако сумма АН у них невысока в связи с низким пулом ADP и AMP. Минимальные значения вышеперечисленных показателей, а также низкая активность ЦО обнаружены у сорта Светоч, что свидетельствует об обедненности тканей листьев энергетическими эквивалентами, которая может быть одной из причин невысоких величин морфологических признаков. Стандартный сорт Belinka характеризовался повышенными суммой АН, содержанием АТР и АДФ при минимальном количестве АМР, что указывает на высокую активность процессов генерации высокоэнергетических соединений [95].

В фазе «бутонизация» содержание АН у сортов льна-долгунца повышается по сравнению с предыдущей стадией и достигает максимальных значений (табл. 5.20). В среднем по сортам пул АТР возрастает на 53%, а сумма АН – на 48%. Полученные результаты свидетельствуют о более высокой активности энергетического метаболизма. Это может быть обусловлено тем, что на стадии бутонизации происходит не только рост растений в высоту, но и развитие растительного организма, которое заключается в качественных изменениях новообразований элементов структуры – различных органов, тканей, клеток и субклеточных компонентов. Максимальное содержание компонентов АН и соответственно их сумма выявлены в листьях сорта Belinka. Величина активности ЦО у него наименьшая. В данном случае причиной лимитирования митохондриального дыхания в зеленых тканях листьев, по-видимому, является аденилатный контроль со стороны фотосинтеза. У сортов Могилевский-1 и Лазер, напротив, содержание компонентов адениловой системы невелико, а активность ЦО достаточно высока, что указывает на отсутствие ингибирования активности фермента в условиях, оптимальных для работы фотосинтетического аппарата.

**Таблица 5.20. Содержание адениловых нуклеотидов (АН, нмоль), аденилатный энергетический заряд (АЭЗ, отн. ед.) и активность цитохром-С-оксидазы (ЦО, мкмоль цит. С × мин<sup>-1</sup> × мг белка<sup>-1</sup>) в листьях сортов льна-долгунца в онтогенезе**

Сорт	Признак				
	АТФ	Сумма АН	АЭЗ	ЦО	АТФ/NADPH
<i>Елочка</i>					
Belinka	19,15	41,36	0,620	0,292	2,43
Оршанский-2	21,19	45,06	0,623	0,172	2,92
Могилевский-1	17,84	39,86	0,626	0,454	2,06
Viking	21,82	45,66	0,626	0,222	2,18
Baltuchai	23,20	49,58	0,621	0,128	4,25
Leorkovsky	20,74	47,30	0,617	0,659	2,06
К-6307	21,05	48,59	0,615	0,474	1,69
Л-41	19,48	40,88	0,627	0,142	2,33
Светоч	14,13	30,05	0,631	0,221	1,74
Лазер	23,48	51,46	0,621	0,077	2,58
НСР <sub>05</sub>	0,69	2,38	0,008	0,029	–
<i>Быстрый рост</i>					
Belinka	60,16	123,44	0,674	0,102	1,49
Оршанский-2	53,86	101,98	0,677	0,163	1,46
Могилевский-1	61,80	119,44	0,668	0,046	1,24
Viking	63,48	122,36	0,687	0,462	1,42
Baltuchai	62,98	117,16	0,690	0,164	1,80
Leorkovsky	58,58	117,00	0,667	0,178	1,51
К-6307	60,56	124,60	0,670	0,271	1,08
Л-41	62,02	123,16	0,676	0,071	1,45
Светоч	47,48	98,98	0,655	0,086	1,61
Лазер	61,02	118,72	0,673	1,392	1,48
НСР <sub>05</sub>	11,68	22,04	0,009	0,031	–
<i>Бутонизация</i>					
Belinka	119,36	224,46	0,694	0,077	2,34
Оршанский-2	90,60	171,20	0,692	0,230	2,41
Могилевский-1	98,44	190,78	0,684	0,948	2,07
Viking	84,14	165,34	0,680	0,218	2,08
Baltuchai	94,30	181,68	0,682	1,140	1,94
Leorkovsky	73,22	140,38	0,687	0,089	1,65
К-6307	87,41	166,95	0,689	0,108	1,60
Л-41	82,80	156,90	0,687	0,173	1,75
Светоч	86,98	163,88	0,688	0,135	1,86
Лазер	90,00	173,50	0,683	0,978	1,82
НСР <sub>05</sub>	10,54	26,12	0,008	0,028	–
<i>Цветение</i>					
Belinka	107,86	205,44	0,691	0,201	2,06
Оршанский-2	93,16	186,14	0,684	0,081	2,10
Могилевский-1	76,66	148,95	0,688	0,569	1,49



Сорт	Признак				
	АТФ	Сумма АН	АЭЗ	ЦО	АТФ/NADPH
Viking	84,74	159,68	0,694	0,125	1,74
Baltuchai	100,81	193,73	0,690	0,493	1,68
Leorkovsky	82,54	161,98	0,685	0,072	1,81
К-6307	97,46	186,30	0,690	0,165	2,09
Л-41	89,82	169,92	0,694	0,144	1,54
Светоч	99,42	189,76	0,691	0,079	2,06
Лазер	95,12	173,22	0,696	0,162	1,48
НСР <sub>05</sub>	14,26	21,14	0,007	0,013	—
<i>Зеленая спелость</i>					
Belinka	61,15	120,62	0,676	0,237	1,47
Оршанский-2	53,44	105,41	0,672	0,095	1,48
Могилевский-1	57,98	114,52	0,674	0,109	1,90
Viking	54,01	108,77	0,671	0,135	1,71
Baltuchai	53,63	107,39	0,671	0,197	1,65
Leorkovsky	57,63	113,91	0,674	0,133	1,95
К-6307	53,88	106,30	0,672	0,237	1,55
Л-41	45,57	90,60	0,668	0,074	1,40
Светоч	46,99	94,18	0,669	0,237	1,53
Лазер	51,63	104,82	0,665	0,165	1,64
НСР <sub>05</sub>	6,39	11,84	0,004	0,011	—

По сравнению со стадией «бутонизация» в фазе цветения в листьях сортов льна-долгунца наблюдалась вариабельность в изменении величин исследуемых показателей. Содержание АТФ возрастало только у шести из десяти анализируемых сортов льна-долгунца, однако это увеличение было не столь существенным по сравнению с тем, какое наблюдалось при переходе растений от стадии «быстрый рост» к бутонизации. В листьях сортов Belinka, Могилевский-1 и К-6307 обнаружено снижение величины этого показателя, а у сорта Viking количество АТФ практически не изменялось, что может быть обусловлено ранне- или поздне-спелостью этих сортов. По содержанию АДФ выявлена аналогичная тенденция. Количество АМР возрастало только у сортов Leorkovsky и Светоч, в листьях сортов Оршанский-2 и Baltuchai его содержание не менялось, у остальных сортов отмечено снижение величины данного показателя. Максимальным содержанием всех форм АН в фазе «цветение», как и на стадиях «быстрый рост» и «бутонизация», характеризовался сорт Belinka. Минимальное количество всех АН и высокая функциональная активность ЭТЦ митохондрий (активность ЦО), обнаруженная у сорта Могилевский-1, могут указывать на то, что полного компенсаторного перераспределения функциональной нагрузки между хлоропластами и митохондриями не происходит, что сказывается на величинах морфологических признаков на этой стадии онтогенеза.

На стадии «зеленая спелость» в отличие от предыдущих этапов онтогенеза у всех исследуемых сортов льна-долгунца происходит снижение содержания АТФ,

ADP, AMP и суммы АН (табл. 5.20). В среднем по сортам уменьшение величин этих показателей составило: для содержания AMP – 1,5, а для ADP и ATP – 1,7 раза. Обнаруженное снижение количества АН может быть связано с уменьшением метаболической нагрузки в клетках, обусловленной начинающимися процессами старения листьев. Следует отметить, что старение листа является тонко регулируемым и активным процессом, тесно связанным с развитием растения как целого. Оно сопровождается не только повышением активности протеолитических ферментов, что приводит к усилению гидролитических процессов, но и синтезами *de novo* [96]. В тканях стареющих листьев интенсивность фотосинтеза снижена, поэтому различные биосинтетические процессы обеспечиваются энергией в основном за счет функционирования окислительного фосфорилирования [48]. На этом этапе онтогенеза максимальные уровень отдельных компонентов адениловой системы и их сумма, как и на ранних этапах развития, обнаружены в листьях сорта **Belinka**, для которого характерна высокая активность ЦО. Это показывает, что у данного сорта по сравнению с другими генотипами с достаточно высокой активностью протекают процессы роста и развития, проходящие при использовании энергетически обогащенных соединений, продуцируемые в реакциях фотосинтеза и митохондриального дыхания. Минимальные величины этих показателей выявлены у сортов Л-41 и Светоч. Однако активность ЦО у сорта Светоч имеет максимальную, как и у сорта **Belinka**, величину, а у Л-41 – минимальную. Полученные данные свидетельствуют, что в отличие от Л-41 в листьях сорта Светоч с высокой активностью функционирует ЭТЦ митохондрий при относительно низкой активности энергетических реакций фотосинтеза, и подтверждают факт о взаимозависимости энергетических процессов, локализованных в различных клеточных органеллах.

Сравнительный анализ содержания ATP и суммы АН у гибридных форм показал, что в ходе онтогенетического развития характер изменений величин макроэргических соединений у них такой же, как и у исходных сортов льна-долгунца. Начиная со стадии «елочка», уровень АН у гибридов достоверно возрастает, достигая максимума в фазе «бутонизация», а к зеленой спелости снижается. На стадии «цветение» между гибридными генотипами, так же как и между сортами, наблюдались различия в величинах исследуемых показателей: у гетерозисных гибридов количество ADP и ATP возрастало, у негетерозисных – оставалось на том же уровне, как и на предыдущей фенофазе.

Сопоставление данных по уровню АН у гибридов и их родителей показало, что по содержанию ATP, ADP и сумме АН гетерозисные формы (Л-41 × Светоч, Л-41 × **Belinka**) в ходе онтогенеза превосходили исходные сорта (рис. 5.14). Эти результаты могут указывать, что у гетерозисных гибридов по сравнению с родителями более интенсивно функционируют энергообразующие системы хлоропластов и митохондрий, что, по-видимому, приводит к увеличению таких морфологических признаков, как сухая масса и высота растений и, как следствие, к высокой продуктивности [97]. Негетерозисные комбинации (К-6307 × Светоч, *Leorkovsky* × Светоч) в фазах «елочка», «быстрый рост», «цветение» и «зеленая спелость» по данным показателям занимали промежуточное положение между

исходными сортами или уступали им, и только на стадии «бутонизация» уровень отдельных компонентов адениловой системы и сумма АН у них были несколько выше (рис. 5.14). Обнаруженное превосходство гетерозисных гибридов над родительскими формами по уровню АН в ходе онтогенетического развития растений может указывать на более интенсивное функционирование метаболических процессов, продуцирующих макроэргические соединения, и более эффективное их использование [98].

Активность ЭТЦ митохондрий, которая является терминальным звеном дыхательного метаболизма и наряду с фотосинтезом поставщиком АТР в зеленых тканях растений, определяли по активности ЦО (табл. 5.20).

Эксперименты были построены так, что активность фермента оценивалась при фотофосфорилировании и во время темновых реакций фотосинтеза. Сравнительный анализ активности ЦО в зеленых листьях растений льна-долгунца выявил как межсортовые и онтогенетические различия по этому показателю, так и изменения в интенсивности функционирования ЭТЦ митохондрий во время действия света и без него. Высокая активность ЦО на свету у сортов льна-долгунца обнаружена на стадии «елочка». По мере роста растений («быстрый рост» – «зеленая спелость») наблюдалось снижение величины этого показателя, но не у всех сортов. На свету в листьях сортов Viking и Лазер активность фермента достигает максимальных значений на стадии «быстрый рост», а у сортов Baltuchai и Могилевский-1 – в фазах «бутонизация» и «цветение», что может быть обусловлено особенностями жизненной стратегии этих сортов (ранне- или поздне-спелость). Подобная тенденция обнаружена по результатам активности ЦО в листьях сортов при отсутствии фотофосфорилирования. Сопоставление получен-

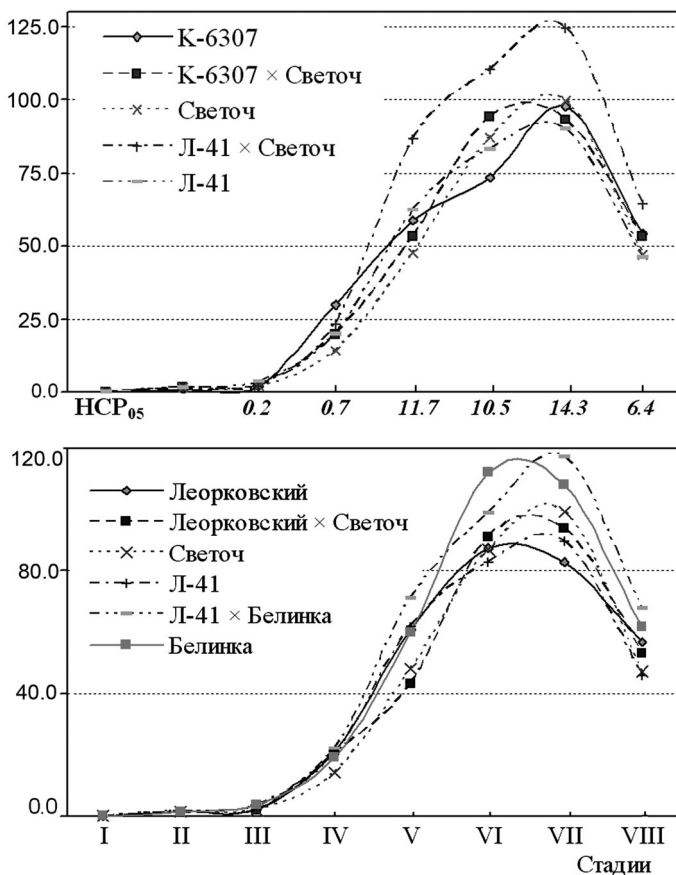


Рис. 5.14. Динамика АТР (нмоль) у гибридов и родительских форм льна-долгунца на стадиях: I – покоящиеся семена; II – этоилированные проростки; III – зеленые проростки; IV – елочка; V – быстрый рост; VI – бутонизация; VII – цветение; VIII – зеленая спелость

ных данных (на свету и в темноте) показало, что у сортов Belinka, Светоч и К-6307 наблюдалось увеличение активности фермента на всех этапах онтогенеза, а в листьях сортов Viking и Baltuchai – **только уменьшение**. **Выявленные онтогенетические** межсортовые различия могут быть связаны с размерами, числом и ультраструктурной организацией митохондрий (насыщенность матрикса кристами, их форма и др.), которые, по-видимому, являются ответной реакцией энергетических органелл на перестройки, происходящие в тканях растений от стадии к стадии [93].

Концепция аденилатного контроля метаболизма свидетельствует о том, что соотношение концентраций адениловых нуклеотидов – АЭЗ – занимает центральное место в поддержании метаболического гомеостаза в организме. Энергетический заряд аденилатной системы участвует в регулировании и координировании метаболической активности клетки и соответственно процессов роста и развития растений [78].

Полученные данные показали поступательное повышение этого показателя у сортов льна-долгунца от стадии «елочка» до фазы «бутонизация» (табл. 5.20). На протяжении последующих этапов онтогенеза отмечено снижение АЭЗ. Сравнение величин АЭЗ не выявило существенных различий между сортами и показывает, что в зеленых тканях растений при достаточно широком варьировании в содержании отдельных форм АН (AMP, ADP, ATP) **величины АЭЗ у анализируемых** генотипов практически одинаковы. Обнаруженные незначительные различия по величинам АЭЗ между исследуемыми сортами льна-долгунца, по-видимому, обусловлены взаимосвязанностью отдельных звеньев энергосистемы и могут служить подтверждением идеи А. А. Шахова [40] об интегративном принципе функционирования биоэнергетического метаболизма.

У гетерозисных гибридов на протяжении всех этапов онтогенеза показатель АЭЗ был выше, чем у родительских и негетерозисных форм, что может указывать на их более высокую энергетическую обеспеченность, которая приводит к увеличению величин морфологических признаков. Негетерозисные гибриды в ходе онтогенетического развития по величинам АЭЗ занимали промежуточное положение между исходными сортами, за исключением фазы «цветение», на которой они превышали родителей (рис. 5.15). Относительно низкие величины АЭЗ, выявленные у исходных форм льна-долгунца на стадии «елочка», по-видимому, представляют собой «узкое место» (по определению Rhodes [99]), смысл которого заключается в неполной сбалансированности различных метаболических систем, в данном случае в недостаточно слаженном взаимодействии фотосинтетических и дыхательных реакций энергетического метаболизма. У гетерозисных гибридов регуляция функционирования метаболических процессов по сравнению с родительскими формами осуществляется более согласованно на различных уровнях – от клеточного до организменного. Снижение активности потенциального фотосинтеза и скорости реакции Хилла при активации окислительных процессов, генерирующих АТФ и NADPH, наблюдалось и у сортов гороха по сравнению с гетерозисными F<sub>1</sub>-гибридами [100].

Соотношение АТФ/NADPH дает возможность судить об уровне энергетического потенциала клетки [4, 96]. Анализ динамики этого показателя в ходе он-

тогенеза у исследуемых сортов льна-долгунца показал, что наибольшие величины АТФ/НАДФН выявлены на стадии «елочка» (табл. 5.20). У большинства сортов значение этого соотношения превышает два, а у сорта Baltuchai оно выше четырех [101]. Выявленные различия можно рассматривать с точки зрения изменений в ультраструктуре хлоропластов. По данным N. L. Trukhanovets et al. [102], хлоропласты сорта Baltuchai характеризовались наиболее сильно развитой системой мембран в фазе елочки. Однако такое положение не сохранялось на последующих стадиях, что может быть обусловлено значительной изменчивостью признаков мембранной системы этого сорта в онтогенезе. Наиболее слабо развитой системой мембран отличались хлоропласты сорта Светоч [652].

В фазе «быстрый рост» у всех анализируемых сортов соотношение АТФ/НАДФН снижается (в среднем по группе сортов на 40%), что может быть связано с повышенным темпом роста содержания НАДФН. На стадии «бутонизация» по сравнению с предыдущим периодом величина данного показателя возрастает (в среднем на 24%), хотя и не достигает тех значений, которые были выявлены в фазе «елочка», что обусловлено значительным увеличением содержания АТФ в листьях сортов льна-долгунца. По мере роста растений сортов льна-долгунца («цветение» – «зеленая спелость») соотношение АТФ/НАДФН постепенно снижается. Этот процесс, по-видимому, связан с увеличением в единице биомассы закончивших рост листьев, фотосинтетическая активность которых существенно снижается при относительно высокой интенсивности дыхательного метаболизма [103].

У гетерозисных гибридов соотношение АТФ/НАДФН на стадиях «быстрый рост», «бутонизация» и «зеленая спелость» выше, чем у исходных сортов [104]. На других этапах онтогенеза («елочка», «цветение») по этому признаку они зани-

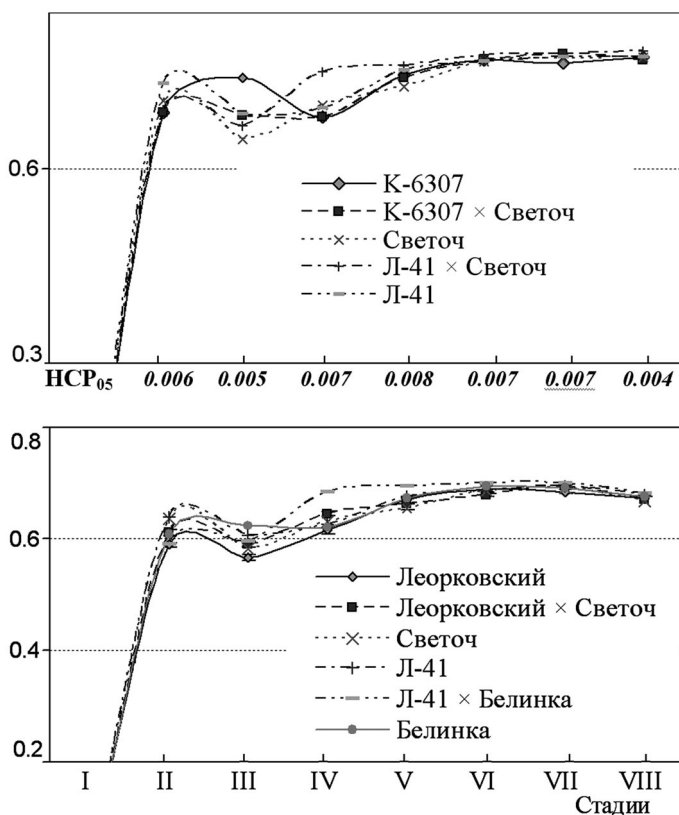


Рис. 5.15. Динамика аденилатного энергетического заряда (отн. ед.) у гибридов и родительских форм льна-долгунца на стадиях: I – покоящиеся семена; II – этиолированные проростки; III – зеленые проростки; IV – елочка; V – быстрый рост; VI – бутонизация; VII – цветение; VIII – зеленая спелость

мали промежуточное положение между родителями. По-видимому, гетерозисные гибриды, обладая более совершенной системой регуляции фотосинтетической и митохондриальной систем, способны к более эффективному использованию энергии во время активного их функционирования. Негетерозисные комбинации по величине АТФ/НАДФН только в фазе «бутонизация» выше родительских форм, на остальных этапах онтогенеза эти гибриды были ниже («цветение») или занимали промежуточное положение между ними.

Сравнительный анализ активности функционирования системы (НАДФ<sup>+</sup>–НАДФН) показал, что на стадии «елочка» исследуемые сорта льна-долгунца по содержанию окисленных и восстановленных форм НАДФ, величинам их соотношений и сумме НК достоверно отличались друг от друга (табл. 5.21). По содержанию НАДФН, сумме НК и активности ключевого фермента ПФП сорта К-6307, Leorkovsky и Viking превосходили остальные анализируемые сорта. Эти результаты указывают на повышенную активность восстановительных реакций, направленных на образование НАДФН. Следует отметить, что относительно высокая интенсивность ПФП свидетельствует об отсутствии ограничения активности этого пути, что может быть обусловлено повышенной потребностью в его метаболитах. Высокие величины НАДФН/НАДФ<sup>+</sup> выявлены в зеленых листьях сортов Leorkovsky, Л-41 и К-6307. Полученные результаты указывают на более высокую скорость восстановления НАДФ по сравнению с реакциями его окисления. В листьях сорта Belinka величина анализируемого показателя приближается к единице – результат равновесного протекания окислительно-восстановительных процессов [105].

На стадии «быстрый рост» уровень окисленных и восстановленных форм НАДФ, а также сумма НК в листьях всех исследуемых сортов льна-долгунца достоверно выше содержания данных коферментов у растений в фазе «елочка» (в среднем по сортам в 3,5, 4,8 и 4,2 раза соответственно). Следует отметить, что и на этом этапе онтогенеза обнаружены существенные межсортовые различия в содержании окисленных и восстановленных форм НАДФ, величине соотношения НАДФН/НАДФ<sup>+</sup>, сумме (НАДФ<sup>+</sup>+НАДФН) и НК, активности Г-6-ФД. Сорт К-6307, так же как и на стадии «елочка», превышал остальные исследуемые сорта льна-долгунца по содержанию НАДФН, сумме НК и активности Г-6-ФД. Для сорта Светоч отмечено минимальное содержание НАДФН, что может быть обусловлено низкой активностью ПФП и фотосинтеза, основного поставщика НАДФН в зеленых тканях растений. Величина соотношения НАДФН/НАДФ<sup>+</sup> у исследуемых сортов льна-долгунца, за исключением сорта Светоч, выше единицы (у Могилевского-1 и К-6307 этот показатель достигает двух), что указывает на преобладание реакций восстановления НАДФ<sup>+</sup> над его окислением.

Стадия «бутонизация» для большинства сортов льна-долгунца характеризовалась повышенным по сравнению с быстрым ростом содержанием окисленных и восстановленных форм НАДФ (в среднем по сортам в 1,5 и 1,1 раза соответственно) (табл. 5.21). Максимальные уровень НАДФН и сумма НК выявлены у сорта Leorkovsky. В листьях сорта Belinka в отличие от предыдущих этапов онтогенеза обнаружено высокое содержание НАДФ<sup>+</sup>, НАДФН и сумма НК при



низкой активности Г-6-ФД. Эти результаты показывают, что основная часть восстановленного NADP в зеленых листьях растений вырабатывается при фотосинтезе. Минимальная величина исследуемых показателей выявлена у сорта Оршанский-2, что свидетельствует о неактивном течении реакций синтеза и восстановления этого кофермента. Активность Г-6-ФД у него достаточно высока. Полученные данные указывают на обратную зависимость величины активности Г-6-ФД и количественного содержания NADPH. Такая же закономерность наблюдалась и на других исследуемых нами культурах (в этиолированных проростках люпина желтого, в зеленых листьях растений томатов [67, 77, 106]. Эти результаты показывают, что на свету в зеленых листьях растений активность функционирования ПФП ингибирована продуктами фотосинтетического фосфорилирования в различной степени и свидетельствует о снижении интенсивности отдельных звеньев дыхательного метаболизма. Величина соотношения NADPH/NADP<sup>+</sup> у большинства исследуемых сортов льна-долгунца, так же как и на стадии «быстрый рост», превышает единицу, т. е. процессы восстановления NADP более активны, чем его окисления. Полученные данные также могут указывать на относительно неактивное использование восстановительных эквивалентов в виде NADPH.

*Таблица 5.21. Содержание и соотношения никотинамидных коферментов (НК; нмоль/г сырой массы), анаболический восстановительный заряд (АВЗ) и активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФД, мкмоль NADPH мин<sup>-1</sup> мг белка<sup>-1</sup>) в листьях сортов льна-долгунца в онтогенезе*

Сорт	Признак				
	NADPH	Сумма НК	АВЗ	NADPH/NADP <sup>+</sup>	Г-6-ФД
<i>Елочка</i>					
Belinka	7,88	35,40	0,49	0,96	0,076
Оршанский-2	7,25	29,03	0,52	1,09	0,055
Могилевский-1	8,65	33,70	0,50	1,00	0,055
Viking	10,00	34,54	0,52	1,09	0,076
Baltuchai	5,46	26,31	0,46	0,87	0,117
Leorkovsky	10,08	32,92	0,61	1,58	0,094
К-6307	12,42	37,76	0,56	1,28	0,175
Л-41	8,37	28,19	0,58	1,38	0,093
Светоч	8,11	27,87	0,56	1,30	0,088
Лазер	9,09	32,76	0,51	1,04	0,121
НСР <sub>05</sub>	0,91	—	—	—	0,014
<i>Быстрый рост</i>					
Belinka	40,38	115,62	0,63	1,71	0,052
Оршанский-2	36,84	104,38	0,64	1,79	0,041
Могилевский-1	49,86	129,18	0,67	2,07	0,070
Viking	44,66	133,96	0,59	1,41	0,067
Baltuchai	35,04	107,62	0,61	1,57	0,067
Leorkovsky	38,72	121,16	0,59	1,43	0,077
К-6307	55,90	142,85	0,67	2,05	0,100
Л-41	42,92	137,86	0,57	1,30	0,070

Сорт	Признак				
	NADPH	Сумма НК	АВЗ	NADPH/NADP <sup>+</sup>	Г-6-ФД
Светоч	29,52	96,08	0,54	0,55	0,035
Лазер	41,20	126,12	0,60	1,52	0,119
HCP <sub>05</sub>	7,24	—	—	—	0,005
<i>Бутонизация</i>					
Belinka	50,96	179,06	0,53	1,14	0,036
Оршанский-2	37,62	126,77	0,53	1,11	0,085
Могилевский-1	47,60	177,80	0,51	1,04	0,055
Viking	40,58	145,86	0,50	0,98	0,109
Baltuchai	48,56	157,88	0,56	1,27	0,083
Leorkovsky	54,66	169,40	0,59	1,45	0,079
K-6307	44,36	183,46	0,58	1,38	0,101
Л-41	47,18	154,74	0,54	1,18	0,049
Светоч	46,86	145,06	0,58	1,37	0,032
Лазер	49,48	155,56	0,58	0,65	0,031
HCP <sub>05</sub>	8,46	—	—	—	0,004
<i>Цветение</i>					
Belinka	52,20	169,82	0,57	1,33	0,051
Оршанский-2	44,42	146,82	0,58	1,39	0,032
Могилевский-1	51,56	119,76	0,60	1,50	0,053
Viking	48,76	138,22	0,63	1,69	0,058
Baltuchai	59,92	178,08	0,62	1,62	0,037
Leorkovsky	45,68	143,06	0,59	1,43	0,048
K-6307	46,58	146,92	0,61	1,50	0,066
Л-41	58,31	171,50	0,61	1,53	0,061
Светоч	48,26	167,48	0,55	1,23	0,028
Лазер	64,12	186,80	0,62	1,60	0,040
HCP <sub>05</sub>	9,14	—	—	—	0,003
<i>Зеленая спелость</i>					
Belinka	41,46	123,06	0,62	1,62	0,079
Оршанский-2	36,17	111,99	0,60	1,50	0,094
Могилевский-1	30,47	94,30	0,59	1,46	0,089
Viking	31,49	95,66	0,60	1,51	0,154
Baltuchai	32,48	100,23	0,59	1,46	0,046
Leorkovsky	29,51	94,24	0,58	1,37	0,036
K-6307	34,73	106,08	0,61	1,59	0,033
Л-41	32,48	96,26	0,63	1,71	0,049
Светоч	30,62	93,58	0,58	1,40	0,036
Лазер	31,43	92,55	0,62	1,64	0,024
HCP <sub>05</sub>	5,37	—	—	—	0,004

На стадии «цветение» уровень NADPH у большинства сортов увеличивался в среднем в 1,1 раза по сравнению с фазой «бутонизация», за исключением сорта Leorkovsky, у которого обнаружено достоверное снижение величины этого показателя (табл. 5.21). В содержании окисленного NADP в листьях анализируемых сортов на стадии «цветение» отмечено снижение (в среднем в 1,2 раза), для некоторых генотипов значительное (у сорта Viking – на 30%). Однако эта тенденция проявлялась не у всех генотипов – у сортов Светоч и Лазер отмечено повышение содержания NADP<sup>+</sup>. Величина соотношения NADPH/NADP<sup>+</sup> в листьях всех анализируемых сортов льна-долгунца на стадии «цветение» в отличие от предыдущих фаз онтогенеза выше единицы и варьирует в зависимости от генотипа от 1,23 до 1,69. Полученные результаты могут быть обусловлены активизацией реакций восстановления NADP<sup>+</sup>.

На стадии «зеленая спелость» в листьях всех без исключения исследуемых сортов льна-долгунца происходит дальнейшее снижение содержания окисленного NADP. По сравнению с более ранними стадиями развития растений фаза «зеленая спелость» характеризовалась пониженным содержанием восстановленной формы NADP (в среднем по группе сортов в 1,6 раза), что может быть связано с общим снижением фотосинтетической деятельности в листьях растений. Обнаруженные изменения уровней NADP<sup>+</sup> и NADPH у исследуемых сортов льна-долгунца соответствуют динамике содержания сухой массы в ходе онтогенеза. Максимальные уровни NADPH и NADP<sup>+</sup> на стадии «зеленая спелость», как и в фазе «цветение», выявлены у сорта Belinka, что свидетельствует об обеспеченности этими никотинамидными коферментами, которая может влиять на активность пластических биосинтезов. Следует отметить высокое содержание окисленного и восстановленного NADP в зеленых листьях сорта Оршанский-2, хотя на более ранних этапах онтогенеза («елочка» – «цветение») он характеризовался низкими величинами исследуемых показателей. Обращает на себя внимание то, что в фазе «зеленая спелость» активность Г-6-ФД в листьях шести из десяти исследуемых сортов превышает величину данного показателя на стадии «цветение». Этот факт может свидетельствовать о снижении активности фотосинтетических реакций, направленных на восстановление NADP, в результате чего происходит активизация ПФП, т. е. потребности растительной клетки в NADPH у этих сортов в большей степени обеспечиваются за счет окислительных процессов пентозного цикла. Полученные результаты подтверждают данные других исследователей, показавших, что на более поздних стадиях развития растений в связи с увеличением массы стебля и репродуктивных органов фотосинтетическая активность в листьях постепенно снижается [92, 107]. На стадии «зеленая спелость» в листьях сортов льна-долгунца соотношение NADPH/NADP<sup>+</sup>, так же как в фазе «цветение», выше единицы, что может быть обусловлено уменьшением содержания NADP<sup>+</sup>, с одной стороны, и пониженной активностью реакций, потребляющих NADPH, с другой [105].

Сравнительное изучение количественного содержания окисленных и восстановленных форм NADP у F<sub>1</sub>-гибридов льна-долгунца показало, что характер изменений величин NADP<sup>+</sup> и NADPH на протяжении онтогенетических фаз раз-

вития растений не отличался от родительских сортов. На стадиях «елочка», «бутонизация» и «зеленая спелость» уровень  $\text{NADP}^+$  у гибридных генотипов по сравнению с исходными формами был выше. В фазах быстрого роста и цветения гетерозисные гибриды по этому показателю превосходили родителей, а негетерозисные занимали промежуточное положение между ними. Содержание  $\text{NADPH}$  в зеленых листьях гетерозисных комбинаций на стадиях «елочка» и «быстрый рост» в отличие от негетерозисных было выше, чем у родительских форм (рис. 5.16). В фазах «цветение» и «зеленая спелость» все исследуемые гибридные комбинации превышали исходные сорта. На стадии «бутонизация» уровень  $\text{NADPH}$  у гетерозисных форм был выше, а у негетерозисных – ниже, чем у родителей. Полученные результаты показали, что гибриды по сравнению с исходными формами обладали повышенной активностью реакций биосинтеза этого кофермента и более высокой скоростью восстановительных процессов на более поздних этапах онтогенеза [108]. Величина соотношения  $\text{NADPH}/\text{NADP}^+$  у исследуемых гибридных форм в отличие от родительских генотипов на всех этапах онтогенеза превышает единицу, что также указывает на повышенную активность восстановительных реакций.

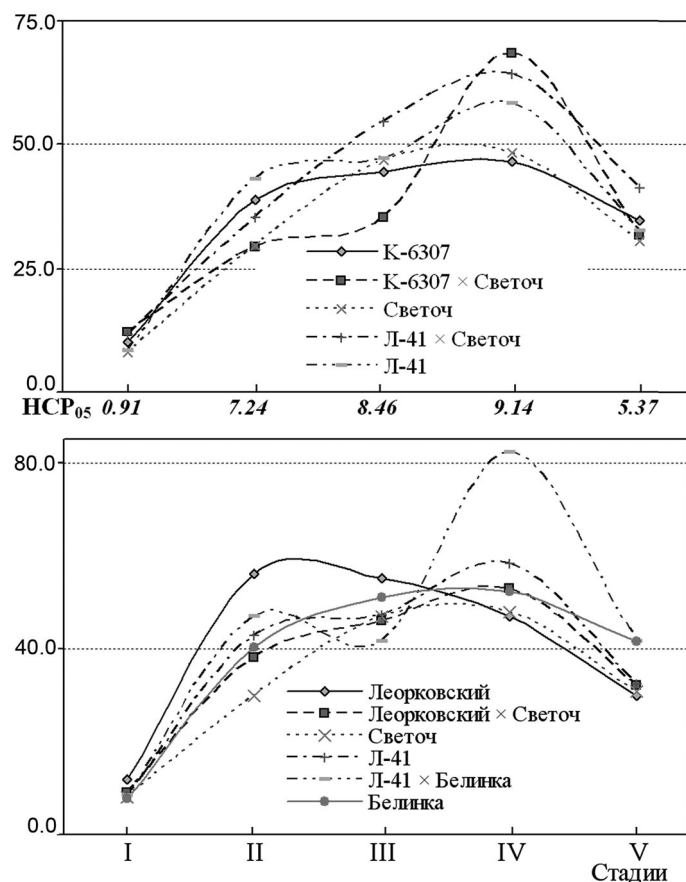


Рис. 5.16. Динамика  $\text{NADPH}$  (нмоль/растение) у гибридов и родительских форм льна-долгунца на стадиях: I – елочка; II – быстрый рост; III – бутонизация; IV – цветение; V – зеленая спелость

у первых и ее снижение у последних. По уровню  $\text{NADH}$  Оршанский-2 до-

Количественный анализ системы ( $\text{NAD}^+ - \text{NADH}$ ) показал, что исследуемые сорта льна-долгунца на стадии «елочка» отличались друг от друга по активности функционирования метаболических реакций, осуществляющих синтез и восстановление  $\text{NAD}$  (табл. 5.22). Наибольшее содержание  $\text{NAD}^+$  в фазе «елочка» выявлено в зеленых листьях сортов Belinka и Viking, наименьшее – у сортов Л-41, Светоч и Оршанский-2. Обнаруженные различия указывают на повышенную активность процессов биосинтеза  $\text{NAD}^+$

стоверно превышал остальные анализируемые сорта, что может быть обусловлено активно идущими восстановительными процессами. Высокая величина 6-ФФК, ключевого фермента гликолиза, обнаруженная в листьях этого сорта, может быть следствием отсутствия лимитирования гликолитических реакций. Наименьшее содержание NADH выявлено в листьях сортов **Viking** и **Leorkovsky**. Низкие значения NADH у этих сортов могут указывать на высокую скорость его окисления, в частности, в биоэнергетических процессах при генерировании АТФ в дыхательной цепи. Соотношение NADH/NAD<sup>+</sup> у шести анализируемых сортов льна-долгунца выше единицы. Полученные результаты указывают на превышение скорости восстановительных реакций над окислительными (особенно у Л-41). Обнаруженная в листьях сорта **Viking** низкая величина соотношения NADH/NAD<sup>+</sup>, обусловленная минимальным содержанием NADH, указывает либо на невысокую скорость реакций восстановления, либо на повышенную активность различных биосинтетических реакций (глюконеогенез, глицеронеогенез и др.).

**Таблица 5.22. Содержание никотинамидных коферментов (НК; нмоль/растение), их соотношение, катаболический (КВЗ) и общий (ОВЗ) восстановительные заряды, активность 6-фосфофруктокиназы (6-ФФК, мкмоль NADH мин<sup>-1</sup> мг белка<sup>-1</sup>) в растениях сортов льна-долгунца в онтогенезе**

Сорт	Признак				
	NADH	NADH/NAD <sup>+</sup>	КВЗ	ОВЗ	6-ФФК
<i>Елочка</i>					
Belinka	8,97	0,87	0,46	0,48	0,044
Оршанский-2	9,21	1,59	0,61	0,57	0,056
Могилевский-1	7,94	0,94	0,48	0,49	0,035
Viking	5,98	0,64	0,39	0,46	0,028
Baltuchai	8,09	1,52	0,56	0,51	0,061
Leorkovsky	7,26	1,03	0,51	0,56	0,048
К-6307	8,89	0,95	0,49	0,53	0,039
Л-41	8,60	1,66	0,62	0,60	0,027
Светоч	7,78	1,35	0,58	0,57	0,047
Лазер	7,76	1,08	0,52	0,51	0,033
НСР <sub>05</sub>	0,80	—	—	—	0,004
<i>Быстрый рост</i>					
Belinka	34,74	2,06	0,67	0,65	0,052
Оршанский-2	35,90	3,24	0,76	0,70	0,055
Могилевский-1	35,78	1,84	0,65	0,66	0,052
Viking	35,20	1,57	0,61	0,60	0,048
Baltuchai	30,20	1,51	0,60	0,61	0,061
Leorkovsky	30,16	1,20	0,55	0,57	0,057
К-6307	37,01	1,63	0,62	0,65	0,054
Л-41	34,98	1,29	0,56	0,57	0,036
Светоч	22,68	1,21	0,55	0,54	0,082
Лазер	34,22	1,45	0,59	0,60	0,058
НСР <sub>05</sub>	6,50	—	—	—	0,004

Сорт	Признак				
	NADH	NADH/NAD <sup>+</sup>	КВЗ	ОВЗ	6-ФФК
<i>Бутонизация</i>					
Belinka	37,14	0,80	0,45	0,49	0,047
Оршанский-2	33,16	1,51	0,60	0,56	0,041
Могилевский-1	50,84	1,51	0,60	0,55	0,050
Viking	36,36	1,31	0,57	0,53	0,038
Baltuchai	34,90	0,96	0,49	0,53	0,055
Leorkovsky	47,52	1,61	0,62	0,60	0,047
К-6307	51,02	0,91	0,48	0,52	0,042
Л-41	38,84	1,34	0,57	0,56	0,040
Светоч	37,54	1,42	0,59	0,58	0,047
Лазер	45,48	1,87	0,65	0,61	0,049
HCP <sub>05</sub>	9,11	—	—	—	0,005
<i>Цветение</i>					
Belinka	44,30	1,30	0,57	0,57	0,055
Оршанский-2	42,24	1,50	0,60	0,59	0,041
Могилевский-1	52,24	1,58	0,61	0,61	0,048
Viking	42,86	2,41	0,71	0,66	0,039
Baltuchai	47,58	1,42	0,59	0,60	0,058
Leorkovsky	42,42	1,83	0,65	0,62	0,053
К-6307	42,18	1,56	0,61	0,60	0,043
Л-41	52,16	2,26	0,69	0,64	0,030
Светоч	44,42	1,25	0,55	0,55	0,044
Лазер	51,96	1,69	0,63	0,62	0,049
HCP <sub>05</sub>	8,40	—	—	—	0,003
<i>Зеленая спелость</i>					
Belinka	36,07	1,81	0,64	0,62	0,049
Оршанский-2	32,81	1,74	0,63	0,60	0,038
Могилевский-1	25,11	1,41	0,59	0,59	0,050
Viking	24,83	1,35	0,57	0,60	0,033
Baltuchai	26,11	1,37	0,58	0,59	0,057
Leorkovsky	24,53	1,31	0,57	0,58	0,062
К-6307	30,28	1,57	0,61	0,61	0,037
Л-41	27,68	1,61	0,62	0,63	0,031
Светоч	24,08	1,42	0,59	0,58	0,064
Лазер	25,11	1,49	0,60	0,62	0,068
HCP <sub>05</sub>	4,34	—	—	—	0,004

Анализ данных по содержанию NAD<sup>+</sup>, NADH, сумме (NAD<sup>+</sup>+NADH) и активности 6-ФФК показал, что минимальное содержание NAD<sup>+</sup> на стадии «быстрый рост», как и в фазе «елочка», отмечено у сорта Оршанский-2 (табл. 5.22). В листьях сорта Л-41 обнаружен наибольший уровень окисленного NAD и сумма (NAD<sup>+</sup>+NADH), хотя на предыдущей стадии величина содержания NAD<sup>+</sup> у него была минимальная, что может быть обусловлено возрастанием активности реак-



ций синтеза данного кофермента в фазе быстрого роста. Минимальная величина NADH выявлена в листьях сорта Светоч, для которого также характерен низкий уровень  $\text{NAD}^+$ . Полученные данные указывают на необеспеченность данного сорта компонентами ( $\text{NAD}^+$ -NADH) системы. В связи с тем что окисленные и восстановленные формы NAD являются кофакторами большого числа ферментов (в частности, дегидрогеназ), их низкое содержание может быть реальным препятствием протекания тех или иных ферментативных реакций.

На стадии «бутонизация» по сравнению с фазой «быстрый рост» уровень окисленной формы NAD возрастает у всех исследуемых сортов льна-долгунца. Особенно следует отметить сорта Belinka и К-6307, у которых этот показатель увеличивается в 2,7 и 2,5 раза соответственно. В листьях большинства исследуемых сортов льна-долгунца в фазе «бутонизация» наблюдалось увеличение содержания NADH, хотя и не столь значительное, как возрастание содержания  $\text{NAD}^+$ . У некоторых сортов величина данного биохимического показателя практически не изменялась. Наибольший уровень NADH, как и  $\text{NAD}^+$ , отмечен в листьях К-6307. Это показывает, что данный сорт обеспечен в достаточном количестве компонентами ( $\text{NAD}^+$ -NADH)-пары, что может быть одним из показателей благоприятных условий активизации биосинтетических процессов. Соотношение  $\text{NADH}/\text{NAD}^+$  у большинства сортов льна-долгунца на стадии «бутонизация» выше единицы. Однако по сравнению с фазой «быстрый рост» величина этого показателя ниже. Кроме того, в листьях сортов Belinka, Baltuchai и К-6307 это соотношение меньше единицы, что может быть обусловлено, с одной стороны, снижением активности реакций восстановления  $\text{NAD}^+$ , а с другой – увеличением интенсивности биосинтетических процессов, проходящих на различных уровнях организации растения: клеточном, тканевом, организменном.

В листьях растений на стадии «цветение» наблюдалось снижение уровня  $\text{NAD}^+$ , но не у всех анализируемых сортов льна-долгунца. По сравнению с фазой «бутонизация» у сортов Оршанский-1, Светоч и Лазер отмечено достоверное увеличение содержания окисленного NAD. Необходимо отметить, что максимальная величина данного показателя выявлена у сортов Светоч и Belinka, минимальная – у сорта Viking. Анализ содержания NADH у сортов льна-долгунца показал, что величина этого признака на стадии «цветение» по отношению к фазе «бутонизация» возрастает. Исключение составили только сорта Leorkovsky и К-6307, у которых значение данного показателя снижается. Максимальный уровень NADH отмечен в листьях Л-41. Однако активность 6-ФФК у него самая низкая. Полученные результаты могут указывать, что у этого сорта в фазе «цветение» более активны фотосинтетические реакции восстановления  $\text{NAD}^+$ , значительное количество которого может ингибировать процессы гликолиза. Максимальная величина активности 6-ФФК обнаружена у сорта Baltuchai при достаточно низком содержании NADH, что также подтверждает вышеописанные результаты. Величина соотношения  $\text{NADH}/\text{NAD}^+$  в фазе «цветение», как и на стадии «быстрый рост», у всех сортов льна-долгунца превышает единицу, а у Л-41 и Viking выше двух, что указывает на высокую активность восстановительных процессов в зеленых листьях растений.

По данным исследований, фаза «зеленая спелость» по сравнению со стадией «цветение» характеризуется достоверным снижением содержания  $\text{NAD}^+$  в листьях сортов льна-долгунца (табл. 5.22). Следует также отметить, что если на более ранних этапах онтогенеза различия по содержанию  $\text{NAD}^+$  между сортами были достоверными, то на этой стадии таких различий обнаружить не удалось. Максимальная величина содержания окисленного  $\text{NAD}$  выявлена в листьях сорта Belinka, минимальная – у сорта Лазер. Содержание  $\text{NADH}$  в фазе «зеленая спелость» по отношению к цветению, так же как и уровень  $\text{NAD}^+$ , ниже. Полученные результаты можно объяснить уменьшением метаболической нагрузки в клетках, так как в этот период растения льна-долгунца имеют в основном зрелые листья, фотосинтетическая активность которых снижена по сравнению с молодыми, а также стебли с хорошо сформированной проводящей системой и высоким содержанием механистических тканей, на поддержание целостности которых не требуется больших энергозатрат [101]. Наибольший уровень этой формы НК выявлен в листьях сорта Belinka. Это может быть связано с тем, что у данного сорта все еще достаточно активно протекают биосинтетические процессы. Активность 6-ФФК у исследуемых сортов льна-долгунца на этой стадии онтогенеза не снижается, что может быть обусловлено отсутствием аденилатного контроля над реакциями гликолиза в зеленых клетках в результате снижения активности функционирования фотосинтеза в стареющих листьях растений льна-долгунца. На стадии «зеленая спелость» величина соотношения  $\text{NADH}/\text{NAD}^+$  в листьях всех без исключения сортов льна-долгунца, как и в фазах «быстрый рост» и «цветение», превышает единицу. Это указывает на повышенную активность реакций восстановления  $\text{NAD}^+$ . Следует отметить, что соотношение  $\text{NADH}/\text{NAD}^+$  оказывает существенное влияние на функционирование отдельных ферментов цикла Кребса: при повышении величины этого показателя происходит активизация дегидрогеназ, при снижении – ограничение их работы. Полученные данные показывают, что в эти периоды онтогенеза активность реакций цикла трикарбоновых кислот не лимитирована. Однако в зеленых клетках растений льна выявлено снижение активности гликолитических реакций [98]. Отсутствие ингибирования работы цикла Кребса в ассимилирующих тканях можно объяснить тем, что дополнительные субстраты для него транспортируются из хлоропластов. Кроме того, анаплеротическую функцию по отношению к этому циклу может выполнять малат, образующийся на свету при фотосинтезе, который затем поступает в матрикс митохондрий [109].

Сравнительный анализ содержания окисленной формы  $\text{NAD}$  у исследуемых гибридных форм льна-долгунца показал, что на стадии «елочка» в листьях негетерозисных гибридов величина этого показателя выше, чем у гетерозисных. Напротив, в фазе «быстрый рост» и на более поздних этапах онтогенеза («цветение» – «зеленая спелость») гетерозисные комбинации по уровню  $\text{NAD}^+$  превосходили негетерозисные гибриды. Следует отметить, что на стадии «бутонизация» между анализируемыми гибридными генотипами различий в содержании окисленного  $\text{NAD}$  не обнаружено. Изменения содержания восстановленного  $\text{NAD}$  в листьях исследуемых гибридных форм льна-долгунца в ходе онтогенетического

развития отличались от динамики содержания  $\text{NAD}^+$ . На ранних этапах онтогенеза («елочка» – «бутонизация») гибридные генотипы по величине этого биохимического признака различались незначительно, однако в фазах «цветение» и «зеленая спелость» гетерозисные гибриды достоверно превосходили негетерозисные (рис. 5.17). При сопоставлении данных по содержанию  $\text{NAD}^+$  в листьях гибридных и родительских форм льна-долгунца обнаружено, что на стадии «елочка» гетерозисные генотипы уступали, а негетерозисные превосходили родителей по этому признаку. В фазах «быстрый рост» и «бутонизация» все гибридные формы по уровню окисленного  $\text{NAD}$  занимали промежуточное положение между исходными сортами. На стадии «цветение» гетерозисные гибриды превышали родительские и негетерозисные формы по содержанию  $\text{NAD}^+$ , а в фазе «зеленая спелость» все гибридные комбинации были выше родителей по этому показателю. Анализ содержания  $\text{NADH}$  в листьях гибридов и их родителей в ходе онтогенеза показал, что в фазе «цветение» гибридные генотипы были выше родительских сортов, а на стадиях «быстрый рост» и «зеленая спелость» занимали промежуточное положение между ними [98]. Различия между гибридами по уровню восстановленного  $\text{NAD}$  были отмечены в фазе «елочка», в которой негетерозисные комбинации превосходили исходные формы, а гетерозисные занимали промежуточное положение между ними по величине данного показателя. Напротив, на стадии «бутонизация» гетерозисные формы превышали родителей, а негетерозисные занимали промежуточное положение между ними. Характерная особенность исследуемых гибридных генотипов состояла в том, что на протяжении онтогенеза величина соотношения  $\text{NADH}/\text{NAD}^+$  у них была выше единицы, что свидетельствует об активности процессов, обеспечивающих клетки листьев зеленых растений восстановительными эквивалентами.

Сравнение величин катаболического и ана-

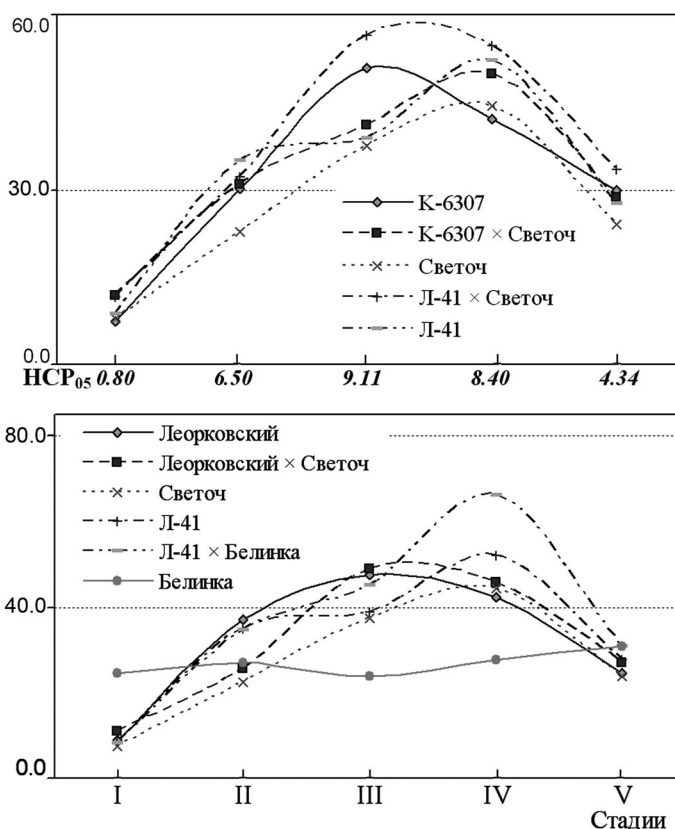


Рис. 5.17. Динамика  $\text{NADH}$  (нмоль/растение) у гибридов и родительских форм льна-долгунца на стадиях: I – елочка; II – быстрый рост; III – бутонизация; IV – цветение; V – зеленая спелость

болического восстановительных зарядов на разных этапах онтогенеза выявило разнонаправленный характер метаболических процессов, связанных с восстановлением одних форм НК и окислением других, который, на наш взгляд, обусловлен генотипическими особенностями анализируемых сортов льна-долгунца (табл. 5.21, 5.22). У сортов К-6307 и Baltuchai на всех фазах онтогенеза наблюдалось превышение величин АВЗ над КВЗ, что свидетельствует о большей восстановленности системы ( $\text{NADP}^+$ -NADPH) по сравнению с ( $\text{NAD}^+$ -NADH). Напротив, для сортов Оршанский-2, Светоч и Л-41 характерны более высокие величины КВЗ, чем АВЗ, что указывает на повышенную активность энергообразующих процессов при относительно замедленном протекании биосинтетических реакций. Сравнительный анализ этих показателей по группе сортов выявил следующее: на стадиях «елочка», «бутонизация» и «цветение» КВЗ превышал АВЗ, в фазах «быстрый рост» и «зеленая спелость» они имели одинаковые величины. У гибридных генотипов на стадиях «елочка» и «бутонизация» значение АВЗ было ниже, чем КВЗ, в фазах «цветение» и «зеленая спелость», напротив, отмечено превышение величин анаболического восстановительного заряда над катаболическим. На стадии «быстрый рост» значения этих показателей были практически одинаковы [110].

На стадии «елочка» минимальная величина ОВЗ отмечена у сорта Viking, что может быть обусловлено невысокой активностью образования восстановленных форм НК, в особенности NADH (табл. 5.22). В фазах «быстрый рост», «бутонизация» и «зеленая спелость» величины этого показателя в листьях этого сорта возрастают незначительно. Максимальное значение ОВЗ у него выявлено на стадии «цветение», что указывает на более высокую по сравнению с другими анализируемыми сортами степень восстановленности систем ( $\text{NADP}^+$ -NADPH) и ( $\text{NAD}^+$ -NADH), которая создает благоприятные условия для биосинтетических процессов в клетках тканей растений, что подтверждается данными по накоплению сухой массы. Для сорта Светоч на всех исследуемых стадиях онтогенеза характерны низкие величины ОВЗ, что свидетельствует о невысокой активности восстановительных реакций, которая может влиять на интенсивность протекания пластических биосинтезов, следствием чего являются невысокие морфологические показатели. Анализ величин ОВЗ по группе сортов показал, что минимальное значение этого показателя обнаружено на стадии «елочка», максимальное – в фазе «быстрый рост». При бутонизации величина ОВЗ снижается, а на последующих этапах онтогенеза («цветение», «зеленая спелость») возрастает, но не достигает ее значения на стадии быстрого роста. Гетерозисные гибриды по величине ОВЗ на всех стадиях развития растений занимали промежуточное положение между родителями, а негетерозисные – только в фазах «елочка», «быстрый рост» и «цветение».

Анализ проявления гетерозиса по морфологическим, биоэнергетическим показателям и продуктивности у низко- и высокогетерозисных гибридов позволил оценить особенности их наследования на различных этапах онтогенеза (табл. 5.23). Данные полевых испытаний показали, что гибрид К-6307 × Светоч можно отнести к негетерозисным (отрицательное сверхдоминирование по всем показателям про-

дуктивности), а гибрид Leorkovsky × Светоч – к низкогетерозисным формам (положительное доминирование), остальные комбинации были гетерозисные, но степень гетерозисного эффекта у последних варьировала – от положительного доминирования до положительного сверхдоминирования.

Анализ признака высота растений на стадии «елочка» у всех исследуемых гибридных генотипов выявил положительное сверхдоминирование, т. е. гибриды проявляли гетерозис по этому морфологическому показателю. По биоэнергетическим признакам у гибридных комбинаций отмечена вариабельность: от положительного сверхдоминирования до отрицательного доминирования. Показано, что уже на этом этапе развития только гетерозисные формы по признакам содержание АТФ и величина АЭЗ проявляли положительное сверхдоминирование. Однако следует отметить различия в интенсивности функционирования никотинамидной системы у них: гибрид Л-41 × Светоч характеризовался высокой активностью реакций, продуцирующих НК (положительное сверхдоминирование), а Л-41 × Belinka – низкой (отрицательное доминирование).

Таблица 5.23. Степень фенотипического доминирования\* по величинам морфофизиологических и биоэнергетических признаков в листьях на стадии «елочка» и элементам конечной продуктивности у F<sub>1</sub>-гибридов льна-долгунца

Признак	Гибрид			
	К-6307 × Светоч	Leorkovsky × Светоч	Л-41 × Светоч	Л-41 × Belinka
<i>Елочка</i>				
Высота растения	+++	+++	+++	+++
АТФ	++	+	+++	+++
AMP+ADP+АТФ	+	+	+++	++
АЭЗ	–	+++	+++	+++
NAD <sup>+</sup> +NADH	+++	++	+++	–
NADPH	++	++	+++	–
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup> + NADH+NADPH	++	++	+++	–
<i>Быстрый рост</i>				
Высота растения	--	–	--	--
АТФ	+	–	+++	++
AMP+ADP+АТФ	+	–	+++	++
АЭЗ	++	++	++	++
NAD <sup>+</sup> +NADH	+	+	++	+
NADPH	–	++	+	+++
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup> + NADH+NADPH	+	+	+	++
<i>Бутонизация</i>				
Высота растения	--	--	++	++
АТФ	++	++	+++	+
AMP+ADP+АТФ	++	+++	+++	+
АЭЗ	++	--	++	++
NAD <sup>+</sup> +NADH	+	+++	+++	++

Признак	Гибрид			
	К-6307 × Светоч	Leorkovsky × Светоч	Л-41 × Светоч	Л-41 × Belinka
NADPH	--	—	+++	--
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup>	—	++	+++	+
NADH+NADPH				
<i>Цветение</i>				
Высота растения	—	++	++	+++
АТФ	+	—	+++	++
АМР+АДР+АТФ	+	—	+++	++
АЭЗ	++	++	++	++
NAD <sup>+</sup> +NADH	++	+	+++	+++
NADPH	+++	++	++	+++
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup>	+++	++	+++	+++
NADH+NADPH				
<i>Зеленая спелость</i>				
Высота растения	--	++	+++	+++
АТФ	+	+	+++	+++
АМР+АДР+АТФ	++	+	+++	++
АЭЗ	—	+	+	+++
NAD <sup>+</sup> +NADH	++	+	+++	++
NADPH	+	++	+++	++
NAD <sup>+</sup> +NADP <sup>+</sup>	++	+++	+++	++
NADH+NADPH				
<i>Полная спелость</i>				
Высота растения	--	++	++	+++
Техническая длина	--	++	++	++
Масса волокна	--	++	+++	+++

\* (+++) – положительное сверхдоминирование; (++) – положительное доминирование; (+) – промежуточное наследование; (–) – отрицательное доминирование; (– –) – отрицательное сверхдоминирование [27].

На стадиях «быстрый рост» – «зеленая спелость» (табл. 5.23) у гетерозисных форм по содержанию адениловых нуклеотидов обнаружено положительное доминирование или сверхдоминирование, а по никотинамидным показателям – положительное доминирование или промежуточное наследование. Низкогетерозисный и негетерозисный гибриды характеризовались отрицательным доминированием или промежуточным наследованием по этим показателям. Обращает на себя внимание тот факт, что все гибридные комбинации на стадии «быстрый рост» проявляли отрицательное доминирование по признаку высота растения. По мере роста растений гетерозисные гибриды проявляли положительное доминирование или сверхдоминирование по этому признаку, негетерозисный – отрицательное доминирование и сверхдоминирование, а низкогетерозисный – отрицательное сверхдоминирование на стадии «бутионизация» и промежуточное наследование в фазах «цветение» – «зеленая спелость» [98].



Суммируя полученные результаты, представлялось важным графически отобразить зависимость между ключевыми показателями энергообмена, морфофизиологическими признаками на различных этапах онтогенеза и продуктивностью исследуемых сортов и  $F_1$ -гибридов льна-долгунца (рис. 5.18). Положительные и в большинстве случаев достоверные корреляции (при  $r > 0,547$ ) обнаружены по всей выборке исследуемых генотипов между величиной АЭЗ, содержанием АТФ, NADH, NADPH, суммами АН, НК и продуктивностью (техническая длина и масса стебля). Наиболее тесная зависимость между этими признаками

выявлена на стадии «бутонизация», что может указывать на важную роль энергетических и восстановительных эквивалентов в формировании урожая волокна. Необходимо также отметить высокую положительную корреляцию между величинами морфологических показателей у сортов и  $F_1$ -гибридов на различных этапах онтогенеза и конечной продуктивностью [111].

Таким образом, использованные в работе биохимические маркеры с известной биохимической функцией позволили провести сравнительный анализ генетической изменчивости и оценить степень селективного давления на уровень биоэнергетических эквивалентов, участвующих в контроле функционирования отдельных звеньев общего метаболизма целого растения. Полученные результаты показали, что характер изменений показателей биоэнергетического метаболизма на протяжении онтогенетического развития растений льна-долгунца зависит от генотипических особенностей анализируемого материала. Возрастание величин содержания АТФ и NADPH в листьях исследуемых сортов льна-долгунца до стадии «цветение» указывает на увеличение активности энергообразующих систем, а снижение уровня АН и НК к фазе «зеленая спелость» – на уменьшение метаболической нагрузки в тканях растений. Выявленное у гетерозисных гибридов достоверное превышение величин энергетических показате-

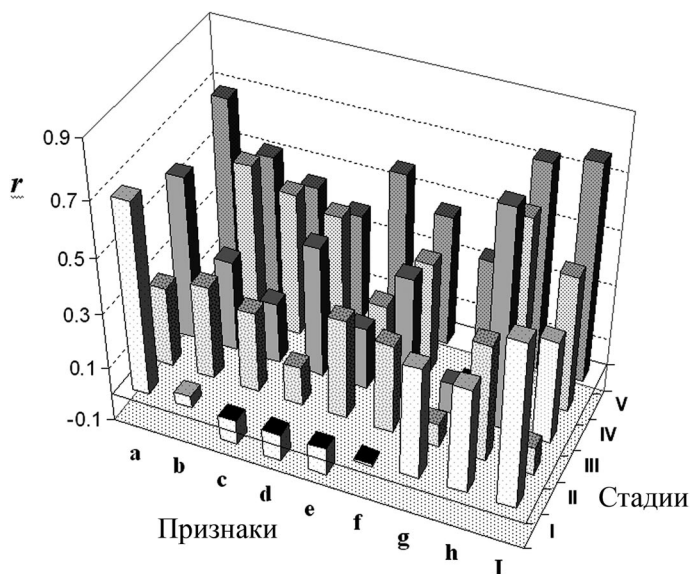


Рис. 5.18. Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между показателями биоэнергетических процессов, биомассой и высотой растений (a – i) у сортов и  $F_1$ -гибридов льна-долгунца на различных стадиях онтогенеза (I–V) и конечной продуктивностью (техническая длина стебля). Признаки: a – аденилатный энергетический заряд; b – содержание АТФ; c – сумма адениловых нуклеотидов; d – содержание NADH; e – содержание NADPH; f – сумма никотинамидных коферментов; g – общий восстановительный заряд; h – высота растений; i – масса растений. Стадии: I – елочка; II – быстрый рост; III – бутонизация; IV – цветение; V – зеленая спелость

лей (системы AMP+ADP+ATP, NAD+NADH и NADP+NADPH) над родительскими формами в ходе онтогенеза указывает на повышенную активность энергообразующих процессов. Представленные данные свидетельствуют о том, что величина энергетического заряда через опосредованное влияние на активность функционирования различных метаболических систем может регулировать интенсивность процессов роста и развития растений. Относительно низкие значения АЭЗ у исходных сортов на стадии «елочка», обусловленные пониженной интенсивностью функционирования энергообразующих систем, по-видимому, являются результатом влияния так называемых лимитирующих факторов, которые могут ограничивать взаимодействие и активность отдельных звеньев энергетического метаболизма. По-видимому, гетерозисный эффект по продуктивности у гибридных комбинаций является результатом более строгого регуляторного контроля активности биохимических реакций по сравнению с родителями. Это можно объяснить тем, что для скрещивания были использованы сорта, имеющие «узкие места» на разных этапах биоэнергетического метаболизма (например, активность реакций гликолиза в хлоропластах и цитоплазме, окислительного фосфорилирования в митохондриях на стадии «елочка») [98, 103]. Соответственно и устойчивость гетерозисных гибридов к неблагоприятным факторам может достигаться за счет более стабильного по отношению к исходным формам метаболизма. Сравнительный анализ биохимических показателей и морфологических признаков показал наличие прямой связи между величинами биоэнергетических параметров и активностью ростовых процессов, что может служить одним из показателей взаимосвязи энергетических и генетических процессов в клетках. Обнаруженная зависимость величин морфологических признаков от интенсивности функционирования процессов энергетического метаболизма свидетельствует, что качество урожая (масса стебля и волокна, техническая длина растений и др.) может быть детерминировано содержанием макроэргических соединений и восстановительных эквивалентов. Используемый в работе способ онтогенетической оценки исследуемого материала по биоэнергетическим признакам позволил установить «биоэнергетический фенотип» растений льна-долгунца интенсивного типа [112].

Применение многотестового физиолого-биохимического анализа в комплексных исследованиях количественных признаков роста, развития и продуктивности у различных сельскохозяйственных культур позволило сформулировать **основные положения биоэнергетической концепции гетерозиса** [113]:

✓ Гетерозисный эффект реализуется только при обеспеченности клетки макроэргическими и восстановительными эквивалентами. Высокие уровни макроэргических соединений в виде ADP, АТФ, а также восстановительных эквивалентов – NADH, NADPH – в клетке снимают конкуренцию между процессами, направленными на новообразование и поддержание элементов структуры организма, субклеточных компонентов, рост и продуктивность растений. Согласованность скоростей генерации и потребления биоэнергетических эквивалентов у гетерозисных F<sub>1</sub>-гибридов служит примером сбалансированности в системе энергетического метаболизма.

✓ В гибридном организме благодаря гетерозиготности формируется большее биохимическое разнообразие (увеличение вариантов сборки мультиферментных комплексов, расширение условий протекания метаболических реакций и т. д.), чем у родителей. Присутствие в геноме гибридов гетерозиготных аллелей предполагает возникновение различных форм ферментов, отличающихся по кинетическим и регуляторным свойствам. Образование динамичных мультиферментных ассоциаций в клетках гибридных форм растений и повышение активности функционирования биоэнергетических путей способствует реализации гетерозисного преимущества.

✓ У гетерозиготных организмов сбалансированность и комплементарное сочетание разнокачественных регуляторных аллелей, детерминирующих функционирование отдельных звеньев энергетического метаболизма, снимает ограничение скорости потока биохимических субстратов по метаболическим путям, что в конечном итоге приводит к гетерозису. Размер пула биоэнергетических эквивалентов является чувствительным индикатором активности биосинтетических процессов, которые коррелируют с урожайностью гетерозисных  $F_1$ -гибридов.

✓ Гибридная мощность обусловлена изменением регуляторных механизмов функционирования энергетического метаболизма благодаря присутствию в гетерозиготе различных аллелей, способствующих снятию строгого ограничения активности ростовых процессов. Комбинированный эффект множества таких изменений приводит к увеличению интенсивности процессов роста и продолжительности фаз онтогенеза у гетерозисных гибридов сельскохозяйственных растений.

✓ У гомозиготных линий величины зарядов никотинамидных коферментов и адениловых нуклеотидов отражают метаболическую ситуацию, характерную для накапливающей энергию системы, что обусловлено разобщением энергогенерации и ростовых процессов. Нарушение регуляторного контроля энергообразующих и энергопотребляющих систем у инбредных форм вызывает высокую напряженность энергетического метаболизма, что отрицательно сказывается на степени накопления органических веществ и конечной продуктивности.

✓ Гетерозис обусловлен биоэнергетическим балансом, возникающим в гетерозиготном состоянии при снятии генетического блокирования за счет компенсаторного действия геномов родительских форм, несущих сегрегированные локусы «узких мест» энергетического метаболизма. Положительная комплементация между фотосинтезом и различными звеньями дыхательного метаболизма способствует увеличению стабильности и эффективности энергообмена, что приводит к гетерозису.

#### **5.4. Особенности роста и развития льна-долгунца при гетерозисе**

Фотосинтез является начальным звеном сложной последовательности реакций, обеспечивающих накопление органического вещества растением. В связи с этим большое внимание уделяется сравнительному анализу фотосинтетических показателей сельскохозяйственных культур различной продуктивности для выявления признаков, характерных для высокопродуктивных растений [4, 8, 62,

114–129]. Для льна-долгунца изучение фотосинтетических процессов формирования урожая особенно актуально, поскольку хозяйственно ценной частью данной культуры является вегетативный фотосинтезирующий орган (стебель). С целью выявления особенностей роста гетерозисных гибридов льна-долгунца проведена сравнительная оценка их развития в онтогенезе по морфофизиологическим признакам. Явление гетерозиса находит широкое применение в практике создания ценных в производственном отношении гибридов, но помимо этого оно представляет для селекции значительный интерес как модель оптимальных продукционных процессов, к которой селекционер стремится при выведении новых сортов. Знание компонентов этой модели важно для оценки исходного материала при планировании скрещиваний и, возможно, для оценки элитных растений. Гетерозис максимально проявляется в  $F_1$  на фоне гетерозиготного состояния генотипа. Известно, что в проявлении гетерозисного эффекта большая роль принадлежит гетерозиготности по отдельным генам, контролирующим хозяйственно важные признаки. Следовательно, больший эффект гетерозиса следует ожидать у гибридов от скрещивания сортов разной степени генетической однородности.

В качестве материала для изучения были выбраны пять сортов льна-долгунца различного происхождения и урожайности: Belinka (Нидерланды), Л-41 (Беларусь), Leorkovsky (Чехословакия), К-6307 (США) и Светоч (Россия), а также гибриды первого поколения, полученные на их основе: К-6307 × Светоч, Leorkovsky × Светоч, Л-41 × Светоч, Л-41 × Belinka. По данным полевых испытаний гибриды Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka проявили себя как гетерозисные по основным хозяйственно ценным признакам. Два других гибрида К-6307 × Светоч и Leorkovsky × Светоч были негетерозисными.

Целью данной работы был сравнительный анализ роста и развития сортов и их гибридов  $F_1$ , различающихся по проявлению гетерозисного эффекта, в ходе вегетации.

В полевых условиях исследуемые формы льна-долгунца высаживались в 4 рандомизированных повторностях. Сравнительное изучение сортов и гибридов  $F_1$  проводилось в течение вегетационного периода в фазах «елочка» (I), «интенсивный рост» (II), «бутонизация» (III), «цветение» (IV), «зеленая» (V) и «желтая спелость» (VI). **Морфофизиологические параметры учитывали по общепринятым методикам.** Для анализа роста использовали весовой метод. Площадь листьев рассчитывали по формуле: (длина × ширина) × К, где К = 0,71. Коэффициент 0,71 для расчета площади листа льна найден эмпирически.

В качестве интегральных показателей роста и развития растений использовали RGR (относительная скорость роста биомассы), NAR (скорость нетто-ассимиляции), LAR (производительность работы листового аппарата) и УПП (удельная поверхностная плотность) листа [57, 130]. Формулы для расчета были следующими:

$$\begin{aligned} RGR &= \ln W_2 - \ln W / t_2 - t_1; \\ NAR &= (W_2 - W_1) \cdot (\ln A_2 - \ln A_1) / (t_2 - t_1) \cdot (A_2 - A_1); \\ LAR &= (A_2 - A_1) \cdot (\ln W_2 - \ln W_1) / (\ln A_2 - \ln A_1) \cdot (W_2 - W_1), \end{aligned}$$

где  $W_1$ ,  $W_2$  – сухая масса;  $A_1$ ,  $A_2$  – площадь листьев в срок  $t_1$  и  $t_2$ .

УПП листа = сухая масса листьев / площадь листьев.

Концентрацию хлорофилла определяли спектрофотометрически [131].

Онтогенетическая динамика высоты растений и длины главного стебля характерна для культуры льна-долгунца. В начале онтогенеза на первых двух стадиях – «елочка» и «быстрый рост растения» – растения недостоверно различались по высоте и технической длине стебля (рис. 5.19). Дифференциация между различными формами проявилась в фазе «бутонизация». На последней изученной стадии вегетации – «желтая спелость», когда рост растений уже прекратился, сорта и гибриды можно условно разделить на две группы. В первую группу входили гетерозисные гибриды Л-41 × Светоч, Л-41 × Belinka и их два родительских сорта Belinka и Л-41. Высота растений этой группы больше 60 см. Негетерозисные гибриды К-6307 × Светоч, Leorkovsky × Светоч и их материнские формы К-6307 и Leorkovsky достоверно были ниже.

Сравнивая А и Б на рис. 5.19, можно видеть, что рост целого растения продолжался до стадии «цветение», у большинства форм и после цветения, а у гетерозисной формы Л-41 × Belinka – до стадии «желтая спелость», что свидетельствует об удлинении вегетационного периода. Напротив, прирост технической длины стебля у низкопродуктивного сорта К-6307 прекратился в фазе «бутонизация», а у его негетерозисного гибрида К-6307 × Светоч, как и у большинства других форм, – во время цветения, что соответствует данным литературы [89, 132]. На рис. 5.20 представлена динамика накопления сухой массы как целым растением, так и стеблем. Из рис. 5.19, 5.20 видно, что гетерозисные гибриды Л-41 × Belinka, Л-41 × Светоч и высокопродуктивный сорт Belinka отличались высоким накоплением биомас-

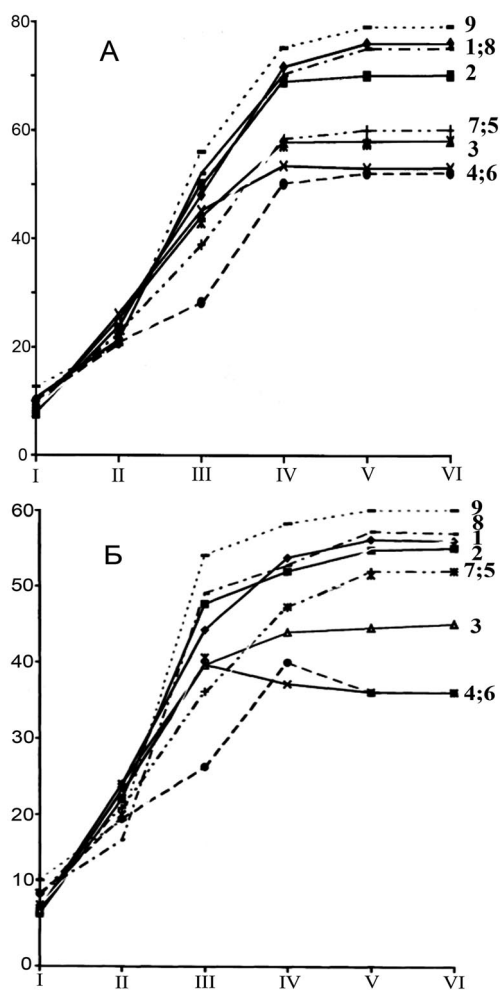


Рис. 5.19. Динамика высоты (А) и технической длины стебля (Б) сортов и гибридов льна-долгунца (см). Условные обозначения: 1 – Belinka, 2 – Л-41, 3 – Leorkovsky, 4 – К-6307, 5 – Светоч, 6 – К-6307 × Светоч, 7 – Leorkovsky × Светоч, 8 – Л-41 × Светоч, 9 – Л-41 × Belinka. Стадии онтогенеза: I – елочка; II – быстрый рост; III – бутонизация; IV – цветение; V – зеленая спелость; VI – желтая спелость



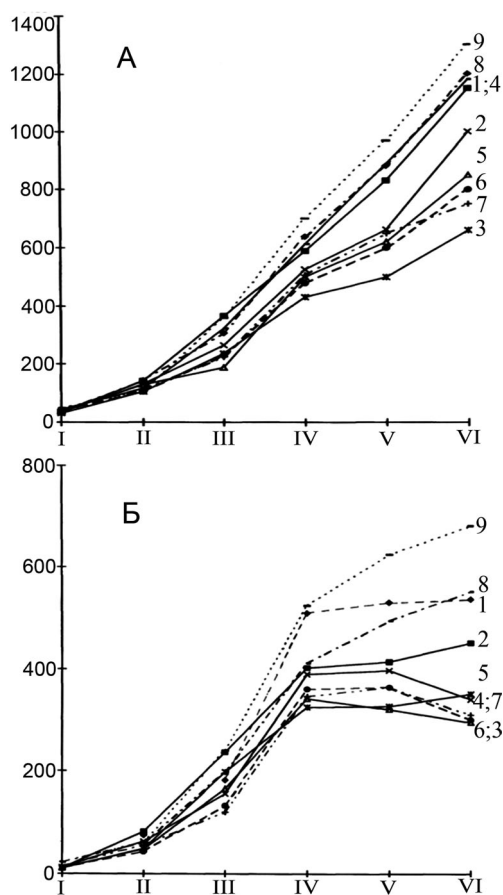


Рис. 5.20. Динамика накопления сухой массы (мг) целого растения (А) и стебля (Б) льна-долгунца в онтогенезе. Условные обозначения те же, что на рис. 5.19

сы как целого растения, так и стебля на протяжении всего вегетационного периода. Так же как и по длине растений, дифференциация между изученными формами льна-долгунца начала проявляться в фазе «бутонизация», достигнув максимальных величин на стадии «желтая спелость». Обращает на себя внимание неодинаковый ход онтогенетических кривых накопления сухой массы стебля в конце вегетации. Если наращивание биомассы растения продолжалось и после цветения, то наиболее интенсивный прирост сухой массы стебля у всех форм продолжался до цветения. Затем у большинства из них закончился либо в фазе «зеленая спелость» (Belinka), либо в фазе «желтая спелость» (Л-41 × Belinka, Л-41 × Светоч, Л-41, Светоч). У сортов Leorkovsky, К-6307 и их негетерозисных гибридов (К-6307 × Светоч, Leorkovsky × Светоч) наблюдалось, на первый взгляд, парадоксальное падение сухой массы стебля в фазе «желтая спелость» наряду с увеличением биомассы целого растения.

Это может быть связано как с высокой аттрагирующей способностью репродуктивных органов (коробочек и семян), так и с низкой адаптивной способ-

ностью данных форм, что вынуждает растительный организм расходовать накопленные ассимилянты на эффекты поддержания [133].

Одним из факторов, влияющих в итоге на конечную продуктивность, является листовая поверхность растений, которую можно охарактеризовать количественно и качественно. К количественным характеристикам листового аппарата относится, как известно, общая площадь листьев, которая складывается из средней площади одного листа и количества листьев на растении. В начале вегетации на стадии «елочка» листовая поверхность гибридов была больше, чем у сортов (рис. 5.21).

Однако уже к следующей стадии развития некоторые сорта (Л-41, К-6307) отличались самой высокой степенью облиственности. Прирост листовой поверхности у всех форм наблюдался до стадии «цветение», а у гибридов и сорта К-6307 достоверное нарастание площади листьев шло после цветения. У различных форм льна формирование максимальной ассимиляционной поверхности происходит на двух разных стадиях онтогенеза: во время цветения или ранней зеленой спе-



лости. Следует отметить, что количественные характеристики (размеры листовой поверхности) не являются гарантией высокого урожая. Например, у негетерозисного гибрида К-6307 × Светоч и его материнской формы К-6307 отмечена самая низкая урожайность, несмотря на большую площадь листьев на протяжении всего вегетационного периода.

Формирование продуктивности растения тесно связано с интенсивностью ростовых процессов, определяемых эффективностью функционирования аппарата фотосинтеза в ходе онтогенеза, которая, в свою очередь, зависит от структурной организации фотосинтетического аппарата. Одним из условий высокой урожайности сельскохозяйственных растений в широком диапазоне факторов внешней среды является совершенная система регуляции процессов ассимиляции от молекулярного уровня до ценотического [115]. Удельная поверхностная плотность (УПП) является одной из качественных характеристик структурной организации листа и представляет собой количество ассимилирующей ткани в единице площади листовой поверхности, что может определять интенсивность фотосинтеза. Высокими и стабильными показателями УПП листа на разных этапах онтогенетического развития и в среднем за вегетацию отличались высокопродуктивный сорт Belinka и гетерозисные гибриды Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka (табл. 5.24). Сорта Leorkovsky, Светоч и полученный на их основе негетерозисный гибрид Leorkovsky × Светоч характеризовались низкой плотностью мезофилла, показатель которой снижался к концу вегетации.

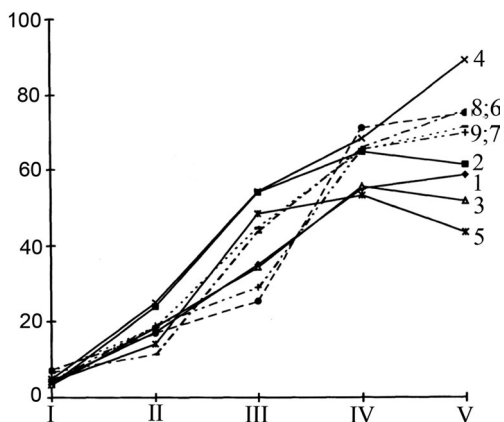


Рис. 5.21. Площадь листьев (см<sup>2</sup>) сортов и гибридов льна-долгунца в онтогенезе. Условные обозначения те же, что на рис. 5.19

Таблица 5.24. Удельная поверхностная плотность (УПП) листа (мг/см<sup>2</sup>) у сортов и гибридов льна-долгунца в онтогенезе

Сорт, гибрид	Фаза развития					Средняя за вегетацию
	I	II	III	IV	V	
Белинка	4,10	4,43	4,50	4,45	4,58	4,41
Л-41	4,22	3,97	3,71	3,88	3,90	3,93
Leorkovsky	3,85	3,70	3,75	3,13	3,31	3,55
К-6307	4,42	4,08	4,20	4,00	3,80	4,10
Светоч	4,03	4,01	3,55	3,31	3,20	3,62
К-6307 × Светоч	4,50	4,00	3,81	3,60	3,21	3,82
Leorkovsky × Светоч	3,88	3,81	3,72	3,80	3,75	3,79
Л-41 × Светоч	4,88	4,94	4,81	4,68	4,72	4,80
Л-41 × Белинка	4,50	4,85	4,91	4,42	4,50	4,64
НСР <sub>05</sub>	0,32	0,38	0,31	0,28	0,30	—

Общая площадь ассимиляционной поверхности и УПП листа в значительной степени определяют суточный прирост биомассы. Как видно из табл. 5.25, у всех изученных форм максимальное приращение сухой массы целым растением наблюдалось в период «интенсивный рост» – «бутонизация» – «цветение». Это связано с тем, что в этот отрезок времени наряду с усиленным ростом вегетативной массы идет развитие генеративных органов. Низкопродуктивный и скороспелый сорт *Leorkovsky* характеризовался низкими значениями величины прироста сухой массы до стадии «бутонизация» и после стадии «цветение», а в фазе «желтая спелость» прекратил накопление биомассы целого растения.

**Таблица 5.25. Суточный прирост сухой массы (мг) растений у сортов и гибридов льна-долгунца в онтогенезе**

Сорт, гибрид	Фаза развития					
	I–II	II–III	III–IV	IV–V	V–VI	Средняя за вегетацию
Belinka	7,78	16,35	37,00	24,29	14,40	19,82
Л-41	6,71	18,80	31,86	24,10	7,52	17,84
Leorkovsky	6,00	8,57	31,30	11,92	0	11,52
К-6307	7,32	27,50	32,63	13,60	24,40	21,10
Светоч	4,95	18,86	28,00	6,81	16,51	15,08
К-6307 × Светоч	5,15	20,83	27,78	12,01	10,52	15,29
Leorkovsky × Светоч	5,81	23,00	28,20	14,40	4,51	15,22
Л-41 × Светоч	5,53	29,71	36,13	27,62	15,62	18,83
Л-41 × Belinka	5,00	36,14	42,63	26,92	15,54	25,20

Высокие величины в среднем за вегетацию получены для высокопродуктивного сорта *Belinka* и его гетерозисного гибрида Л-41 × *Belinka*. Обращает на себя внимание то, что низкопродуктивный американский сорт К-6307 также имел высокие значения этого показателя. Такой факт объясняется тем, что данный сорт в агроклиматических условиях Беларуси развивает большую площадь листовой поверхности (рис. 5.21) и кроме главного стебля еще и боковые побеги, которые не имеют значения для урожайности льна-долгунца. В связи с этим нами исследован процесс прироста сухой массы главного стебля – основного органа, определяющего хозяйственную продуктивность льна-долгунца (табл. 5.26).

**Таблица 5.26. Суточный прирост сухой массы (мг) стебля у сортов и гибридов льна-долгунца в онтогенезе**

Сорт, гибрид	Фазы развития					
	I–II	II–III	III–IV	IV–V	V–VI	Средняя за вегетацию
Belinka	4,14	10,70	16,60	2,10	0,31	6,82
Л-41	4,49	12,82	16,50	1,21	1,85	7,44
Leorkovsky	2,45	4,80	8,80	–2,11	–1,25	2,53
К-6307	3,88	9,24	11,71	0,71	–2,81	4,52
Светоч	2,55	10,89	12,35	0,11	1,22	5,39
К-6307 × Светоч	2,46	14,83	11,40	–2,39	–1,81	4,91
Leorkovsky × Светоч	3,23	12,80	11,35	1,72	–2,65	5,73
Л-41 × Светоч	2,94	19,71	21,22	8,32	2,85	11,10
Л-41 × Belinka	3,26	25,42	28,31	10,10	2,80	14,01

Таблица 5.27. Содержание основных фотосинтетических пигментов (мг/г сухой массы) в листьях сортов и гибридов льна-долгунца в онтогенезе

Сорта, гибриды	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	Каротиноиды
<i>Елочка</i>					
Belinka	6,08	1,78	7,86	3,42	0,69
Л-41	5,89	1,92	7,81	3,07	0,68
Leorkovsky	4,63	1,55	6,18	2,99	0,52
К-6307	5,08	1,72	6,80	2,96	0,48
Светоч	5,85	1,81	7,66	3,23	0,67
К-6307 × Светоч	6,08	1,80	7,88	3,38	0,63
Leorkovsky × Светоч	5,42	1,85	7,27	2,93	0,65
Л-41 × Светоч	5,98	1,88	7,86	3,18	0,73
Л-41 × Belinka	6,75	1,71	8,46	3,95	0,75
НСР <sub>05</sub>	0,38	0,08	0,45		0,04
<i>Быстрый рост</i>					
Belinka	8,58	2,05	10,63	4,19	1,05
Л-41	7,03	2,18	9,21	3,23	1,12
Leorkovsky	6,05	1,72	7,77	3,52	0,96
К-6307	7,32	2,14	9,46	3,42	0,89
Светоч	6,18	1,97	8,15	3,14	1,20
К-6307 × Светоч	7,63	2,29	9,92	3,33	0,96
Leorkovsky × Светоч	7,30	2,35	9,65	3,11	0,88
Л-41 × Светоч	9,08	2,30	11,38	3,95	1,08
Л-41 × Belinka	8,89	2,25	11,14	3,95	1,21
НСР <sub>05</sub>	0,32	0,12	0,40		0,10
<i>Цветение</i>					
Belinka	8,96	2,31	11,27	3,88	1,26
Л-41	8,90	2,62	11,52	3,40	1,31
Leorkovsky	6,45	1,86	8,31	3,47	1,06
К-6307	7,66	2,08	9,74	3,68	1,01
Светоч	8,50	2,55	11,05	3,33	1,15
К-6307 × Светоч	7,56	2,27	9,83	3,33	1,04
Leorkovsky × Светоч	8,32	2,08	10,42	4,00	1,10
Л-41 × Светоч	9,31	2,54	11,85	3,67	1,38
Л-41 × Belinka	9,15	2,32	11,47	3,94	1,56
НСР <sub>05</sub>	0,41	0,15	0,46		0,08
<i>Зеленая спелость</i>					
Belinka	9,05	2,41	11,46	3,76	0,88
Л-41	7,15	2,00	9,15	3,58	0,96
Leorkovsky	5,32	1,61	6,93	3,30	0,75
К-6307	6,71	2,08	8,79	3,23	0,80
Светоч	6,30	1,99	8,29	3,17	0,94
К-6307 × Светоч	7,88	2,40	10,28	3,28	0,90
Leorkovsky × Светоч	7,02	2,31	9,33	3,04	0,81
Л-41 × Светоч	9,88	2,51	12,39	3,94	1,36
Л-41 × Belinka	9,06	2,05	11,11	4,42	1,42
НСР <sub>05</sub>	0,48	0,15	0,60		0,12

Суточный прирост биомассы стебля разной степени у всех изученных форм происходил до стадии «зеленая спелость», замедлился к концу вегетации, а у некоторых форм (низкопродуктивные сорта Leorkovsky, K-6307 и их негетерозисные гибриды K-6307 × Светоч, Leorkovsky × Светоч) к этому периоду показатели имели отрицательное значение. Наиболее высокий суточный прирост биомассы стебля отмечен для гетерозисных гибридов Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka и их материнской формы Л-41.

К качественным характеристикам фотосинтетического аппарата растительного организма наряду с УПП листа можно отнести содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, суммарный хлорофилл *a* + *b*, каротиноиды), по уровню которых можно составить наиболее общее представление о развитии ассимилирующей системы растения. Обычно анализируют количество хлорофилла в листьях. Однако, принимая во внимание, что для льна-долгунца хозяйственно важным является фотосинтезирующий стебель, мы исследовали содержание хлорофилла и каротиноидов и в стебле.

В табл. 5.27 представлены результаты изучения основных фотосинтетических пигментов в листьях различных форм льна-долгунца. В начале онтогенетического развития в фазе «елочка» содержание фотосинтетических пигментов было минимальным. Однако уже к следующей стадии «быстрый рост» их количество повышается, причем в разной степени, как для различных форм растений, так и для разных пигментов. У низкопродуктивного сорта Светоч превышение суммарного хлорофилла составило 6%, а у высокопродуктивного гетерозисного гибрида Л-41 × Светоч – 41%. Однако в большей степени возрос уровень каротиноидов – от 23 до 46%. Возросло также отношение Хл *a*/Хл *b*.

Ко времени цветения количество хлорофилла, как правило, повышается, достигая максимума у некоторых сортов (Belinka) и гибридов (K-6307 × Светоч и Л-41 × Светоч) в фазе «зеленая спелость». Характерно, что на этой стадии в листьях гибридов Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka сохранялось такое же количество каротиноидов, как и во время цветения, тогда как у остальных изученных форм этот показатель снижался. Это может свидетельствовать об интенсивной работе фотосинтетического аппарата высокопродуктивных гетерозисных гибридов в репродуктивной фазе развития растений льна-долгунца.

Рис. 5.22 иллюстрирует ход онтогенетических кривых суммарного хлорофилла в стеблях сортов и гибридов. Большинство изученных форм льна различалось между собой по данному параметру на всех стадиях развития. Количество хлорофилла в стеблях повышалось со стадии «елочка» к периоду интенсивного роста в отличие от листьев не у всех форм. У сортов Belinka, K-6307

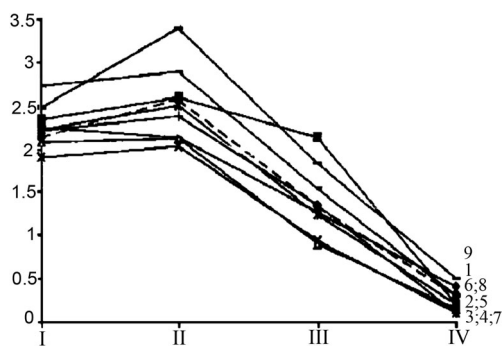


Рис. 5.22. Содержание суммарного хлорофилла *a* + *b* в стеблях сортов и гибридов льна-долгунца. Условные обозначения те же, что на рис. 5.19

и гибрида Leorkovsky × Светоч оно достоверно не изменялось. Следует отметить высокий уровень хлорофилла в стеблях высокопродуктивных гетерозисных гибридов. На последующих стадиях онтогенеза содержание хлорофилла в стеблях закономерно снижалось, однако сохранялось минимальное его количество даже в конце вегетации в начале фазы «желтая спелость», когда листья отмирают. По-видимому, при отсутствии фотосинтетического аппарата листа стебель принимает на себя часть функциональной нагрузки и снабжает ассимилятами созревающие коробочки и стебель.

При рассмотрении отдельных форм хлорофилла (табл. 5.28) выявлено повышенное содержание хлорофилла *a* в стеблях высокопродуктивных гетерозисных гибридов Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka и соответственно высокое отношение  $\text{Хл } a / \text{Хл } b$ .

Анализ роста сельскохозяйственных растений основан на изучении интегрального показателя фотосинтетической активности – накопления биомассы [20]. Исходными (абсолютными) величинами в количественном анализе роста являются сухая масса растения и величина ассимиляционной поверхности (обычно площадь листьев). На основании этих величин рассчитывают три основных относительных показателя – RGR, NAR, LAR. Высокая скорость накопления биомассы, отражаемая величиной RGR, отмечена для начальных периодов вегетации льна-долгунца (табл. 5.29) и характеризуется у многих сельскохозяйственных культур как период «большого роста».

**Таблица 5.28. Содержание основных фотосинтетических пигментов (мг/г сухой массы) в стеблях сортов и гибридов льна-долгунца в ходе онтогенеза**

Сорт, гибрид	Пигмент			
	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	$\text{Хл } a / \text{Хл } b$	Каротиноиды
<i>Елочка</i>				
Belinka	1,81	0,44	4,11	0,35
Л-41	1,92	0,42	4,20	0,31
Leorkovsky	1,68	0,40	4,20	0,31
К-6307	1,52	0,38	4,00	0,28
Светоч	1,48	0,38	4,84	0,36
К-6307 × Светоч	1,71	0,42	4,07	0,32
Leorkovsky × Светоч	1,78	0,43	4,14	0,34
Л-41 × Светоч	2,25	0,48	4,69	0,38
Л-41 × Belinka	2,08	0,40	5,20	0,41
<i>Быстрый рост</i>				
Belinka	1,65	0,48	3,44	0,28
Л-41	1,82	0,44	4,14	0,40
Leorkovsky	1,70	0,42	4,05	0,30
К-6307	1,58	0,45	3,51	0,27
Светоч	2,06	0,45	4,58	0,38
К-6307 × Светоч	2,10	0,48	4,38	0,35
Leorkovsky × Светоч	1,94	0,44	4,41	0,33

Сорт, гибрид	Пигмент			
	Хл <i>a</i>	Хл <i>g</i>	Хл <i>a</i> / Хл <i>g</i>	Каротиноиды
Л-41 × Светоч	2,40	0,50	4,80	0,42
Л-41 × Belinka	2,80	0,60	4,67	0,46
<i>Цветение</i>				
Belinka	1,02	0,25	4,08	0,18
Л-41	0,92	0,21	4,38	0,23
Leorkovsky	0,72	0,18	4,00	0,15
К-6307	0,74	0,20	3,70	0,11
Светоч	0,98	0,26	3,77	0,18
К-6307 × Светоч	1,08	0,26	4,15	0,17
Leorkovsky × Светоч	1,10	0,25	4,40	0,15
Л-41 × Светоч	1,28	0,26	4,92	0,26
Л-41 × Belinka	1,52	0,31	4,90	0,24

К периоду «цветение» – «зеленая спелость» этот показатель снижается у всех изученных форм более чем вдвое, достигая к фазе «желтая спелость» минимальных величин. В то же время характер изменения RGR в онтогенезе существенно зависит от генотипа исследуемой формы льна-долгунца. Так, у низкопродуктивного сорта Leorkovsky и его негетерозисного гибрида Leorkovsky × Светоч не выявлено резкого подъема RGR в промежутке между фазами «быстрый рост» и «бутионизация», тогда как у остальных форм именно в этот период наблюдается повышение, а у гетерозисных гибридов Л-41 × Светоч и Л-41 × Belinka – скачок этого показателя. Вследствие этого самые низкие величины RGR в среднем за вегетацию отмечены для гибрида Leorkovsky × Светоч и его материнской формы сорта Leorkovsky.

Наблюдается высокий уровень относительной скорости роста биомассы у низкопродуктивного сорта К-6307 в среднем за вегетацию. В таких случаях по величине RGR нельзя судить о причинах, которые определяют темп роста. Они могут быть связаны с эффективностью работы ассимилирующей поверхности растений – величинами скорости нетто-ассимиляции (NAR) и отношением площади листьев к биомассе растений (LAR). Как следует из табл. 5.29, именно сорт К-6307 характеризовался самой низкой величиной NAR и высокой LAR. Следовательно, ассимилирующая система растений данного сорта работает с низкой эффективностью, что частично компенсируется ее размерами – большой площадью листьев (рис. 5.21). В целом по группе изученных генотипов анализ параметров роста NAR и LAR подтвердил те закономерности, которые были выявлены при рассмотрении RGR.

Успех селекционной работы в значительной степени определяется полнотой знаний о потенциальных возможностях генотипа в одинаковых условиях внешней среды. В связи с этим нами выделены признаки, характерные для высокопродуктивных форм льна-долгунца при сопоставлении их с низкопродуктивными образцами.



Таблица 5.29. Параметры роста сортов и гибридов льна-долгунца

Сорт, гибрид	Фаза развития					
	I-II	II-III	III-IV	IV-V	V-VI	Средняя за вегетацию
<i>RGR (мг/мг/сутки × 10<sup>-2</sup>)</i>						
Belinka	8,88	10,86	7,80	2,82	2,84	6,64
Л-41	10,21	13,57	7,98	3,41	1,68	4,37
Leorkovsky	7,56	7,60	7,08	2,10	0	4,87
К-6307	8,25	14,19	8,57	2,35	2,74	7,22
Светоч	8,33	13,67	7,61	1,45	2,56	6,72
К-6307 × Светоч	7,77	9,88	7,34	2,26	1,49	5,75
Leorkovsky × Светоч	8,92	7,20	8,08	2,57	0,68	5,49
Л-41 × Светоч	7,54	14,82	7,07	3,69	1,55	6,93
Л-41 × Belinka	5,86	17,37	7,47	3,27	1,42	7,08
<i>NAR (мг/см<sup>2</sup>/сутки)</i>						
Belinka	0,73	1,30	0,76	0,42	—	0,80
Л-41	0,72	1,21	0,54	0,40	—	0,72
Leorkovsky	0,68	0,47	1,16	0,20	—	0,63
К-6307	0,60	0,71	0,54	0,18	—	0,51
Светоч	0,61	0,95	0,38	0,14	—	0,52
К-6307 × Светоч	0,45	1,20	0,63	0,17	—	0,61
Leorkovsky × Светоч	0,58	0,98	0,90	0,21	—	0,67
Л-41 × Светоч	0,63	1,44	0,91	0,42	—	0,85
Л-41 × Belinka	0,39	1,71	0,69	0,38	—	0,79
<i>LAR (см<sup>2</sup>/мг)</i>						
Belinka	0,12	0,25	0,10	0,07	—	0,14
Л-41	0,14	0,16	0,13	0,09	—	0,13
Leorkovsky	0,12	0,17	0,14	0,09	—	0,13
К-6307	0,17	0,21	0,16	0,13	—	0,17
Светоч	0,14	0,17	0,16	0,10	—	0,14
К-6307 × Светоч	0,17	0,13	0,13	0,13	—	0,14
Leorkovsky × Светоч	0,15	0,15	0,13	0,12	—	0,14
Л-41 × Светоч	0,11	0,12	0,12	0,10	—	0,11
Л-41 × Belinka	0,16	0,14	0,11	0,09	—	0,12

Прирост длины главного стебля у низкопродуктивных сортов и негетерозисных гибридов прекращался на более ранних стадиях онтогенеза в фазах «бутонизация» (К-6307) и «цветение» (Leorkovsky, К-6307  $\times$  Светоч). В отличие от этого рост гетерозисного гибрида Л-41  $\times$  Belinka продолжался до стадии «желтая спелость». Принимая во внимание хозяйственно ценное значение стебля у льна-долгунца, на основании полученных данных сделан вывод о перспективности форм, у которых наблюдался высокий прирост биомассы стебля до фазы «желтая спелость». Это гетерозисные гибриды Л-41  $\times$  Светоч и Л-41  $\times$  Belinka. Напротив, у негетерозисных гибридов К-6307  $\times$  Светоч, Leorkovsky  $\times$  Светоч и их родительских сортов Leorkovsky и К-6307 наблюдалось снижение сухой массы стебля, что свидетельствует о перераспределении ассимилятов в пользу репродуктивных орга-

нов для реализации генетической программы онтогенетического развития организма.

Большие размеры листовой поверхности не являются залогом высокого урожая, поскольку самая большая площадь листьев на протяжении всего вегетационного периода была у негетерозисного гибрида К-6307 × Светоч и его материнского сорта К-6307. Напротив, высокими и стабильными показателями УПП листа, которая является одной из характеристик его структурной организации, отличались гетерозисные гибриды Л-41 × Светоч, Л-41 × **Belinka** и **высокопродуктивный** сорт **Belinka**. Низкопродуктивные формы характеризовались низкой плотностью мезофилла. Для гетерозисных гибридов отмечен также высокий суточный прирост биомассы стебля. В фазе «зеленая спелость» в листьях гетерозисных гибридов сохранялось высокое количество каротиноидов, тогда как у остальных форм льна-долгунца наблюдалось их снижение. В стеблях высокопродуктивных гетерозисных гибридов выявлено повышенное содержание суммарного хлорофилла, хлорофилла *a* и высокое отношение  $Xл\ a / Xл\ b$ . Установлено, что высокопродуктивные гетерозисные гибриды в период между фазами «быстрый рост» и «бутонизация» характеризуются активизацией ростсинтетических процессов, как следует из величины параметров роста (RGR, NAR, LAR).

Таким образом, процесс формирования продуктивности у сортов льна-долгунца и полученных на их основе гетерозисных и негетерозисных гибридов имеет свои отличия и особенности в прохождении этапов онтогенетического развития. Выявленные в работе особенности и закономерности роста и развития гетерозисных гибридов льна-долгунца могут быть использованы для разработки комплекса физиологических тестов, которые должны учитываться при проектировании общей модели интенсивного типа для различных экологических условий с целью повышения эффективности селекционного процесса.

В заключение следует отметить, что идентификация физиолого-биохимических факторов, играющих ключевую роль в формировании продуктивности, является перспективным направлением исследований, которое позволит выявить взаимосвязь физиолого-биохимических и количественных показателей и на этой основе разработать критерии прогнозирования величин хозяйственно полезных признаков при создании высокопродуктивных экологически стабильных сортов льна-долгунца. Использование физиологических, биохимических и биоэнергетических маркеров в качестве критериев оценки исходного селекционного материала на гетерозис даст возможность осуществлять отбор генотипов, обладающих физиологической и биохимической комплементацией и балансом, что обеспечит эффективность общего метаболизма и, как следствие, высокую продуктивность гетерозисных  $F_1$ -гибридов сельскохозяйственных культур.

## Литература

1. Birchler J. A., Auger D. L., Riddle N. C. In search of the molecular basis of heterosis // *The Plant Cell*. – 2003. – Vol. 15, N 10. – P. 2236–2239.
2. Tollenaar M., Ahmadzadeh A., Lee E. A. Physiological basis of heterosis for grain yield in maize // *Crop Sci*. – 2004. – Vol. 44, N 6. – P. 2086–2094.

3. *Ashby E.* Hybrid vigour in maize // *Amer. Nat.* – 1936. – N 724. – P. 179–181.
4. *Биоэнергетические* процессы при гетерозисе / Л. В. Хотылева, А. Н. Разумович, В. В. Титок и др. – Минск, 1991. – 176 с.
5. *Gibberellins and heterosis in sorghum* / S. B. Rood, J. E. T. Withbeck, D. J. Major, F. R. Miller // *Crop Sci.* – 1992. – Vol. 32, N 3. – P. 713–718.
6. *Русинова О. В.* Характер наследования интегральных показателей энергетического метаболизма у межлинейных гибридов кукурузы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Институт цитологии и генетики. – Минск, – 1988. – 21 с.
7. *Титок В. В., Разумович А. Н., Хотылева Л. В.* Особенности наследования интегральных показателей энергетического метаболизма в проростках гибридных форм кукурузы // *Генетика.* – 1989. – Т. XXV, № 7. – С. 1223–1229.
8. *Лемеш В. А., Разумович А. Н.* Сравнительная характеристика инбредных линий кукурузы по отдельным фотосинтетическим признакам // *Весті АН БССР. Сер. біял. навук.* – 1989. – № 1. – С. 17–22.
9. *Michalik I.* The function of metabolism in phosphorus accumulation in plant roots and its transport over long distances // *Biol. Plant.* – 1987. – Vol. 29, N 3. – P. 204–213.
10. *Melchinger A. E., Geiger H. H., Schell F. W.* Reciprocal differences in single-cross hybrids and their F<sub>2</sub> and backcross progenies in maize // *Maydica.* – 1985. – Vol. XXX, N 3. – P. 395–405.
11. *Lott J. N. A., Ockenden I., Raboy V. et al.* Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruit: a global estimate // *Seed Sci. Research.* – 2000. – Vol. 10, N. 1. – P. 11–33.
12. *Raboy V.* myo-Inositol-1,2,3,4,5,6-hexakisphosphate // *Phytochemistry.* – 2003. – Vol. 63, N. 6. – P. 1033–1043.
13. *Loewus F. A., Murthy P. N.* myo-Inositol metabolism in plants // *Plant Sci.* – 2000. – Vol. 150, N 1. – P. 1–19.
14. *Азаркович М. И., Дмитриева М. И., Соболев А. М.* Мобилизация белка и фитина в алейроновых зернах семян клещевины при прорастании // *Физиол. раст.* – 1999. – Т. 46, № 3. – С. 410–418.
15. *Loewus F. A., Loewus M. W.* Myo-inositol: its biosynthesis and metabolism // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1983. – Vol. 34. – P. 137–163.
16. *Соболев А. М.* Запасание белка в семенах растений. – М., 1985. – 112 с.
17. *Phytin is synthesized in the cotyledons of germinated castor-bean seeds in response to exogenously supplied phosphate* / M. G. Organ, G. S. Greenwood, A. M. Lescure, J. D. Bewley // *Planta.* – 1988. – Vol. 17, N 4. – P. 513–517.
18. *Kumar V., Srivastava G., Ramesh A., Joshi O. M.* Phytic acid in Indian soybean: genotypic variability and influence of growing location // *J. Sci. Food Agric.* – 2005. – Vol. 85, N 6. – P. 1523–1526.
19. *Циток У. У.* Колькась фіціну ў спачываючым і прарастаючым зерні гетэрозісных форм кукурузы // *Весті АН БССР. Сер. біял. навук.* – 1986. – № 5. – С. 53–56.
20. *Israel D. W., Kwanyuen P., Burton J. W.* Genetic variability for phytic acid phosphorus and inorganic phosphorus in seeds of soybeans in maturity groups V, VI, and VII // *Crop Sci.* – 2006. – Vol. 46, N 1. – P. 67–71.
21. *Satija D. R., Trukral S. K.* Genetic analysis of phytic acid content in pearl millet // *Theor. Appl. Genet.* – 1985. – Vol. 70, N 6. – P. 693–696.
22. *Satija D. R., Thukral S. K.* Genetic analysis of grain yield and other quantitative traits in pearl millet lines characterized by disease resistance and phytic acid content // *Tropical Agric.* – 1989. – Vol. 66, N 3. – P. 269–272.
23. *Relationship between gene expression and hybrid vigor in primary root of young maize (Zea mays L.) plantlets* / S. Romagnoli, M. Maddaloni, C. Livini, M. Motto // *Theor. Appl. Genet.* – 1990. – Vol. 80, N 5. – P. 769–775.
24. *Хотылева Л. В., Юренкова С. И., Русинова О. В.* Соотношение гликолитического и пентозофосфатного путей окисления глюкозы у инбредных линий кукурузы на ранних этапах прорастания // *Доклады АН БССР.* – 1988. – Т. 32, № 7. – С. 660–663.
25. *Титок В. В.* Биоэнергетические аспекты формирования комбинационной способности у кукурузы // *Современные методы и подходы в селекции растений: Сб. ст.* – Кишинев, 1991. – С. 139–145.

26. Raboy V., Young K. A., Dorsch J. A., Cook A. Genetics and breeding of seed phosphorus and phytic acid // J. Plant Physiol. – 2001. – Vol. 158, N 4. – P. 489–497.
27. Horner H. T., Cervantes-Martinez T., Massey L. K., Palmer R. J. Oxalate and phytate concentrations in seeds of soybean cultivars [*Glycine max* (L.) Merr.] // J. Agric. Food Chem. – 2005. – Vol. 53, N 20. – P. 7870–7877.
28. Брюбейкер Дж. Сельскохозяйственная генетика. – М., 1966. – 223 с.
29. Rasmussen S. K., Hatzack F. Identification of two phytate barley (*Hordeum vulgare* L.) grain mutants by TLC and genetic analysis // Hereditas. – 1998. – Vol. 129, N 2. – P. 107–112.
30. Pilu R., Panzeri D., Gavazzi G., Rasmussen S. K., Consonni G., Nielsen E. Phenotypic, genetic and molecular characterization of a maize low phytic acid mutant (lpa241) // Theor. Appl. Genet. – 2003. – Vol. 107, N 5. – P. 980–987.
31. Хотылева Л. В., Тумок В. В. Особенности проявления гетерозиса по продуктивности и интегральным показателям энергетического метаболизма у F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> гибридов кукурузы // Цитология и генетика. – 1994. – Т. 28, № 4. – С. 31–34.
32. Хотылева Л. В., Разумович А. Н., Тумок В. В. Интегральные показатели энергетического метаболизма в этиолированных проростках самоопыленных линий кукурузы // Физиол. раст. – 1987. – Т. 34, вып. 2. – С. 101–308.
33. Тумок В. В., Разумович А. Н., Хотылева Л. В. О наследовании интегральных показателей энергетического метаболизма в зерновках гибридов кукурузы F<sub>1</sub> // С.-х. биол. Сер. биол. раст. – 1991. – № 1. – С. 105–111.
34. Бажок Г. У., Разумович А. Н. Эффекты насць першасных рэакцый фотасінтэзу ў ліній і гібрыдаў кукурузы // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1989. – № 2. – С. 19–24.
35. Филиппова Л. А., Мамушина Н. С., Зубкова Е. В. Развитие представлений о взаимосвязи фотосинтеза и дыхания // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. – Л., 1989. – С. 168–183.
36. Krömer S. Respiration during photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1995. – Vol. 46. – P. 45–70.
37. Heber U. Metabolite exchange between chloroplast and cytoplasm // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1974. – Vol. 25. – P. 393–421.
38. Popov V. N., Eprintsev A. T., Fedorin D. N., Leonova Yu. A. Light influence on succinate dehydrogenase activity in maize leaves // J. Stress Physiol. Biochem. – 2005. – Vol. 1, N 1. – P. 30–36.
39. Филиппова Л. А., Мамушина Н. С., Зеленский О. В. О функционировании основных этапов темнового дыхания во время фотосинтеза // Ботан. журнал. – 1982. – Т. 67, № 9. – С. 1169–1178.
40. Шахов А. А. Фотоэнергетика растений и урожай. – М., 1993. – 411 с.
41. Мамушина Н. С., Зубкова Е. К. Функционирование цикла Кребса на свету в условиях естественной концентрации CO<sub>2</sub> в автотрофных тканях листа C<sub>3</sub>-растений // Физиол. раст. – 1992. – Т. 39, № 4. – С. 692–697.
42. Мамушина Н. С., Филиппова Л. А., Зубкова Е. К. О функционировании гликолиза и окислительного пентозофосфатного цикла в ассимилирующей клетке на свету и в темноте // Вопросы взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. – Томск, 1988. – С. 5–18.
43. Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Laar van H. H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach // J. Theor. Biol. – 1974. – Vol. 45, N 3. – P. 339–377.
44. Мурей И. А., Рахманкулова З. Ф. Взаимосвязь между фотосинтезом и темновым модифицированным дыханием на свету у кукурузы // Физиол. раст. – 1984. – Т. 37, вып. 3. – С. 468–475.
45. Raghavendra A. S., Padmstree K., Saradedevi K. Interdependence of photosynthesis and respiration in plant cells: interactions between chloroplasts and mitochondria // Plant Sci. – 1994. – Vol. 97, N 1. – P. 1–14.
46. Saradedevi K., Raghavendra A. S. Dark respiration protects photosynthesis against photoinhibition in mesophyll protoplasts of pea (*Pisum sativum*) // Plant Physiol. – 1992. – Vol. 99, N 6. – P. 1232–1237.
47. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. – Л., 1992. – 72 с.
48. Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). – СПб., 1999. – 204 с.
49. Titok V. V., Lemesh V. A., Rusinova O. V., Podlisskikh V. L. Leaf area, chlorophyll content and biomass of tomato plants and their heterotic hybrids under *in vitro* culture // Photosynthetica. – 1994. – Vol. 30, N 2. – P. 255–260.

50. Dwyer Z. M., Stewart D. W. Leaf area development in field-grown maize // *Agron J.* – 1986. – Vol. 78, N 2. – P. 334–343.
51. Teasdale J. R., Abdul-Baki A. A. Growth analysis of tomatoes in black polyethylene and hairy vetch production systems // *Hort. Sci.* – 1997. – Vol. 32, N 4. – P. 659–663.
52. Srinivasa Rao N. K., Bhatt R. M., Anand N. Leaf area, growth and photosynthesis in relation to heterosis in tomato // *Photosynthetica.* – 1992. – Vol. 26, N 3. – P. 449–453.
53. *Physio-morphological studies of F<sub>1</sub> hybrids in rice (Oryza sativa L.)* / M. N. A. Khan, S. Murayama, Y. Iscimine et al. // *Plant Product. Sci.* – 1998. – Vol. 1, N 4. – P. 233–239.
54. Duration of CO<sub>2</sub> enrichment influences growth, yield, and gas exchange of two tomato species / S. Yelle, R. C. Beeson, M. J. Trudel, A. Gosselin // *J. Am. Hortic. Sci.* – 1990. – Vol. 115, N 1. – P. 52–57.
55. Лемеш В. А., Хотылева Л. В. Листовая поверхность и содержание хлорофилла в связи с гетерозисом томата в условиях культуры // *Гетерозис сельскохозяйственных растений.* – М., 1997. – С. 57–58.
56. Морфофизиологические признаки при гетерозисе у томатов в культуре *in vitro* / В. В. Титок, В. А. Лемеш, О. В. Русинова, Л. В. Хотылева // *Доклады НАН Беларуси.* – 1998. – Т. 42, № 1. – С. 93–98.
57. *Methods of growth analysis* / J. Kvet, J. P. Ondok, J. Nekas, P. G. Jarvis // *Plant Photosynthesis production. Manual of methods.* The Hague. – 1971. – P. 343–391.
58. Лутков А. А. Физиолого-генетический подход к проблемам теории селекции // *Генетика культурных видов растений.* – Новосибирск, 1991. – С. 109–117.
59. Абдуллаев Х. А., Джанагоудар Б. С., Насыров Ю. С. Фотосинтетические тест-признаки в прогнозировании гетерозиса у хлопчатника // *Физиологические тесты в селекции растений.* – Душанбе, 1994. – С. 16–23.
60. Haldimann P. Low growth temperature-induced changes to pigment composition and photosynthesis in *Lycopersicon esculentum* genotypes differing in chilling sensitivity // *Plant Cell Environment.* – 1998. – Vol. 21, N 2. – P. 200–208.
61. Subrahmanyam D., Radhore V. S. Variation in photosynthetic traits in barnyard millet (*Echinochloa frumentaceae*) genotypes // *J. Agron. Crop Sci.* – 1999. – Vol. 183, N 3. – P. 199–203.
62. Лемеш В. А. Наследование фотосинтетических признаков у межлинейных гибридов кукурузы // Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. Ин-т генетики и цитологии. – Минск, 1989. – 17 с.
63. Körnerová M., Hala D. The effect of low growth temperature on hill reaction and photosystem 1 activities and pigment contents in maize inbred lines and their F<sub>1</sub> hybrids // *Photosynthetica.* – 2000. – Vol. 37, N 3. – P. 477–488.
64. Genetically based differences in photochemical activities of isolated maize (*Zea mays* L.) mesophyll chloroplasts / D. Hala, M. Kočová, M. Körnerová et al. // *Photosynthetica.* – 1999. – Vol. 36, N 1/2. – P. 187–197.
65. Ochescu C., Cabulea J., Marosau V. Corelatiile fenotipice si genotipice ale continutului de pigmenti clorofilici cu unele caractere si insusiri ale plantulelor de porumb // *Genetica.* – 1981. – Vol. 48, N 1. – P. 27–36.
66. Соколов В. А., Полищук Е. А. Компенсационные изменения у хлорофильных мутантов и их роль в формировании гетерозиса у гибридов // *Успехи теории и прикладной гетерозис.* – Новосибирск, 1982. – С. 18–27.
67. Титок В. В., Юренкова С. И., Хотылева Л. В. Энергетический метаболизм в листьях сортов и F<sub>1</sub>-гибридов томатов // *Вестн. НАН Беларуси. Сер. бйял. навук.* – 1998. – № 2. – С. 37–41.
68. Северин С. Е., Степанова Н. П. Пентозный путь превращения углеводов в ткани сердца // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* – 1974. – № 3. – С. 416–424.
69. Plaxton W. C. The organization and regulation of plant glycolysis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1996. – Vol. 47. – P. 185–214.
70. Dennis D. V., Greyson M. F. Fructose 6-phosphate metabolism in plants // *Physiol. Plant.* – 1987. – Vol. 69, N 4. – P. 395–404.
71. Хавкин Э. Е. Формирование метаболических систем в растущих клетках растений. – Новосибирск, 1977. – 221 с.
72. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. – М., 1962. – 153 с.

73. Singh P., Naik S. Effect photosynthesis of dark mitochondrial respiration in green cells // FEBS Lett. – 1984. – Vol. 165, N 1. – P. 145–150.
74. Miginiac-Maslow M., Hoarau A. The adenine nucleotide levels and the adenylate energy charge values of different *Triticum* and *Aegilops* species // Z. Pflanzenphysiol. – 1979. – Bd. 93. – P. 387–394.
75. Dry I. B., Wiskich J. T. Role the external adenosine triphosphate/adenosine diphosphate ratio in the control of plant mitochondrial respiration // Arch. Biochem. Biophys. – 1982. – Vol. 217, N 1. – P. 72–79.
76. Скулачев В. П. Энергетика биологических мембран. – М., 1989. – 564 с.
77. Titok V. V., Rusinova O. V., Khotyljova L. V. Changes of nicotinamide coenzymes and adenylate energy charge in leaves of hybrid and parental tomato forms in an *in vitro* culture // Biologia Plantarum. – 1995. – Vol. 37, N 4. – P. 507–513.
78. Purine and pyrimidine nucleotide metabolism in higher plants / C. Stasolla, R. Katahira, T. Thorpe A. et al. // J. Plant Physiol. – 2003. – Vol. 160, N 11. – P. 1271–1295.
79. Кушенов Б. М. Продуктивность фотосинтеза и урожай кукурузы // Кукуруза и сорго. – 1998. – № 4. – С. 3–5.
80. Pavlikova E., Rood S. B. Cellular basis of heterosis for leaf area in maize // Can. J. Plant Sci. – 1987. – Vol. 67, N 1. – P. 99–104.
81. Йорданов И. Г., Лю Х. П. Изучение гетерозиса у кукурузы по признаку интенсивности фотосинтеза, характер наследования признака // Физиол. раст. – София, 1987. – Т. 13, № 1. – С. 29–33.
82. Variations of heterosis in leaf photosynthetic activity of maize (*Zea mays* L.) with growth stages / S. Akita, N. Mochizuki, M. Yamada, I. Tanaka // Japan J. Crop. Sci. – 1986. – Vol. 55, N 4. – P. 404–407.
83. Murayama S., Miyazato K., Nose A. Studies on matter production of F<sub>1</sub> hybrid in rice // Japan J. Crop. Sci. – 1987. – Vol. 56, N 2. – P. 198–203.
84. Красичкова Г. В., Асоева Л. М., Гиллер Ю. Е. Изучение активности фотосинтетического аппарата селекционных форм хлопчатника, различающихся по продуктивности // Физиол. и биохим. культ. раст. – 1989. – Т. 21, № 2. – С. 124–129.
85. Hirao K., Kubota F., Agata W. Evaluation of the heterosis on leaf photosynthesis of remove-cross F<sub>1</sub> rice (*Oryza sativa* L.) // J. Agron. Crop. Sci. – 1995. – Vol. 175, N 4. – P. 265–270.
86. Интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла в листьях гетерозисных гибридов томатов / В. Станев, М. Ангелов, Ц. Цонев, Ж. Данаилов // Физиол. раст. – София, 1984. – № 10, Т 2. – С. 32–39.
87. Meinel G., Möll A., Bausch W. Einfluß der Blattfläche und der Photosyntheserate auf den Ertrag von Linien und Hybriden bei Kopfkohl // Arch. Zuchtungsforsch. – 1998. – B. 18, N 5. – S. 307–313.
88. Физиолого-биохимические особенности проростков сортов и гибридов люпина желтого при селекции на кормовую ценность / Л. В. Хотылева, В. В. Титок., С. И. Юренкова, Н. В. Анисимова // С.-х. биол. Сер. биол. жив. – 1993. – № 4. – С. 112–117.
89. Кошелева Л. Л. Физиология питания и продуктивность льна-долгунца. – Минск, 1980. – 200 с.
90. Лозовая В. В., Сальников В. В., Юмашев Н. В. Формирование клеточных стенок в тканях стебля растений льна-долгунца. – Казань, 1990. – 169 с.
91. Titok V. V., Yurenkova S. I., Khotyljova L. V. Dynamics of energy metabolism parameters in fiber flax ontogenesis // Natural Fibres. – 1998. – N 2. – P. 241–243.
92. Ассимиляция меченого углерода отдельными частями растений льна-долгунца и его распределение / В. И. Чиков, Г. Г. Бакирова, Н. П. Иванова и др. // Физиол. биохим. культ. раст. – 1997. – Т. 29, № 2. – С. 93–99.
93. Структурные изменения хлоропластов и митохондрий у форм льна-долгунца (*Linum usitatissimum*) различного происхождения в онтогенезе / В. П. Ильченко, Н. Л. Трухановец, В. В. Рубан, Л. В. Хотылева // Весці НАН Беларусі. – 1999. – № 3. – С. 33–41.
94. Salnikov V. V., van Dam J. E. G., Lozovaya V. V. Microscopy of cell wall formation in flax bast fibre // Natural Fibres. – 1998. Vol. 2. – P. 187–194.
95. Titok V. V. Characteristic of bioenergetic process in fiber flax at heterosis // Natural Fibres. – 2001. – N 3. – P. 177–179.
96. Головки Т. К. Соотношение фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе некоторых видов культурных растений // Фотосинтез и продукционный процесс. – Свердловск, 1988. – С. 118–124.



97. Titok V. V., Yurenkova S. Dynamics of bioenergetic processes in early stages of flax growth // Horticulture Vegetable Growing. – 2000. – Vol. 19, N 3. – P. 77–85.
98. Характеристика энергетического метаболизма в онтогенезе льна-долгунца при гетерозисе // В. В. Титок, С. И. Юренкова, М. В. Титок, Л. В. Хотылева // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 2. – С. 1–7.
99. Plant metabolism and heterosis / D. Rhodes, C. J. Grace, W.-J. Yang, Y. Samaras // Plant Breed. Rev. – 1992. – Vol. 10. – P. 53–91.
100. Иванищев В. В., Вайшыя О. Б. Характеристика фотосинтеза и дыхания изогенных линий гороха с явлением гетерозиса // Докл. Россельхозакадемии. – 1999. – № 1. – С. 5–7.
101. Титок В. В., Юренкова С. И., Хотылева Л. В. Использование интегральных показателей энергетического метаболизма для диагностики селекционной ценности льна-долгунца // Вестн. ФФИ. – 2005. – № 3. – С. 37–49.
102. Trukhanovets N. L., Ilchenko V. P., Ruban V. V. Variability in structural components of energy organelles of leaf cells in F<sub>1</sub> fiber flax hybrids // Natural Fibres. – 2001. – N 3. – P. 183–185.
103. Титок В. В., Юренкова С. И., Хотылева Л. В. Дыхание и продукционный процесс у льна-долгунца // Физиол. и биох. культ. раст. – 2004. – Т. 36, № 5. – С. 403–409.
104. Titok V. V., Yurenkova S. I., Khotyljova L. V. Energy metabolism in fibre flax ontogenesis at heterosis // Agriculture. – 2004. – Vol. 86, N 2. – P. 76–85.
105. Титок В. В., Юренкова С. И. Интегральные показатели энергетического метаболизма при формировании продуктивности льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) // Весці НАН. – 2005. – № 3. – С. 50–55.
106. Физиолого-биохимические особенности проростков сортов и гибридов люпина желтого при селекции на кормовую ценность // Л. В. Хотылева, В. В. Титок, С. И. Юренкова, Н. В. Анисимова // С.-х. биол. Сер. биол. жив. – 1993. – № 4. – С. 112–117.
107. Голик К. Н. Соотношение дыхания и фотосинтеза // Физиол. и биохим. культ. раст. – 1988. – Т. 20, № 3. – С. 234–241.
108. Титок В. В. Биоэнергетические процессы в онтогенезе льна-долгунца (*Linum usitatissimum*) при гетерозисе // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2002. – № 3. – С. 45–49.
109. Mackenzie S., Macintosh L. Higher plant mitochondria // Plant Cell. – 1999. – Vol. 11, N 3. – P. 571–685.
110. Титок В. В., Юренкова С. И., Хотылева Л. В. Использование биоэнергетических показателей для оценки селекционной ценности сортов льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2002. – № 4. – С. 37–41.
111. Титок В. В., Кубрак С. В., Лугин В. Г., Юренкова С. И., Хотылева Л. В. Идентификация морфогенетических маркеров продуктивности у льна-долгунца // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2004. – № 4. – С. 74–81.
112. Титок В. В. Молекулярно-генетические и биохимические маркеры при гетерозисе (обзор) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2004. – № 3. – С. 103–107.
113. Титок В. В. Биоэнергетическая концепция гетерозиса // ДНАН Беларусі. – 2003. – Т. 47, № 4. – С. 84–89.
114. Хотылева Л. В., Чайка М. Т., Лемеш В. А. Наследование фотосинтетических признаков у межлинейных гибридов кукурузы // ДАН БССР. – 1988. – № 2. – С. 1133–1136.
115. Ничипорович А. А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. – М., – 1988. – С. 5–28.
116. Алиев Д. А., Казибекова Э. Г. Значение фотосинтетических признаков в урожайности и использование их в селекции идеальной пшеницы // Фотосинтез и продукционный процесс. – М., 1988. – С. 237–242.
117. Гавриленко В. Ф. Генетические различия в эффективности работы энергозапасующих систем хлоропластов // Фотосинтез и продуктивность растений. – Саратов, 1990. – С. 41–44.
118. Савченко Н. П., Лебедев С. И., Зеленский М. А., Нагорная Р. В. Оценка продуктивности гибридов озимой пшеницы по активности фотосинтетического аппарата в онтогенезе // Совершенствование интенсивной технологии возделывания зерновых культур на Украине. – Киев, 1990. – С. 83–88.

119. Газиянц С. М. Генетические аспекты фотосинтеза: Автореф. ... докт. дис. – СПб., 1991. – 41 с.
120. Poskuta J. W., Nelson C. J. Role of photosynthesis and photorespiration and of zeaf area in determining yield of tall fescue genotypes // *Photosynthetica*. – 1986. – Vol. 20, N 2. – P. 94–101.
121. Wells R., Meredith Jr., W. R., Williford J. R. Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near-isogenic cotton zines differing in zeaf morphology // *Plant Physiol.* – 1986. – Vol. 82. – P. 635–640.
122. Chanda S. V., Joshi A. K., Vaishnav P. P., Singh Y. D. Comparative analysis of photosynthetic parameters and its evaluation in pearl millet hybrid and its parents // *J. Agr. Crop Sci.* – 1988. – Vol. 160. – P. 217–223.
123. Shankar A. G., Udaya Kumar M., Prasad T. Z. Genetic Variability for net photosynthesis in linger millet (*Eleusine coracana* Gaertn) genotypes – an approach to identify high CER types // *Z. Acker- und Pflanzenbau*. – 1990. – Vol. 165, N 4. – P. 240–252.
124. Khotyleva L. V., Titok V. V., Lemesh V. A. Bioenergetic processes by manifestation of heterosis // *Abstr. XVII Int. Congr. of Genetics*. – Birmingem. – 1993. – P. 227.
125. Хотылева Л. В., Лемеш В. А. Генетический контроль морфофизиологических признаков проростков кукурузы // *Цитология и генетика*. – 1994. – N 5. – С. 53–59.
126. Лемеш В. А. Физиолого-биохимический анализ АТФ-азной активности хлоропластов кукурузы // *ДАН Беларуси*. – 1994. – Т. 38, № 4. – С. 75–79.
127. Хотылева Л. В., Войнило В. А., Лемеш В. А., Божко И. И., Луканская А. Э. Фотосинтетическая продуктивность различных по происхождению и урожайности образцов и сортов льна // *Весці АН БССР. Сер. біял. навук*. – 1993. – № 3. – С. 29–33.
128. Хотылева Л. В., Войнило В. А., Лемеш В. А., Божко И. И., Луканская А. Э. Онтогенетическая динамика фотосинтетической деятельности растений льна в связи с их продуктивностью // *Сельхоз. биол.* – 1994. – № 3. – С. 98–104.
129. Khotyleva L. V., Voinilo V. A., Lemesh V. A. Photosynthetic productivity of fibre flax cultivars during ontogeny // *Proceedings of the 4 European Regional Workshop of flax. France*. – 1996. – P. 483–485.
130. Бидл К. Л. Анализ роста растений // *Фотосинтез и биопродуктивность: Пер. с англ.* – М., 1989. – С. 53–61.
131. Arnon D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* // *Plant Physiol.* – 1949. – Vol. 24, N 1. – P. 1–15.
132. Сизов И. А. Об эволюции и генетике вида *Linum usitatissimum* L. // *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. – Л., 1970. – Т. 42, вып. 1. – С. 3–19.
133. Мокроносов А. Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // *Фотосинтез и продукционный процесс*. – М., 1988. – С. 109–112.

## Глава 6

### ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

#### 6.1. Роль цитогенетики в селекции растений

Возможность использования достижений цитогенетики в селекции растений была впервые продемонстрирована в 1956 г. Сирсом, осуществившим успешный перенос в пшеницу сегмента хромосомы *Aegilops umbellulata*, несущего ген устойчивости к листовой ржавчине [1]. За минувшие с тех пор полвека число направлений, по которым произошла интеграция цитогенетических методов в современную технологию селекции растений, существенно возросло, и цитогенетика упрочила свои позиции в качестве дисциплины, расширяющей возможности целенаправленного преобразования генетической основы культурных видов растений.

Оценивая в целом роль цитогенетики в селекции растений, следует выделить две основные функции этой науки [2]:

обеспечение **информацией** общего характера, касающейся особенностей структурной и функциональной организации включенного в селекционный процесс материала и стратегии работ с ним;

обеспечение **методами** манипулирования генетическим материалом.

Обе функции тесно связаны между собой, так как выбор конкретного метода экспериментального преобразования геномов растений базируется на знании особенностей их структурной и функциональной организации. Так, селекция полиплоидных форм растений существенно отличается от селекции диплоидных видов; интрогрессия генов от родственных и филогенетически отдаленных видов требует различных подходов и т. п.

Всю совокупность разработанных цитогенетиками методов манипулирования генетическим материалом можно условно разделить на три категории:

– **методы внутри- и межвидового переноса генов**, который достигается путем обычной и соматической гибридизации, получением дополненных и замещенных линий, управлением рекомбинационным процессом, облучением гибридного материала;

– **методы, основанные на использовании эффектов дозы генов**, к которым относятся гаплоидизация, автополиплоидия, аллополиплоидия и дублирование сегментов хромосом;

– **методы управления генетическими системами**, включающие гибридную селекцию, аллополиплоидизацию автополиплоидов, апомиксис.

Далеко не все из перечисленных методов в достаточной степени реалистичны и имеют потенциал для широкого внедрения в селекционную практику, тем

не менее вклад цитогенетики в решение проблемы обогащения генофонда культурных растений весьма значителен. Решающую роль в этом плане сыграл комплекс цитогенетических подходов, известный под названием «хромосомная инженерия», который включает ряд методов как первой, так и второй категории. Исходя из этого, представляется логичным осветить развитие в Беларуси именно этого направления исследований, предварив изложение достигнутых результатов кратким описанием методологии и методов хромосомно-инженерных работ.

## 6.2. Хромосомная инженерия зерновых культур – методология и методы исследований

Термин «хромосомная инженерия» был введен в обиход Сирсом и впервые озвучен в его знаменитой статье «Хромосомная инженерия пшеницы», опубликованной в материалах Стадлеровского симпозиума (Missouri, Columbia, 1972). Согласно трактовке автора, он означает «перенос сегментов чужеродных хромосом, несущих отдельные желаемые гены, в хромосомы пшеницы» [3]. По мере разработки этого направления содержание понятия «хромосомная инженерия» было расширено, и в настоящее время под ним подразумевают манипуляции хромосомным составом растений на уровне **целых геномов, отдельных хромосом** и их **сегментов**, преследующие своей целью расширение генетической изменчивости культурных видов.

В число этих видов входят все культивируемые растения, причем чем выше их значимость в удовлетворении тех или иных потребностей человека и соответственно шире масштабы проводимых с ними селекционных работ, тем острее стоит проблема обновления их генофонда и тем чаще для этой цели используются методы хромосомной инженерии. В первую очередь это касается зерновых культур и в особенности мягкой пшеницы *T. aestivum*, занимающей первое место в мире по посевным площадям и являющейся основным продуктом питания для трети населения земного шара [4, с. 15]. Внедрение в селекцию этой культуры современных научно обоснованных подходов, с одной стороны, обеспечило существенный рост урожайности культуры, но с другой – привело к замене традиционных сортов, основанных на комбинировании множества различных генотипов, сортами на основе одного генотипа [5–7]. Как следствие этого, значительный резерв генетической изменчивости был утерян, что повлекло за собой резкое снижение пластичности и адаптивности сортов к неблагоприятным факторам среды. Аналогичная, хотя и менее драматичная (до поры до времени), ситуация свойственна и другим зерновым культурам. Выход из нее видится в восстановлении и обогащении утерянного генофонда за счет привлечения генетических ресурсов дикорастущих родственных видов [5–8].

К этим видам относятся многочисленные представители трибы *Triticeae*, произрастающие в различных климатических зонах (от холодных сырых горных районов до жарких сухих равнин, от областей с годовым количеством осадков, превышающим 1000 мм, до регионов со значением этого показателя ниже 100 мм) и на различных типах почв. Адаптация к столь разнообразным условиям обита-

ния способствует наличию у дикорастущих сородичей зерновых культур большого потенциала изменчивости по различным признакам, включая такие важные для селекции характеристики, как качество и количество белка в зерне, устойчивость к грибным и вирусным болезням, к засухе и полеганию, зимостойкость, жаростойкость, устойчивость к засолению почвы, раннеспелость, продуктивность [6]. Возможность интрогрессии генов, обеспечивающих оптимальное проявление этих признаков, в культурные виды в ходе отдаленной гибридизации растений основана на сходстве у представителей трибы *Triticeae* (к которой относятся важнейшие для нашей климатической зоны зерновые культуры) групп сцепления, обусловленном дивергенцией от общего предка [9–13]. Наличие значительной коллинеарности генетических карт родственных таксонов обеспечивает эффект компенсации при взаимозамещении хроматина в пределах группы сцепления, причем величина этого эффекта тем больше, чем ближе филогенетическое родство донора и реципиента генетического материала.

История создания и изучения отдаленных гибридов в пределах трибы *Triticeae* насчитывает более 100 лет. Первый такой гибрид получил Wilson в 1876 г. в результате скрещивания пшеницы и ржи [14]. В 1891 г. Rimpau [15] описал 12 растений, выращенных из завязавшихся на пшенично-ржаном гибриде зерновок, которые принято считать первыми тритикале. О создании гибрида между более отдаленными в филогенетическом плане родами – *Triticum* и *Hordeum* сообщил в 1904 г. Farrer [16], однако позже было высказано сомнение по поводу истинной гибридной природы описанных автором растений [17].

Большое количество гибридных форм между *Triticum* и различными видами *Aegilops* было синтезировано в 20-е – 30-е годы XX в. (см. обзоры Sears [18], Kihara [19]). Обобщение полученной в ходе этих скрещиваний цитологической информации позволило установить геномные формулы видов *Aegilops* и выявить эволюционные связи между представителями двух родов [19–21]. Таким образом, было положено начало **геномному анализу** полиплоидных видов *Triticeae*, сыгравшему впоследствии немаловажную роль в формировании методологии исследований по хромосомной инженерии зерновых культур.

Основные принципы этого метода были сформулированы Кихарой в 1930 г. [22] и заключаются в следующем: 1) на основании анализа морфологических, анатомических, гистологических, биохимических признаков и географического распространения подбираются возможные диплоидные доноры полиплоидного вида; 2) создаются гибриды между аллополиплоидными видами и потенциальными диплоидными донорами; 3) проводится анализ спаривания хромосом у гибридных форм. Если диплоид является донором одного из геномов аллополиплоидного вида, в мейозе гибрида наблюдается синапсис хромосом. При этом наличие только бивалентных ассоциаций служит показателем истинной гомологии геномов. Редукция спаривания рассматривается как индикатор частичной гомологии (гомеологии) геномов, а появление мультивалентных ассоциаций – как свидетельство наличия гетерозиготности по транслокациям. Корректность выполненного анализа может быть проверена путем искусственного ресинтеза вида. Морфологическое сходство искусственного и природного аллополиплоидов

и их способность давать фертильные гибриды  $F_1$  подтверждают объективность полученных данных.

Несмотря на то что в дальнейшем для выяснения филогенетического родства видов были привлечены и другие методы (дифференциальное окрашивание хромосом и гибридизация *in situ*, замещение ядер, рестриктивный анализ хлоропластной и митохондриальной ДНК, электрофорез белков и т. д.), геномный анализ продолжает оставаться наиболее точным методом определения происхождения субгеномов у полиплоидных форм. Обусловлено это тем, что большинство из вышеперечисленных подходов позволяют оценить сходство ДНК в одном или в лучшем случае нескольких локусах, в то время как в ходе спаривания хромосом происходит полокусное их сравнение в каждой точке контакта, количество которых несоизмеримо больше [23].

Следует также отметить, что в начале 1980-х годов объективность геномного анализа была повышена в результате разработки математических методов оценки геномного родства, основанных на сравнении наблюдаемых картин спаривания с теоретически рассчитанными моделями [24–28]. Использование этого подхода позволило подтвердить подавляющее большинство сделанных ранее выводов и в некоторых случаях пересмотреть предложенные геномные формулы [29]. Полученные в итоге данные имели не только теоретическое (в плане выяснения филогенетических связей между полиплоидными видами), но и практическое значение. Они открыли возможность логического выбора оптимальной стратегии переноса чужеродного генетического материала от дикорастущих сородицей культурным видам, что наиболее наглядно можно продемонстрировать на примере мягкой пшеницы (*T. aestivum*,  $2n = 6x = 42$ , AABBDD).

Все дикорастущие сородицы *T. aestivum* в соответствии с их геномной структурой условно разделены на первичный, вторичный и третичный генофонд [5, 6].

**Первичный генофонд** характеризуется наличием гомологичных мягкой пшенице геномов и включает гексаплоидные популяции, культивируемую тетраплоидную пшеницу (*T. turgidum*,  $2n = 4x = 28$ , AABB), ее дикорастущую форму *T. dicoccoides*, донора А генома – *T. monococcum* (var. *beoticum* и var. *urartu*) и донора D генома – *Ae. squarrosa*.

**Вторичный генофонд** состоит из близкородственных полиплоидных видов *Triticum* и *Aegilops*, имеющих один общий (гомологичный) с мягкой пшеницей геном. Сюда же включены относящиеся к секции *Sitopsis* диплоидные виды *Aegilops*, которые, несмотря на близость к В геному пшеницы, характеризуются низкой частотой спаривания хромосом и вытекающими из этого трудностями в достижении трансфера генов.

Все остальные диплоидные и полиплоидные виды трибы *Triticeae* с геномами, не гомологичными пшенице, составляют **третичный генофонд**.

Продолжительность и трудоемкость процедуры переноса чужеродных генов в пшеницу напрямую зависят от используемого генофонда, однако первый этап работ – **создание гибридов  $F_1$**  между донором и реципиентом хроматина – является универсальным. Успех этого этапа в значительной мере определяется скрещиваемостью используемого пшеничного генотипа, которая, согласно литера-



турным данным [30–34], у разных сортов пшеницы существенно варьирует. Это обусловлено разными сочетаниями генов скрещиваемости (*kr*). Долгое время лучшим по этому признаку считался сорт пшеницы Чайниз Спринг, в генотипе которого содержатся рецессивные гены *kr1*, *kr2* и *kr3*, локализованные на хромосомах 5-й гомеологической группы [35–37]. Именно этим объясняется тот факт, что подавляющее большинство хромосомно-инженерных работ выполнено с привлечением этого сорта пшеницы.

Другим фактором, определяющим результативность первого этапа работ, безусловно, является генотип растения-донора генетического материала и в особенности степень его филогенетического родства с пшеницей. В случае использования первичного генофонда проблем с получением гибридов  $F_1$  не возникает, и дальнейшая стратегия работ заключается в их беккроссировании и отборе из гибридного потомства образовавшихся в результате гомологичных рекомбинаций интрогрессивных форм [38].

При использовании в качестве доноров хроматина филогенетически отдаленных пшенице видов из вторичного и в особенности третичного генофонда для получения жизнеспособных гибридов  $F_1$  требуются специальные цитологические манипуляции, к которым, в частности, относится культивирование гибридных зародышей на питательных средах. Здесь следует отметить, что совершенствование методов эмбриокультуры сыграло решающую роль в повышении эффективности отдаленных скрещиваний. Согласно литературным данным, на настоящий момент получены гибриды, включающие практически все основные геномы представителей трибы *Triticeae*, в том числе Р геном рода *Agropyron*, N геном рода *Psathyrostachys*, S, H, Y и W геномы рода *Elymus*, X геном рода *Leymus*, J и E геномы рода *Thinopyron* и, наконец, I геном рода *Hordeum* [5, 39].

Поскольку для отдаленных гибридов  $F_1$  характерна высокая степень стерильности, вторым шагом на пути достижения успешного трансфера генов является **создание амфидиплоидов**. Для этой цели используются различные протоколы, основанные главным образом на применении колхицина (см. обзор Kaltsikes [40]). Удвоение гаплоидных наборов хромосом гибридов  $F_1$  приводит к восстановлению фертильности, что позволяет репродуцировать амфидиплоиды на протяжении ряда лет и использовать их в качестве исходного материала для создания **дополненных и замещенных линий** пшеницы (третий этап работ).

Различные стратегии получения дополненных линий подробно описаны в литературе [41–43], поэтому нет необходимости останавливаться на этом вопросе. Отметим лишь, что создание полного набора линий пшеницы, дополненных парой чужеродных хромосом, является весьма трудоемкой процедурой по целому ряду причин. Во-первых, некоторые чужеродные хромосомы, например 5-я хромосома ячменя, при добавлении к пшенице вызывают стерильность растений [43]. Во-вторых, они могут нести гаметоцидные гены, вызывающие разрывы хромосом [44]. Такие гены, в частности, обнаружены у ряда диплоидных и полиплоидных представителей рода *Aegilops*, причем локализованы они на хромосомах разных гомеологических групп. Так, на хромосомах 2-й группы находятся гаметоцидные гены у *Ae. sharonensis* Eig. ( $2n=2x=14$ ,  $S^{sh}S^{sh}$ ), *Ae. longissima*

Schweinf. & Muschl. ( $2n=2x=14$ ,  $S^1S^1$ ), *Ae. speltoides* Taush ( $2n=2x=14$ , SS) и *Ae. cylindrica* Host. ( $2n=4x=28$ ,  $D^cD^cC^cC^c$ ); на хромосомах 3-й группы – у *Ae. caudata* L. ( $2n=2x=14$ , CC) и *Ae. triuncialis* L. ( $2n=4x=28$ ,  $U^1U^1C^1C^1$ ); 4-й группы – у *Ae. sharonensis*, *Ae. longissima* и *Ae. geniculata* Roth. ( $2n=4x=28$ ,  $U^gU^gM^gM^g$ ) [44–46]. В-третьих, некоторые чужеродные хромосомы характеризуются предпочтительной трансмиссией через гаметы гибридов или, напротив, элиминацией из них [47]. Кроме того, унивалентные хромосомы часто подвергаются *misdivision* (разрывам в области центромерных районов), что ведет к появлению различных типов аберраций. Этим объясняется сравнительно небольшое количество полученных серий дополненных линий (перечень приведен в обзоре Shepherd & Islam [48]), однако их список постоянно пополняется, о чем свидетельствует опубликованное в 1999 г. сообщение о завершении работ над созданием полной серии линий *Trititum aestivum* – *Aegilops geniculata* [46], в 2000 г. – полной серии линий *Trititum aestivum* – *Aegilops speltoides* [49], в 2003 г. – серии линий *Trititum aestivum* – *Thinopyrum bessarabicum* [50]. Неослабевающий интерес к этому материалу вызван тем, что дополненные линии, с одной стороны, позволяют исследовать фенотипические эффекты чужеродных хромосом в генетическом окружении пшеницы, с другой – служат исходным материалом для получения замещенных линий.

Замещенные линии до недавнего времени являлись единственным инструментом, позволяющим установить генетическое родство между чужеродными и индивидуальными пшеничными хромосомами. Для этой цели линии пшеницы, дополненные парой чужеродных хромосом, скрещивали с нуллисомными сериями и в полученных замещенных формах исследовали эффекты компенсации. В том случае, когда в определенной комбинации скрещивания наблюдаемый эффект компенсации был наиболее сильным, пара чужеродных хромосом считалась гомеологичной отсутствующей паре хромосом пшеницы [51–54]. Использование этого подхода позволило разработать единую генетическую номенклатуру хромосом для ряда представителей трибы *Triticeae*, что явилось главной предпосылкой успешного трансфера чужеродных генов в культурные виды.

В настоящее время, когда стремительное развитие молекулярно-диагностических технологий значительно упростило задачу выяснения генетического родства хромосом [55], роль замещенных линий свелась к их использованию в качестве промежуточного звена при получении межгеномных транслокаций. Появились и новые методы создания замещенных форм, исключаяющие участие цитологически нестабильных дополненных линий пшеницы. Так, Zhang et al. [56] предложена схема, включающая скрещивание между созданным на основе пшеницы и дикорастущего сородича амфидиплоидом и нуллисомной линией пшеницы с последующим беккроссированием гибридов нуллисомной линией. При этом отсутствующая у нуллисомной линии пшеницы пара хромосом замещается соответствующей чужеродной гомеологичной парой из кариотипа амфидиплоида.

Для получения пшенично-ржаных R(ABD) замещений используется схема, основанная на гибридизации мягкой пшеницы с рожью с последующим беккроссированием полученных амфигаплоидов ABDR мягкой пшеницей и отбором в потомстве гибридов замещенных форм [57]. Линии пшеницы с R(D) заме-

щениями могут быть также выделены в потомстве беккроссных гибридов от скрещивания (6х-тритикале × мягкая пшеница) × мягкая пшеница [57] и т. д.

Следует отметить, что большинство новых схем создания замещенных форм (включая приведенные для создания R(ABD) и R(D)-замещений) ориентированы на получение сесквидиплоидов – гибридов, в кариотипе которых наряду с диплоидными наборами хромосом содержатся гаплоидные. При этом в гаплоидное состояние переводят те геномы, между которыми планируют осуществить обмен генетическим материалом.

Созданные тем или иным способом замещенные линии пшеницы в большинстве случаев непригодны для прямого коммерческого использования, поскольку введенные в кариотип чужеродные хромосомы помимо целевого локуса, как правило, содержат ряд нежелательных генов, снижающих практическую ценность интрогрессивной формы. Поэтому стратегия дальнейших хромосомно-инженерных работ направлена на сокращение размеров интрогрессий, что достигается путем получения **межгеномных транслокаций** хромосом.

Используемые для этой цели методы группируются в зависимости от способа индукции транслокаций. Такими индукторами могут выступать ионизирующие излучения [1], культура тканей [58] и открытые недавно гаметоцидные гены [59–62], среди которых первый фактор является наиболее апробированным. Воздействие этих факторов на кариотип замещенной линии вызывает множественные разрывы хромосом. Возникшие при этом фрагменты пшеничных и чужеродных хромосом могут воссоединяться, что приводит к образованию транслоцированных хромосом.

Главным недостатком методов, основанных на использовании вышеперечисленных индукторов, является случайный характер слияния фрагментов, что в большинстве случаев приводит к образованию транслокаций между хромосомами из разных гомеологичных групп. В результате возникает генетический дисбаланс, вызванный отсутствием определенного пшеничного фрагмента и дубликацией генов, расположенных на чужеродном фрагменте и соответствующем пшеничном гомеологе [5]. Так, в экспериментах Sears [1] только одна из полученных 17 пшенично-эгилопсных транслокаций была образована гомеологами, а в опытах Friebe et al. [63, 64] по передаче пшенице устойчивости к листовой ржавчине от *Agropyron intermedium* не было обнаружено ни одной такой транслокации.

Генетический дисбаланс является основной причиной редкого использования индуцированных с помощью облучения транслокаций в селекционной практике. Наиболее удачным положительным примером является транслокация между пшеницей и *Ae. elongatum* – T6AS.6AL-6AeL, несущая ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr26*. Эта транслокация была внедрена во многие австралийские сорта мягкой пшеницы, обеспечив длительную их устойчивость к возбудителю болезни [65]. Другой пример – транслокация T1AL.1RS, присутствующая у сорта пшеницы Амиго и обеспечивающая устойчивость к злаковой тле [66]. Необходимо, однако, отметить, что детальный анализ кариотипа этого сорта, проведенный с помощью методов С-бэндинга и гибридизации *in situ*, показал наличие в геномах пшеницы дополнительных хромосомных аберраций [67], что является еще одним негативным моментом работ с ионизирующими излучениями.

Лишенным перечисленных выше недостатков является метод получения межгеномных транслокаций, основанный на индукции спаривания между пшеничным и чужеродным гомеологами. Открытие у пшеницы гена *Ph1*, предотвращающего синапсис гомеологичных хромосом [68, 69], и последующее получение мутантных по этому гену форм послужили стимулом для активного использования мейотических рекомбинаций в селекционном улучшении культуры.

В противоположность другим методам индукция гомеологичного спаривания с последующей рекомбинацией генетического материала приводит к интрогрессии чужеродного сегмента с наименьшими нарушениями в реципиентной хромосоме и генотипе в целом. Это обусловлено нахождением чужеродного сегмента в правильной (гомеологичной) позиции, вследствие чего рекомбинантный генотип является скомпенсированным [70].

Другим важным преимуществом использования мейотических рекомбинаций является тот факт, что количество чужеродного хроматина, примыкающего к целевому гену, может быть сведено до минимума. Достичь этого можно различными путями в зависимости от используемого материала и расположения на хромосоме интересующего нас гена. Если чужеродный ген находится вблизи конца плеча, одного дистального обмена бывает достаточно для получения рекомбинантной хромосомы пшеницы с коротким чужеродным терминальным сегментом, несущим ген-мишень [71]. Если же чужеродный ген имеет медианную или проксимальную локализацию, один простой обмен сегмента с этим геном приводит к интрогрессии половины или более чужеродного хромосомного плеча. При этом переносится большое количество нежелательных генов, снижающих практическое значение произведенных манипуляций. Способ разрешения этой проблемы был предложен Sears [72] и заключается в объединении в одном гибриде двух модифицированных хромосом, каждая из которых была получена в результате одиночных обменов с точками разрывов по разные стороны от интересующего гена. Кроссинговер в гомеологичных районах этих хромосом приведет к образованию рекомбинантной хромосомы, несущей маленький чужеродный сегмент с необходимым геном. Этот элегантный подход был успешно применен автором для получения интерстициальной вставки сегмента *Agropyron elongatum*, несущего ген устойчивости к листовой ржавчине *Lr24*, в хромосомное плечо 3DL [72].

Таким образом, Сирс не только ввел понятие «хромосомная инженерия» и разработал теоретические основы этого научного направления, но и успешно применил на практике большинство методологических подходов, которыми до сих пор руководствуются цитогенетики, работающие в области экспериментального преобразования генетической основы культурных растений. При этом нельзя не отметить тот факт, что в последние годы возможности мониторинга процесса интрогрессии чужеродного хроматина и его выявления в растении-реципиенте существенно расширились. Если в недавнем прошлом классический цитогенетический анализ располагал ограниченным количеством маркеров, среди которых наиболее часто использовались гены запасных белков эндосперма, биохимические маркеры, телоцентрические хромосомы и С-бэнды, то в настоящее

время широкое распространение получила технология молекулярных маркеров, позволяющая выявлять ДНК полиморфизм между отдельными особями. Это привело к созданию достаточно насыщенных генетических карт многих зерновых культур. При этом постоянное увеличение количества проб с известной хромосомной локализацией повышает результативность использования молекулярных маркеров в качестве диагностических и селекционных инструментов.

Не менее впечатляющим является развитие молекулярно-цитогенетических методов, среди которых следует отметить нерадиоактивную гибридизацию *in situ* (ISH) и в особенности флуоресцентную гибридизацию *in situ* (FISH), важное преимущество которой заключается в возможности визуализации в одной и той же клетке множественных мишеней ДНК. Но особенно результативной для целей хромосомной инженерии оказалась геномная гибридизация *in situ* (GISH), позволяющая определить не только наличие чужеродного генетического материала, но и размеры полученных интрогрессий, а также локализацию точек разрывов хромосом. Хорошей иллюстрацией возможностей этой методики является работа испанских исследователей [73], посвященная анализу стабильности кариотипа линий мягкой пшеницы с различными аллельными вариантами генов *Ph1* и *Ph2*. Использование в качестве проб меченой диоксигенином ДНК *T. monococcum* (донор А генома полиплоидных пшениц) и меченой биотином ДНК *Ae. squarrosa* (донор D генома), а в качестве блокирующей ДНК – геномной ДНК видов *Aegilops* из секции *Sitopsis* (наиболее близкие к В геному виды) позволило авторам на митотических и мейотических препаратах дифференцировать по цвету хромосомы пшеницы, принадлежащие различным субгеномам. В результате было установлено, что растения с мутацией *ph1b* и нуллисомные по хромосоме 5В характеризуются нестабильностью кариотипа, вызванной появлением анеуплоидных форм и структурными преобразованиями хромосом. При этом использованная методика дала возможность не только определить характер этих преобразований (терминальные и интерстициальные транслокации), но и показать, что подавляющее большинство (93%) межгеномных обменов наблюдается между хромосомами А и D геномов.

Появление и постоянное совершенствование столь мощных аналитических инструментов существенно расширило возможности хромосомной инженерии. Об этом, в частности, свидетельствует наблюдаемая в последние годы активизация работ по расширению генетической изменчивости пшеницы за счет видов третичного генофонда, обладающих практически неисчерпаемым запасом хозяйственно полезных генов [74–81].

Отмеченные тенденции дают основание полагать, что в недалеком будущем проблема обогащения генофонда культурных злаков будет успешно решена, причем главную роль в этом сыграют цитогенетические подходы. Столь заманчивые трансгенные технологии не скоро смогут быть полезными в этом плане, так как предполагают картирование интересующих нас генов дикорастущих сородичей [82]. Между тем, как это видно из материалов состоявшегося в июне 2005 г. 5-го международного симпозиума по *Triticeae* [83], скрининг генетических ресурсов этих сородичей находится сейчас на стадии инициации, и пройдет еще немало времени,



пока мы сможем целенаправленно извлекать из геномов «дикарей» конкретные гены и встраивать их в геномы культурных растений. К тому же, исходя из современного понимания роли интегрированности генома у высших эукариот, проявляющейся в формировании блоков коадаптированных генов и сохранении их *status quo* при передаче наследственной информации от одного поколения другому, следует признать, что перенос крупных участков хроматина в большинстве случаев более целесообразен, чем интрогрессии одиночных генов [84]. В особенности это касается полиплоидных видов растений, каковыми, в частности, являются такие важные для нашей страны зерновые культуры, как пшеница и тритикале. На настоящем этапе исследований дальнейший прогресс в их селекции будет определяться главным образом успехами хромосомной инженерии.

### **6.3. Развитие исследований в области хромосомной инженерии в Беларуси**

В нашей республике работы в области хромосомной инженерии зерновых культур были начаты в 80-е годы XX в. по инициативе члена-корреспондента В. Е. Бормотова, руководившего лабораторией цитогенетики растений Института генетики и цитологии НАН Беларуси. На тот момент в лаборатории была создана обширная коллекция тетраплоидных форм тритикале, являющихся удобным объектом для целей хромосомной инженерии, и освоен метод С-бэндинга, позволяющий с высокой степенью надежности идентифицировать индивидуальные хромосомы пшеницы и ржи и, как следствие этого, контролировать процесс реконструкции кариотипа основных зерновых культур [85]. Исходя из этого, перед коллективом лаборатории была поставлена цель – на примере пшенично-ржаных амфидиплоидов разработать теоретические и методические основы экспериментального преобразования кариотипов злаков путем межгеномных замещений хромосом и на основе полученных знаний сформулировать стратегию создания форм тритикале с улучшенными технологическими качествами зерна.

Выбор объекта исследований не был случайным. С одной стороны, тритикале объединяют в себе геномы наиболее важных зерновых культур (пшеницы и ржи), манипуляции с которыми будут способствовать расширению генетической изменчивости последних. С другой стороны, тритикале представляют непосредственный практический интерес как перспективная для республики зерновая культура. Благодаря совмещению в одном организме генетических потенциалов пшеницы и ржи тритикале по таким важнейшим показателям, как урожайность и питательная ценность продукта, во многих сельскохозяйственных районах мира превосходит обоих родителей, а по устойчивости к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям и наиболее опасным болезням, превосходя пшеницу, не уступает ржи. То обстоятельство, что в Беларуси преобладают почвы с невысоким уровнем плодородия, на которых получать хорошие и стабильные урожаи пшеницы удастся далеко не всегда, в немалой степени способствовало внедрению и быстрому росту популярности тритикале. В 2005 г. по занятым под этой культурой посевным площадям (359 тыс. га) республика вышла на третье



место в мире. Дальнейший рост посевов тритикале наблюдался и в 2006 г., в результате чего они достигли 484 тыс. га. В этом же году в Государственный реестр Республики Беларусь было включено 17 сортов этой культуры. В то же время нельзя не отметить тот факт, что все эти сорта зернофуражного направления. Несмотря на высокую питательную ценность зерна тритикале, обусловленную повышенным по сравнению с пшеницей содержанием белка и незаменимой аминокислоты лизина, использование его в продовольственных целях крайне ограничено. Объясняется это низкими хлебопекарными качествами. Проблема вызвана тем, что геномная структура тритикале отличается от таковой мягкой пшеницы отсутствием D генома и присутствием R генома. Хотя гены, определяющие хлебопекарные качества пшеницы, идентифицированы на хромосомах всех трех субгеномов, ее тетраплоидизация сопровождается интенсивным ухудшением хлебопекарных свойств, что свидетельствует о ведущей роли в их контроле хромосом D генома [86]. Из этого следует, что улучшение хлебопекарных свойств тритикале может быть достигнуто путем интрогрессии в их кариотип хромосом D генома пшеницы.

Попытки такой интрогрессии предпринимались достаточно давно, однако все они сводились к получению D(R)-замещений хромосом [87–89]. Между тем подобная реконструкция кариотипа 6х-тритикале имеет ряд отрицательных моментов. Во-первых, замещение хромосомами D генома хромосом R генома приводит к уменьшению пропорции ржаного материала и тем самым снижает экспрессию генома ржи. Во-вторых, D(R)-замещения, как правило, отмечаются только у яровых узкоадаптированных форм тритикале, в то время как у озимых форм отбор благоприятствует сохранению в кариотипе полного набора хромосом ржи [90–91]. Из этого следует, что оптимальным вариантом интрогрессии хромосом D генома в кариотип тритикале является замещение ими соответствующих гомеологичных хромосом A и B геномов пшеницы.

Эффективным способом получения таких замещений является гибридизация октоплоидных тритикале с тетраплоидными. Этот способ был впервые предложен Krolow в 1973 г. [92], однако долгое время не находил практического применения вследствие трудоемкости процедуры получения 4х-тритикале и отсутствия достаточно надежного метода идентификации индивидуальных хромосом пшеницы и ржи, позволяющего контролировать процесс интрогрессии хромосом D генома в кариотип гексаплоидных форм. Лишь в 1987 г. Lukaszewski et al. [93] представил первые результаты апробации данной схемы скрещивания, что послужило стимулом для развертывания исследований в этом направлении и в других научно-исследовательских центрах.

В лаборатории цитогенетики растений ИГиЦ НАН Беларуси работы по реконструкции кариотипа гексаплоидных тритикале путем создания D(A)- и D(B)-замещений хромосом были начаты в 1987 г. На первых этапах исследований решались следующие задачи: оценить эффективность используемой схемы скрещиваний для получения рекомбинантных форм тритикале; изучить закономерности процесса формирования кариотипа при межгеномном замещении хромосом и выявить факторы, оказывающие на него влияние; оценить возможности направленного синтеза замещенных форм.

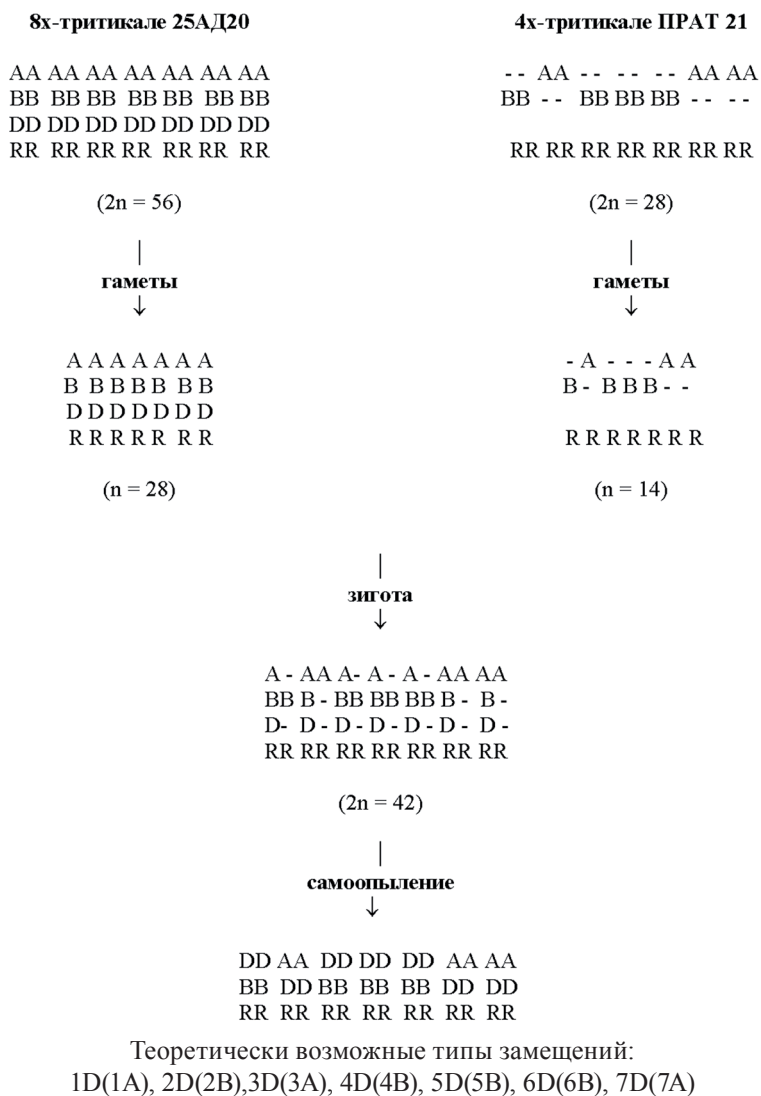


Рис. 6.1. Схема создания межгеномных замещений хромосом пшеницы в кариотипах гексаплоидных тритикале

Первые пробные скрещивания октоплоидных тритикале с тетраплоидными были выполнены с участием форм 25АД20 (8х) и ПРАТ21 (4х) (рис. 6.1). В результате опыления 6963 цветков получена 971 гибридная зерновка; завязываемость составила 13,9%. После подсчета хромосомных чисел 42-хромосомные проростки были высажены в поле и выращивались в условиях свободного опыления. В F<sub>3</sub> из гибридного материала на основании анализа морфологических признаков растений (главным образом, колоса) были выделены 8 форм (MI – MVIII), которые в дальнейшем репродуцировались при принудительном самоопылении. В F<sub>4</sub> этих форм наблюдалось дальнейшее расщепление гибридного материала

по морфологическим признакам, в связи с чем в пределах каждого морфотипа были выделены подтипы.

В 1990 г. к участию в скрещиваниях были подключены еще две формы октоплоидных тритикале и созданные нами популяции тетраплоидных форм, вследствие чего количество выполненных комбинаций скрещивания составило 14. В 1991 г. гибридные зерновки были получены еще в 11 комбинациях скрещивания, в 1992 и 1993 гг. – в 10 (табл. 6.1).

Как видно из данных табл. 6.1, завязываемость гибридных зерновок в разных комбинациях скрещиваний колебалась в значительных пределах – от минимальной 1,1% до максимальной 29,4%. Сравнение полученных в разные годы результатов гибридизации показало влияние на скрещиваемость как генетических различий между компонентами гибридизации, так и условий выращивания. При этом отдельные комбинации скрещивания характеризовались разной реакцией на изменение внешних условий. Особенно наглядными в этом плане являются результаты двух последних лет эксперимента с контрастными погодными условиями в период вегетации растений: 1992 г. – лето засушливое и жаркое, 1993 г. – дождливое и прохладное. Так, в комбинации ПРАД20 × ПРАТ16 в 1992 г. была отмечена минимальная завязываемость, а в 1993 г. – максимальная. В то же время в комбинациях ПРАО1 × ПРАТ72 и ПРАД20 × ПРАТ72 наблюдалась противоположная картина – завязываемость зерновок у них в 1992 г. была существенно выше, чем в 1993 г. (табл. 6.1).

**Таблица 6.1. Результаты гибридизации октоплоидных тритикале (8х) с тетраплоидными (4х)**

Комбинация скрещивания	Количество опыленных цветков				Количество завязавшихся зерен				Завязываемость, %			
	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
25АД20 × ПРАТ12	542	718	908	–	65	50	98	–	12,0	7,0	10,8	–
25АД20 × ПРАТ16	74	76	396	–	2	3	10	–	2,7	3,9	2,5	–
25АД20 × ПРАТ21	1328	1046	366	1627	288	74	89	352	17,1	7,1	24,3	21,0
25АД20 × ПРАТ69	974	–	–	–	154	–	–	–	15,7	–	–	–
25АД20 × ПРАТ72	612	1248	312	432	92	99	47	89	15,0	7,9	15,0	20,6
ПРАД20 × ПРАТ12	252	572	628	312	15	26	97	34	5,9	4,5	15,4	10,9
ПРАД20 × ПРАТ16	–	–	736	456	–	–	17	125	–	–	2,3	27,4
ПРАД20 × ПРАТ21	622	1076	386	808	134	78	83	177	21,5	7,3	21,5	21,9
ПРАД20 × ПРАТ69	411	–	–	–	55	–	–	–	13,3	–	–	–
ПРАД20 × ПРАТ72	522	270	724	664	116	25	183	60	22,2	9,3	25,3	9,0
ПРАО1 × ПРАТ12	400	290	942	1004	33	34	215	246	8,2	11,7	22,9	24,5
ПРАО1 × ПРАТ16	206	92	–	516	16	1	–	102	7,7	1,1	–	19,7
ПРАО1 × ПРАТ21	546	264	–	460	80	35	–	51	14,6	13,6	–	11,0
ПРАО1 × ПРАТ69	705	–	–	–	64	–	–	–	9,0	–	–	–
ПРАО1 × ПРАТ72	872	792	690	1624	89	83	202	269	10,2	10,5	29,3	16,6
средняя завязываемость									12,5	7,6	16,9	18,3

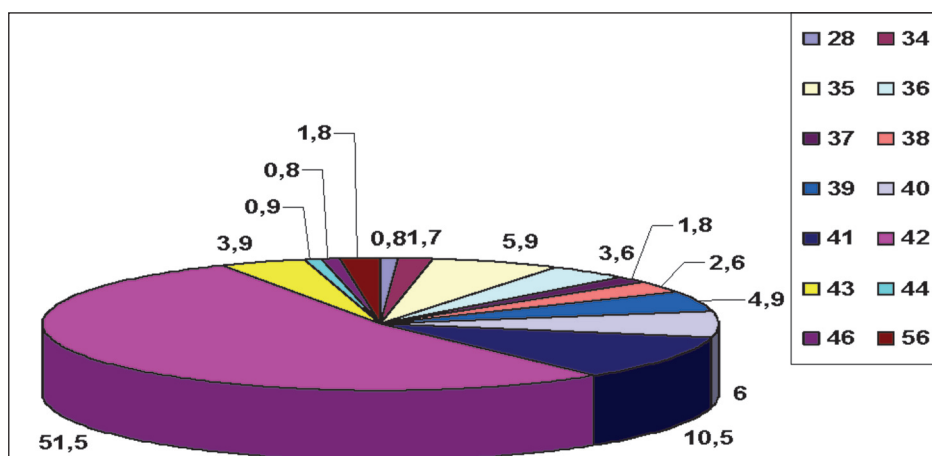


Рис. 6.2. Распределение растений по числу хромосом у гибридов  $F_1$  от скрещивания 8х- и 4х-тритикале

Подсчет хромосомных чисел в гибридном материале  $F_1$  выявил широкий спектр изменчивости по этому показателю. Поскольку данные в пределах разных комбинаций скрещивания и в разные годы были однотипными, на рис. 6.2 они представлены в обобщенном виде.

Количество хромосом в гибридном материале варьировало от 28 до 56 с явным преобладанием 42-хромосомных растений – из 719 проанализированных растений таковыми являлись 419. Столь широкая вариация хромосомных чисел объясняется цитологической нестабильностью родительских форм, главным образом материнского компонента гибридизации. Известно, что частота анеуплоидов среди октоплоидных тритикале намного выше, чем среди гексаплоидных [94, 95] и тем более тетраплоидных. У последних существует жесткий отбор, направленный на сохранение эуплоидного числа хромосом. Связано это с тем, что по мере снижения уровня пloidности растений происходит уменьшение так называемой «полиплоидной защищенности». Так, у октоплоидных тритикале отсутствие в кариотипе одной из хромосом компенсируется наличием трех соответствующих гомеологов, у гексаплоидных – двух. У тетраплоидных же тритикале элиминация хромосом пшеницы должна компенсироваться гомеологичными хромосомами ржи (и наоборот). Учитывая гораздо большую филогенетическую отдаленность хромосом пшеницы и ржи по сравнению с хромосомами А, В и D геномов пшеницы, вряд ли следует ожидать, что такая компенсация будет успешной, что не исключает возможности существования гиперанеуплоидных форм.

Результаты хромосомного анализа включенных в скрещивания популяций 4х-тритикале подтверждают это предположение – количество выявленных у них анеуплоидных растений едва превышает 3%, причем гипоанеуплоиды составляют 1,45%, а гиперанеуплоиды – 1,69%. В материале, проанализированном Lukaszewski et al. [96], также наблюдается преобладание гиперанеуплоидов (2,4%) над гипоанеуплоидами (2,1%) при общем очень низком уровне анеуплоидии, в то время как у вторичных тетраформ, исследованных Hohnmann [97], вообще не обнаружено гипоанеуплоидов. Для сравнения отметим, что, по данным Цухия [94], частота

анеуплоидов в общей популяции октоплоидных форм тритикале составляет 62,7%, гексаплоидных – 15,2%. Таким образом, появление в гибридном материале большинства растений с количеством хромосом, отличным от 42, является следствием анеуплоидии женских гамет. Исключение составляют 56-хромосомные растения, которые могли появиться в результате формирования нередуцированных гамет у материнской формы при элиминации генетического материала отцовской.

Поскольку для целей настоящего исследования интерес представляли лишь 42-хромосомные гибриды (что предполагает наличие полного гаплоидного набора хромосом D-генома), дальнейшая работа велась только с этим классом растений. В ходе репродукции гибридного материала потомство каждой гибридной зерновки  $F_1$  выращивалось под индивидуальным номером. Для предотвращения возможной гибридизации растений и ускорения процесса стабилизации их хромосомного состава проводилась изоляция колосьев.

В потомстве 42-хромосомных форм наблюдалось выщепление анеуплоидных растений с вариацией хромосомных чисел от 40 до 44. Наибольшее количество анеуплоидов (28,6%) было отмечено в  $F_2$  гибридов. В следующем поколении оно сократилось до 13,2%, а в материале  $F_{13}$ – $F_{15}$  составляло 1,3%.

Анализ хромосомного состава гибридов ранних поколений ( $F_2$ – $F_5$ ) был проведен в пределах шести комбинаций скрещивания 8х- × 4х-тритикале, оказавшихся наиболее результативными в ходе гибридизации (табл. 6.2). В общей сложности была исследована 21 форма; каждая из них представляла собой потомство гибридной зерновки  $F_1$  [98].

**Таблица 6.2. Типы межгеномных замещений хромосом у 6х-тритикале, полученных путем гибридизации 8х- × 4х-тритикале ( $F_2$ – $F_5$ )**

Комбинация скрещивания	Типы межгеномных замещений хромосом	Формы
25АД20 × ПРАТ21	1D(1A)	16, 37
	1D(1A), 2D(2B)	16, 37
	1D(1A), моно- 3D(3A)	16
	1D(1A), 3D(3A)	16
	1D(1A), моно- 2D(2B), 3D(3A)	16
	1D(1A), 3D(3A), моно-6D(6B)	37
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	16, 37
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)	16
25АД20 × ПРАТ12	1D(1B)	1034
	2D(2A)	1029, 1033
	6D(6A)	173
	1D(1A), 2D(2A)	1029
	1D(1B), моно-7D(7B)	1034
	2D(2A), 6D(6A)	173
25АД20 × ПРАТ69	1D(1A)	1409, 1992
	2D(2A)	1459, 1785, 1992
	моно-7D(7A)	1992
	1D(1A), 2D(2A)	1992
	2D(2A), моно-6D(6A)	1785
	6D(6A), 7D(7A)	1992

Комбинация скрещивания	Типы межгеномных замещений хромосом	Формы
25АД20 × ПРАТ72	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 7D(7A)	979
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), моно-5D(5B), 7D(7A)	979
ПРАД20 × ПРАТ21	моно-1D(1A)	2756
	1D(1A)	2836
	2D(2B)	512
	3D(3A)	512, 2734
	5D(5A)	512, 2836
	1D(1A), моно-5D(5A)	2852
	2D(2B), моно-3D(3A)	512
	2D(2B), моно-5D(5A)	512
	2D(2B), 5D(5A)	512
	2D(2B), 3D(3A), 5D(5R)	512
	2D(2B), 3D(3A), моно-7D(7B)	512
ПРАД20 × ПРАТ72	моно-1D(1A)	477
	1D(1A)	3065
	2D(2B)	478
	1D(1A), 3D(3A)	3046
	1D(1A), 2D(2A), 3D(3A)	3046
	1D(1A), моно-2D(2A), 3D(3A)	3046
	моно-1D(1A), 2D(2B), 7D(7A)	478
	1D(1B), 3D(3A), 6D(6B)	3111
	3D(3A), моно-6D(6B)	3111
	1D(1A), 4D(4B), 7D(7A)	3065
	2D(2B), моно-3D(3A), моно-5D(5B)	459
	1D(1A), моно-2D(2A), 3D(3A), 7D(7A)	3065
	1D(1B), 3D(3A), моно-5D(5B), 6D(6B)	3111
	1D(1A), 2D(2A), 3D(3A), 4D(4B)	459
	1D(1A), моно-4D(4B), 6D(6B), моно-7D(7A)	3065
	1D(1A), моно-2D(2A), 3D(3A), моно-5D(5B), моно-6D(6B), моно-7D(7A)	3047

Исследованные гибриды характеризовались наличием полного набора хромосом ржи (рис. 6.3). Так, из 138 эуплоидных растений лишь два имели неполный R геном: одно растение было нуллисомным по хромосоме 1R и тетрасомным по 1B, в другом произошло замещение пары хромосом 5R на пару 5D. Кроме того, у трех форм, полученных с участием октоплоидного тритикале ПРАД20 (2836, 2848, 3065), встречались растения с телоцентрической хромосомой 5RL, унаследованной от материнской формы. При этом телосома присутствовала как в моносомном, так и дисомном состоянии.

Что касается пшеничного компонента кариотипа гибридных форм, то в подавляющем большинстве случаев он был составлен различными сочетаниями хромосом всех трех субгеномов мягкой пшеницы (рис. 6.3). Выщепление незначительного количества «чистых» гексаплоидных тритикале (AABBRR) отмечено лишь у двух форм. Остальные растения содержали от 1 до 6 хромосом D генома



пшеницы, причем наибольшее количество межгеномных замещений наблюдалось в гибридном материале, полученном с участием 4х-тритикале ПРАТ72 (табл. 6.2).

Моносомное состояние интродуцированных хромосом было более характерно для гибридов  $F_2$ , но даже среди них встречались растения с парами хромосом D генома, что свидетельствует о высокой скорости стабилизации хромосомного состава реконструированных форм.

Все формы были гетерогенными по хромосомному составу и содержали от двух до восьми вариантов кариотипа с различными как в качественном, так и в количественном отношении наборами межгеномных замещений хромосом.

В группе анеуплоидных гибридов (кариотипировано 14 растений  $F_2$ ) преобладали растения с 40 и 41 хромосомой. Среди 40-хромосомных два растения были нуллисомными по хромосоме 6A, одно – моносомным по 2B и 6B и одно – моносомным по 7A и 6B. Появление 41-хромосомных растений было вызвано моносомией по 4B, 6B, 7B, 5R и 7R хромосомам. Одно 38-хромосомное растение являлось нуллисомиком по хромосоме 2A и моносомиком по хромосомам 7A и 7R. Из двух 43-хромосомных растений одно

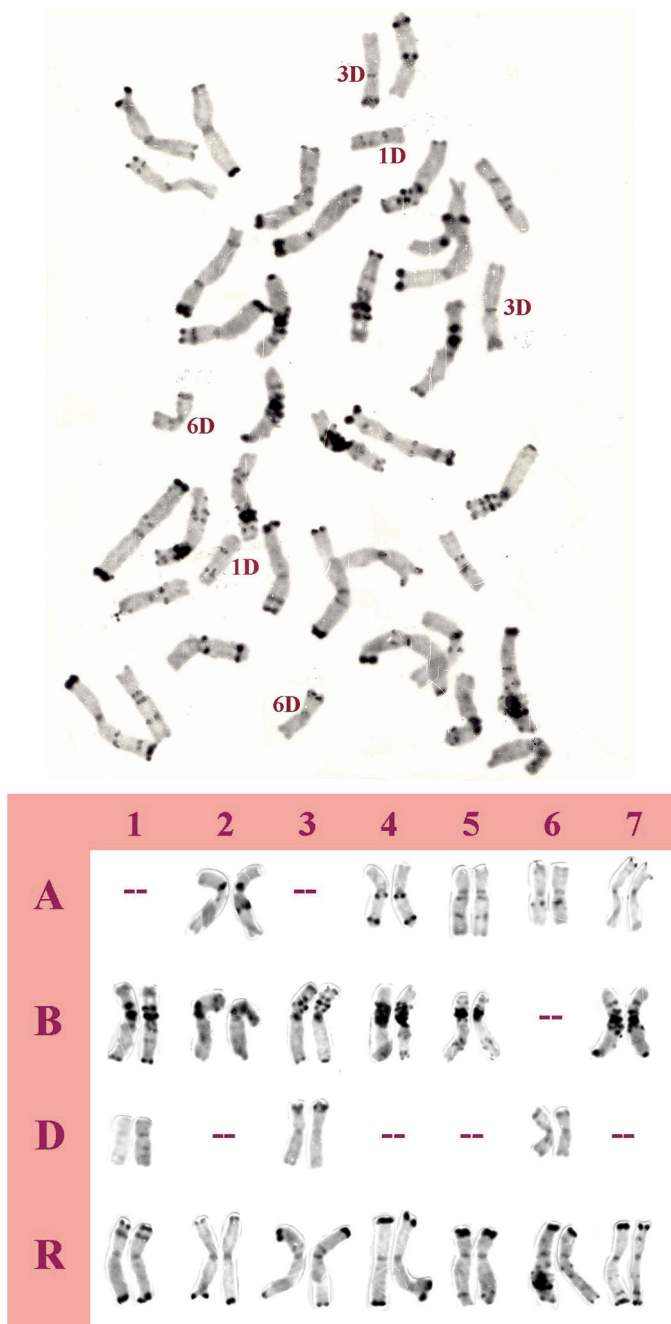


Рис. 6.3. Кариотип 6х-тритикале МII(2) с 1D(1A), 3D(3A) и 6D(6B)-замещениями хромосом

было трисомным по хромосоме 5В, другое – по 5R. И, наконец, два растения формы 512 в 5-й гомеологичной группе содержали пары гомологов А, В, D и R геномов, вследствие чего были 44-хромосомными. Таким образом, у гибридов от скрещивания 8х- × 4х-тритикале преимущественное участие в образовании анеуплоидных растений принимали хромосомы пшеницы, что закономерно вытекает из особенностей их получения.

Как видно из схемы создания замещенных форм (рис. 6.1), геном ржи у гибридов F<sub>1</sub> представлен полностью. Наличие пар гомологов в большинстве случаев обеспечивает правильную сегрегацию хромосом R генома во время мейотического деления клетки. Образование некоторого количества анеуплоидных по хромосомам ржи гамет является следствием ослабления их синаптических способностей, что, по мнению ряда авторов, связано с негативным влиянием хромосом пшеницы [99–105]. В пшеничном компоненте кариотипа гибридов содержатся только 7 пар гомологичных хромосом, а другие 7 пар являются гетерологичными. Отсутствие спаривания между гомеологами пшеницы вызывает нарушение процесса их расхождения к полюсам клетки. К тому же унивалентные хромосомы могут расщепляться на хроматиды уже в первом мейотическом делении, что в дальнейшем приводит к их элиминации из МКП [106]. Этим и объясняется появление в ранних поколениях гибридов анеуплоидных по хромосомам пшеницы гамет.

**Таблица 6.3. Типы межгеномных замещений хромосом у 6х-тритикале, полученных в комбинации скрещивания 25АД20(8х) × ПРАТ21(4х)**

Форма	Типы межгеномных замещений хромосом
М I(1)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)
М I(2)	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)
М I(3)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)
М I(4)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)
М II(2)	1D(1A), 3D(3A), 6D(6B)
М II(3)	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)
М III(1)	1D(1A), 3D(3A), 6D(6B)
М III(2)	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
	1D(1A), 3D(3A), 6D(6B)
М III(5)	1D(1A), 2D(2B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
М IV(1)	1D(1A), 3D(3A), 6D(6B)
М IV(3)	без замещений
М V(1)	1D(1A), 2D(2B)
М V(4)	1D(1A)
М V(5)	1D(1A), 2D(2B)
М VIII(1)	без замещений
М VIII(2)	1D(1A), 3D(3A)
М VIII(3)	1D(1A), 3D(3A)
М VIII(4)	без замещений

Анализ хромосомного состава растений  $F_8$  из выполненной в 1987 г. комбинации скрещивания 25АД20  $\times$  ПРАТ21 (кариотипировано 18 форм из выделенных 29) показал, что морфологические отличия растений, на основе которых было проведено разделение гибридного материала, не всегда сопровождались различиями в хромосомном составе. Тем не менее отбор по морфологическим признакам позволил разбить популяцию растений с большим количеством вариантов кариотипа на формы с более узким спектром межгеномных замещений хромосом и в большинстве случаев выделить линии с одновариантным кариотипом. Как видно из данных табл. 6.3, такие линии в исследованном материале составляли большинство – 13 из 18. Из них 3 оказались незамещенными гексаплоидными тритикале, а 10 имели от одного до четырех межгеномных замещений хромосом (рис. 6.4, 6.5, 6.6). При этом наблюдалось явное преобладание форм с множественными (3–4) замещениями. Формы, неоднородные по хромосомному составу, включали растения с двумя вариантами кариотипа.

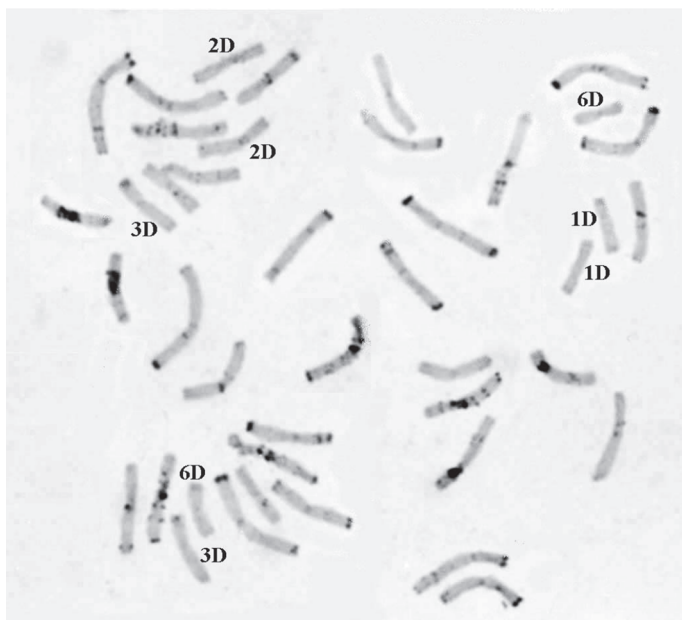


Рис. 6.4. Кариотип 6х-тритикале MI(1) с 1D(1А), 2D(2В), 3D(3А) и 6D(6В)-замещениями хромосом

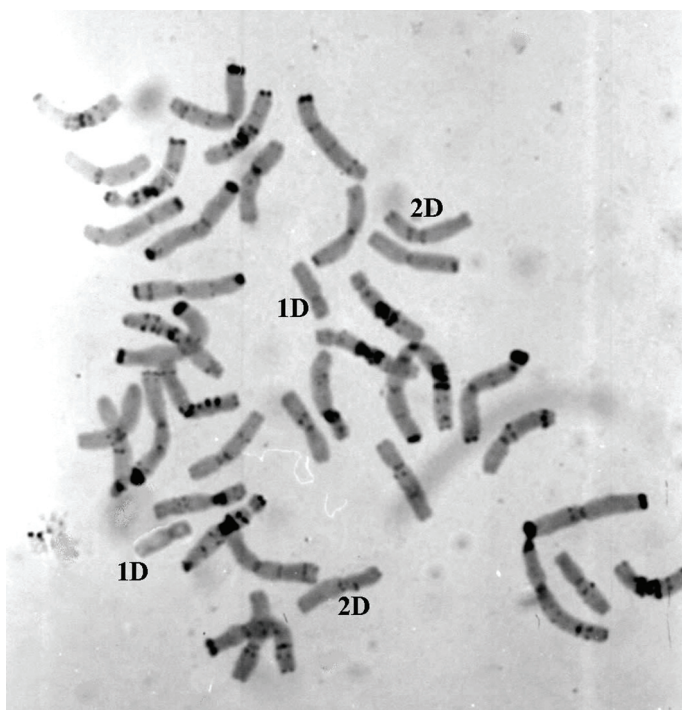


Рис. 6.5. Кариотип 6х-тритикале MV(2) с 1D(1А) и 2D(2В)-замещениями хромосом

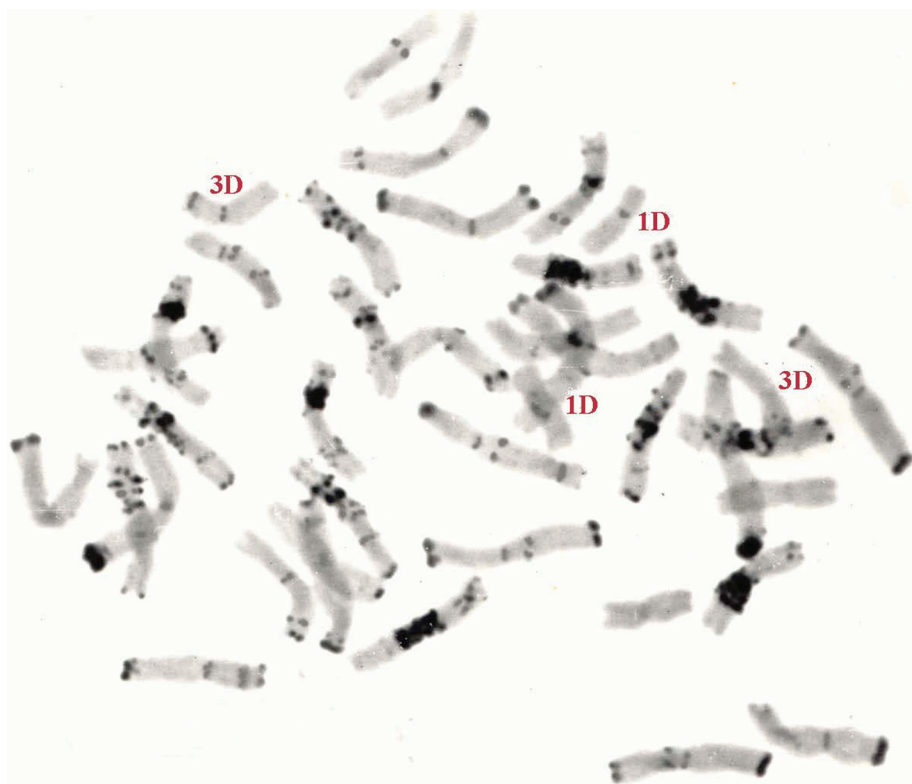


Рис. 6.6. Кариотип 6х-тритикале MVIII(2) с 1D(1A), 3D(3A)-замещениями хромосом

Из 102 проанализированных гибридов  $F_8$  лишь 3 (2,9%) содержали хромосомы D генома в моносомном состоянии, что свидетельствует о завершенности процесса стабилизации хромосомного состава замещенных форм.

Геном ржи у всех исследованных растений был представлен полностью, замещений между хромосомами пшеницы и ржи в этой комбинации скрещивания обнаружено не было. В то же время были отмечены два случая аномального формирования пшеничного компонента кариотипа: у 41-хромосомного растения формы М III (5) 7-я гомеологичная группа была представлена хромосомой 7В в трисомном состоянии, а у 44-хромосомного растения формы М I (2) 3-я гомеологичная группа содержала 3А хромосому в дисомном состоянии и 3В – в тетрасомном. Появление таких растений, как уже отмечалось выше, связано с нарушениями сегрегации хромосом во время мейотического цикла гибридов ранних поколений.

Отличительной особенностью гибридного материала более поздних поколений являлось преобладание форм с одновариантным кариотипом. Так, из 19 кариотипированных форм  $F_{13}$  –  $F_{14}$  лишь 7 являлись гетерогенными по хромосомному составу. Из них 5 форм имели по два варианта кариотипа, 1 форма – три и 1 – четыре варианта с различными наборами межгеномных замещений хромосом (табл. 6.4).

Таблица 6.4. Типы межгеномных замещений хромосом у 6х-тритикале, полученных путем гибридизации 8х- × 4х-тритикале (F<sub>13</sub>–F<sub>14</sub>)

Комбинация скрещивания	Типы межгеномных замещений хромосом	Формы
25АД20 × ПРАТ21	1D(1A), 2D(2B)	16
	1D(1A), 6D(6B)	37
25АД20 × ПРАТ72	1D(1A), 6D(6B)	41
ПРАО1 × ПРАТ16	2D(2A)	24
	3D(3B)	25
ПРАО1 × ПРАТ72	1D(1A), 2D(2B)	30
	1D(1A), 3D(3A)	5
	1D(1A), 6D(6B)	2
	2D(2B), 6D(6B)	2
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)	7
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B)	30
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	31
	1D(1A), 3D(3A), 7D(7A)	5
	1D(1A), 4D(4B), 7D(7A)	4
	2D(2A), 3D(3A), 6D(6B)	2
	1D(1A), 4D(4B), 6D(6B)	3
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B), 7D(7A)	4
	1D(1A), моно-2D(2A), 4D(4B), моно-6D(6B)	3
	1D(1A), 2D(2A), 6D(6B), 7D(7A)	2
ПРАД20 × ПРАТ12	1D(1A), 2D(2B)	12
ПРАД20 × ПРАТ21	1D(1A), 2D(2B)	14
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)	14
ПРАД20 × ПРАТ72	1D(1A)	15
	1D(1A), 2D(2B)	9, 10
	3D(3B), 4D(4B), 1R(1B)	8
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)	9
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B)	10
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	10, 11
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)	11

Большинство форм характеризовалось наличием множественных межгеномных замещений хромосом. Одну пару хромосом D генома содержали 3 формы, две пары – 6, в остальных формах присутствовали три-четыре пары интродуцированных хромосом. При этом моносомное состояние хромосом D генома было отмечено только у одного растения из 304 проанализированных. У всех исследованных гибридов геном ржи в ходе предшествующей стабилизации хромосомного состава сохранился интактным. Лишь в кариотипах части растений формы 9 идентифицирована транслоцированная хромосома 5AS:5RL, наличие которой в дисомном состоянии обуславливает тетрасомию по короткому плечу хромосомы 5A и нуллисомию по этому же плечу хромосомы 5R.

Более того, отмечены случаи интрогрессии генетического материала ржи в пшеничный компонент кариотипа замещенных форм. Так, все растения формы 8 наряду с 3D(3B)- и 4D(4B)-замещениями хромосом содержали дополнительную



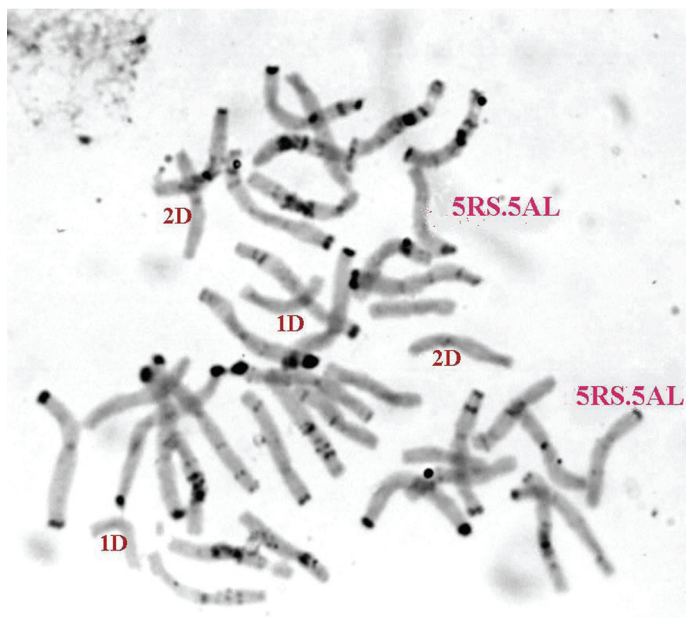


Рис. 6.7. Кариотип линии MV(5) с 1D(1A)-, 2D(2B)-замещениями хромосом и транслоцированными хромосомами 5RS.5AL

пару хромосом 1R, заменившую пару 1B, вследствие чего были тетрасомными по хромосоме 1R и нуллисомными по 1B. Кроме того, при более детальном хромосомном анализе гибридного материала из комбинации скрещивания 25AД20 × ПРАТ21 у части растений формы MV(5) была обнаружена центрическая транслокация 5RS:5AL (рис. 6.7). Транслоцированная хромосома присутствовала в дисомном состоянии. В этом случае растения были тетрасомными по короткому плечу хромосомы 5R и нуллисомными по 5AS.

Механизм образования выявленных транслокаций связан с *misdivision* центромер унивалентных хромосом во время мейотического деления клетки. Детальное его исследование на примере хромосом мягкой пшеницы было проведено Vega & Feldman [107]. Они показали, что в первом мейотическом делении наряду с продольным делением всей центромеры может происходить поперечное деление (*misdivision*) одной из сестринских центромер, что приводит к образованию двух телохромосом и одной сестринской хромосомы. В случае если поперечное деление затрагивает центромеры обеих сестринских хроматид, то образуются две изохромосомы – одна по короткому плечу, а другая – по длинному. Если же *misdivision* обеих хроматид будет сопровождаться продольным делением одной из изохромосом, то образуются одна изохромосома и два телоцентрика. Во втором мейотическом делении *misdivision* центромер сопровождается появлением двух телоцентриков.

Последующее слияние телоцентриков может приводить к образованию рекомбинантных хромосом, подобных описанным выше 5AS:5RL и 5RS:5AL. В литературе такой тип транслокаций обычно обозначается как *centric break-fusion*. Каких-либо других структурных преобразований между хромосомами пшеницы и ржи у замещенных гексаплоидных тритикале обнаружено не было.

Аналогичные данные по структурным изменениям хромосом в потомстве гибридов от скрещивания гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей были получены Lukaszewski и Gustafson [108]. В результате хромосомного анализа 785 гибридных растений было выявлено 195 пшенично-ржаных транслокаций,



из которых 188 относились к типу *centric break-fusion*. Среди остальных семи три образовались в результате присоединения гетерохроматина ржи к теломерам хромосом пшеницы 4B, 1D и 5D, в двух случаях длинное плечо хромосомы 1D заканчивалось маленьким сегментом неидентифицированной хромосомы ржи и в остальных двух случаях отмечено образование длинных мультицентромерных химерных хромосом из плеч и сегментов как хромосом ржи, так и пшеницы. Таким образом, лишь две из 165 транслокаций предположительно (но не обязательно) могли появиться в результате спаривания гомеологичных хромосом, в то время как остальные являлись продуктом *misdivision* центромер унивалентных хромосом, что характерно и для исследованных нами гексаплоидных амфидиплоидов.

Что касается структурных изменений хромосом пшеницы, то они у гибридов 8х- × 4х-тритикале происходили очень редко и, как правило, ограничивались образованием телоцентрических хромосом, которые были подвержены быстрой элиминации из кариотипа в ходе смены поколений.

Всего в ходе хромосомного анализа реконструированных форм гексаплоидных тритикале было выявлено 13 из 14 возможных типов D(A)- и D(B)-замещений хромосом, характеризующихся различной частотой встречаемости. С наибольшей частотой в гибридном материале было представлено 1D(1A)-замещение (табл. 6.5). Высокая частота встречаемости отмечена также для межгеномных замещений 2D(2B), 3D(3A) и 6D(6B). 5D(5B)-замещение, ведущее к удалению из генома ответственного за гомологичное спаривание хромосом *Ph1*-гена, было выявлено только в моносомном состоянии у четырех растений F<sub>2</sub> – F<sub>3</sub>, а у гибридов более поздних поколений не встречалось. Не было обнаружено ни одного случая интрогрессии 4D хромосомы в виде 4D(4A)-замещения. В целом хромосомы D генома в 1,65 раза чаще замещали хромосомы A генома, чем B генома.

**Таблица 6.5. Частота встречаемости различных типов межгеномных замещений хромосом у гибридов от скрещивания 8х- × 4х-тритикале**

Тип замещения	Количество линий	%
1D(1A)	51	87,93
1D(1B)	2	3,45
2D(2A)	13	22,41
2D(2B)	27	46,55
3D(3A)	29	50,0
3D(3B)	2	3,45
4D(4A)	–	0
4D(4B)	7	12,07
5D(5A)	3	5,17
моно-5D(5B)	4	6,90
6D(6A)	3	5,17
6D(6B)	21	36,21
7D(7A)	8	13,79
моно-7D(7B)	2	3,45

Представленные выше данные свидетельствуют о том, что у гибридов от скрещивания 8х- × 4х-тритикале наблюдается почти полный спектр теоретически возможных D(A)- и D(B)-замещений хромосом, однако частота их встречаемости различна. В связи с этим возникает вопрос, являются ли эти различия случайными или процесс интрогрессии хромосом D генома пшеницы в кариотип гексаплоидных тритикале подчинен определенным закономерностям. Выяснение этого вопроса крайне важно для оценки возможностей направленного синтеза замещенных форм.

Как видно из приведенной схемы создания замещенных форм (см. рис. 6.1), использованный метод интрогрессии хромосом D генома в гексаплоидные тритикале позволяет получать замещения по всем семи гомеологичным группам, однако тип этих замещений в пределах каждой группы (по A или по B геному) находится в прямой зависимости от хромосомного состава исходных тетраформ. Хромосомы D генома могут замещать лишь те хромосомы A или B геномов, которые отсутствуют в мужских гаметах тетраплоидных тритикале. Таким образом, зная хромосомный состав исходных тетраформ, можно прогнозировать появление в гибридном материале тех или иных замещений хромосом. Последующее сопоставление ожидаемых результатов с экспериментальными данными дает возможность выяснить характер процесса формирования межгеномных замещений хромосом в кариотипах интрогрессивных форм тритикале.

С этой точки зрения, наибольший интерес представляют комбинации скрещивания, где в качестве опылителя использовалась форма ПРАТ21, имеющая стабильный состав пшеничного компонента: 1B2A3B4B5B6A7A. В потомстве от скрещивания этой формы с октоплоидными тритикале следует ожидать появления 1D(1A)-, 2D(2B)-, 3D(3A)-, 4D(4A)-, 5D(5A)-, 6D(6B)- и 7D(7B)-замещений хромосом.

Анализ хромосомного состава растений из двух комбинаций скрещивания, выполненных с участием ПРАТ21, показал наличие лишь пяти типов замещений (см. табл. 6.2, 6.3). Растения комбинации скрещивания 25АД20 × ПРАТ21 содержали следующие четыре типа: 1D(1A), 2D(2B), 3D(3A) и 6D(6B). Во второй комбинации скрещивания ПРАД20 × ПРАТ21 было обнаружено также четыре типа, но в отличие от первой комбинации у растений отсутствовало 6D(6B)-замещение и присутствовало 5D(5A). Не было обнаружено ни одного случая присутствия 4D(4A)-замещения, а 7D(7B)-замещение было выявлено в моносомном состоянии у одного растения F<sub>3</sub> комбинации скрещивания ПРАД20 × ПРАТ21.

В гибридном материале, полученном с участием популяций тетраплоидных тритикале (использовались растения F<sub>10</sub>), следовало ожидать появления 12 типов замещений, за исключением 4D(4A) и 5D(5A). При этом в случае отсутствия давления отбора хромосомы 2D, 3D и 7D должны были замещать соответствующие гомеологи из A и B геномов с одинаковой частотой. Равновероятное появление 1D(1A)- и 1D(1B)-замещений ожидалось в комбинациях скрещивания с участием популяции ПРАТ72, а в остальных комбинациях должно было преобладать первое из них. И, наконец, интрогрессия хромосомы 6D в подавляющем большинстве случаев должна была происходить в виде 6D(6B)-замещения.

Как видно из табл. 6.2 и 6.4, полученные данные далеко не всегда совпадают с ожидаемыми. Так, явное преобладание 1D(1A)-замещения наблюдается во всех комбинациях скрещивания. Хромосома 3D при общей высокой частоте интрогрессии в кариотип тритикале, как правило, замещает гомеолог из А генома. 7D(7B)-замещение выявлено в моносомном состоянии лишь у двух растений ранних поколений гибридов. Очень низкой частотой встречаемости характеризуется 5D(5B)-замещение, которое также было отмечено только в моносомном состоянии на ранних стадиях стабилизации хромосомного состава гибридов.

Таким образом, частота появления в гибридном материале различных типов замещений хромосом существенным образом отличается от ожидаемой, что позволяет сделать вывод о неслучайном характере формирования рекомбинантного генома гексаплоидных форм тритикале.

В литературе накоплено немало данных, свидетельствующих об избирательности процесса фиксации межгеномных замещений хромосом в кариотипах межвидовых и межродовых гибридов. При этом отмечены различия как по частоте интрогрессии индивидуальных чужеродных хромосом, так и по типам возникающих замещений.

В частности, показано, что у межвидовых гибридов от скрещивания *Triticum aestivum* × *T. timopheevii* в интрогрессивные линии мягкой пшеницы чаще других включаются хромосомы 2A<sup>1</sup>, 6G и 2G, причем замещения, как правило, происходят между хромосомами ортологичных геномов [109, 110].

У гибридов от скрещивания гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей отмечена преимущественная интрогрессия хромосомы 1R и элиминация из кариотипов гибридных форм хромосом 4R и 6R [111].

Установлено также, что вторичные гексаплоидные тритикале с хорошими агрономическими характеристиками в большинстве случаев содержат D(R)-замещения с явным преобладанием среди них 2D(2R) [112–116].

В поисках причин, обуславливающих неслучайный характер процесса образования межгеномных замещений хромосом, выдвигались самые разные предположения. Так, в конце 1970-х годов большой популярностью пользовалась предложенная Gustafson и Bennett [117] гипотеза, основанная на существенных различиях в количестве ДНК между хромосомами пшеницы и ржи. Согласно этой гипотезе, у тритикале естественный отбор благоприятствует сохранению тех кариотипов, где разница в длине и, следовательно, количестве ДНК между геномами пшеницы и ржи сокращена за счет замены более длинных хромосом ржи более короткими хромосомами пшеницы.

Эта гипотеза хорошо объясняла факт преобладания у вторичных гексаплоидных тритикале 2D(2R)-замещения. Хромосома 2R имеет наибольшее среди всех хромосом генома ржи количество ДНК, а 2D – наибольшее среди хромосом своего генома, находящееся в пределах вариации количества ДНК у хромосом А и В геномов пшеницы. По мнению авторов, замещение 2R на гомеологичную ей 2D приводит к значительному улучшению совместимости между хромосомами пшеницы и ржи, и, следовательно, оно наиболее желаемо для естественного отбора. Однако попытка использовать эту гипотезу для обоснования закономер-

ностей взаимозамещения хромосом А и В геномов пшеницы в ходе формирования кариотипа тетраплоидных тритикале [118] не увенчалась успехом, что свидетельствовало о существовании иных факторов, влияющих на процесс взаимозамещения гомеологов.

Было выдвинуто также предположение, что селективные преимущества у тритикале имеют пшенично-ржаные замещения, ведущие к увеличению ядрышкообразующей (ЯО) активности генома [113]. В качестве примера такого замещения рассматривалось 5D(5R), занимающее третье место по частоте встречаемости в материале селекции CIMMYT.

Если принять это предположение за рабочую гипотезу, то у гибридов от скрещивания 8х- × 4х-тритикале следует ожидать преимущественной интрогрессии хромосомы 5D, а хромосомы 1D и 6D должны замещать гомеологов А генома. Однако представленные выше данные хромосомного анализа гибридного материала не соответствуют этим ожиданиям. Так, для хромосомы 5D отмечена очень низкая частота включения в кариотипы, в то время как на третьем месте по частоте встречаемости стоит 6D(6В)-замещение (см. табл. 6.5). Между тем известно, что 6В хромосома является главной ЯО хромосомой пшеницы, несущей 60% генов всей рибосомальной РНК [119, 120]. Что касается второй главной ЯО хромосомы пшеницы – 1В, то в нашем материале она присутствует у большинства линий, а в материале, проанализированном Lukaszewski et al. [93], хромосома 1D с одинаковой частотой замещает как 1А, так и 1В. Из этого следует, что локализация генов рРНК не оказывает существенного влияния на частоту межгеномных замещений хромосом. В пользу этого свидетельствует также тот факт, что у созданных в лаборатории цитогенетики растений ИГЦ НАН Беларуси тетраплоидных тритикале с высокой частотой встречались варианты кариотипов с отсутствием обеих главных ЯО хромосом пшеницы.

По мнению Lukaszewski et al. [93], частота появления в кариотипах гибридов 8х- × 4х-тритикале индивидуальных хромосом D генома зависит от их компенсаторных способностей – чем они выше, тем чаще встречается хромосома, и наоборот.

Безусловно, компенсаторные способности хромосом оказывают определенное влияние на процесс формирования рекомбинантного генома замещенных гексаплоидных тритикале. В частности, отсутствие в гибридном материале 4D(4А)-замещения, скорее всего, связано именно с этим фактором. Известно, что хромосома 4А полиплоидных пшениц в значительной степени модифицирована по сравнению с 4А *Triticum urartu* [121, 122]. Предполагается, что в ходе эволюции геномов на диплоидном уровне появилась транслокация 4AL/5AL, которая была затем передана тетраплоидным пшеницам групп Emmer и Timopheevii [123]. В составе генома пшениц первой группы хромосома 4А подверглась дальнейшим трем преобразованиям, включающим перичентрическую инверсию, транслокацию 4AL/7BS и парацентрическую инверсию в длинном плече. Кроме того, в ходе проведенного недавно анализа структуры хромосомы 4А с помощью микросателлитных маркеров было установлено, что субтеломерные и прицентромерные районы длинного плеча содержат генетический материал неизвестного

происхождения, не относящийся ни к А геномам пшениц, ни к S геномам эгилопсов [124]. Вследствие столь сложных структурных преобразований хромосомы замещения по ней являются некомпенсированными и подвергаются элиминации на ранних стадиях формирования кариотипа.

Можно предположить, что низкая частота встречаемости в созданном материале 7D(7B)-замещения также вызвана отсутствием компенсации, поскольку хромосома 7B вовлечена в видоспецифическую для *Triticum turgidum* транслокацию 5AL/4AL/7BS. Однако в материале, полученном польскими исследователями, наблюдалось почти равновероятное появление 7D(7A)- и 7D(7B)-замещений (6 и 5 линий соответственно) [93]. В то же время если сравнивать частоты образования межгеномных замещений хромосом по отдельным гомеологичным группам, то они ниже именно в 4, 5 и 7-й группах. Из этого следует, что структурные преобразования между хромосомами субгеномов пшеницы в некоторой степени затрудняют получение межгеномных замещений, однако последствия этих преобразований не столь драматичны, как в случае характерной для 4A интрогрессии чужеродного генетического материала.

Таким образом, влияние на процесс взаимозамещения хромосом субгеномов мягкой пшеницы такого фактора, как их компенсаторные способности, незначительно и сводится к отсутствию возможности получать замещения лишь по хромосоме 4A. Из этого следует, что разная частота встречаемости в гибридном материале различных типов D(A)- и D(B)-замещений хромосом обусловлена иной причиной.

Ранее было показано, что пшенично-ржанные гибриды, полученные в разных комбинациях скрещивания, различаются по спектру межгеномных замещений хромосом [125–127]. При этом в некоторых комбинациях отсутствуют замещенные формы по определенным хромосомам ржи. Так, Merker [125] не получил дисомного замещения по 5R хромосоме, в то время как другим исследователям не удалось получить такового по 4R и 7R [126, 127].

В результате кариологического анализа обширного гибридного материала Щапова [128] пришла к заключению, что на процесс стабилизации кариотипов межродовых полиплоидных гибридов существенное влияние оказывает генотипическая среда. Гибриды, содержащие один и тот же набор хромосом ржи, но различающиеся по генотипической среде хромосом пшеницы (и наоборот), различаются по частоте и типам пшенично-ржанных замещений.

Влияние генотипической среды гибридных растений на процесс формирования рекомбинантного генома хорошо прослеживается и в описываемом материале. В частности, указанные выше различия по спектрам межгеномных замещений хромосом между комбинациями скрещиваний 25АД20 × ПРАТ21 и ПРАД20 × ПРАТ21, которые не поддавались объяснению с точки зрения влияния компенсаторных способностей хромосом, легко объясняются участием в гибридизации различных материнских форм октоплоидных тритикале.

Влиянием отцовского компонента гибридизации обусловлено отсутствие в комбинациях скрещиваний с участием ПРАТ21 случаев интрогрессии хромосомы 7D и наличие хромосомы 4D только в гибридном материале, полученном

при участии ПРАТ72. Для последнего характерно также образование наибольшего количества межгеномных замещений хромосом на растение.

Все эти факты подтверждают зависимость процесса взаимозамещения гомеологичных хромосом родственных геномов от генотипической среды гибридного растения, чем и объясняется установленный неслучайный характер формирования рекомбинантного генома гексаплоидных форм тритикале. Из этого следует, что, подбирая должным образом компоненты гибридизации, можно осуществлять направленный синтез замещенных форм. Так, варьирование хромосомным составом отцовского компонента скрещиваний дает возможность предопределять геномную направленность (по А или В геному) образующихся замещений, а использование разнообразного в генетическом отношении исходного материала позволяет менять их спектр. При этом вполне реально получить почти весь набор возможных D(A)- и D(B)-замещений, за исключением двух – к упомянутому выше 4D(4A)-замещению следует добавить еще 5D(5B).

Появление этого замещения ожидалось у всех гибридных форм, полученных с участием популяций тетраплоидных тритикале, поскольку растения  $F_1$  этих форм имели в 5-й гомеологичной группе кариотипа набор хромосом пшеницы: 5A5A5B5D. В мейозе этих форм при отсутствии спаривания гомеологов 5B и 5D в метафазе I и случайном их расхождении к полюсам клетки на стадии анафазы I происходило формирование гамет со следующими наборами хромосом пшеницы 5-й группы: 5A5B, 5A5D, 5A и 5A5B5D. Сочетание этих гамет при оплодотворении должно было привести к появлению в  $F_2$  растений, содержащих 9 разных наборов хромосом 5-й группы: 1) 5A5A5B5B, 2) 5A5A5B5D, 3) 5A5A5D5D, 4) 5A5A5B5B5D, 5) 5A5A5B5D5D, 6) 5A5A5B5B5D5D, 7) 5A5A5B, 8) 5A5A5D, 9) 5A5A, причем с наибольшей частотой (25,0%) должны были появляться растения 2-го типа. Однако проведенный хромосомный анализ выявил наличие в гибридном материале всего трех типов (1, 2 и 6-го) с явным преобладанием 1-го (89,8%), характеризующегося отсутствием 5D хромосом. Растения 2-го типа, моносомные по 5D(5B)-замещению, составили всего 6,1%, а 6-го, представляющие собой 44-хромосомные гиперанеуплоиды с наличием в 5-й группе гомологичных пар А, В, D и R геномов, – 4,1%. Полученные данные свидетельствуют о существовании жесткого отбора, направленного на сохранение в кариотипах гексаплоидных гибридов хромосомы 5B, что, безусловно, связано с локализацией на ней *Ph1*-гена.

Известно, что у мутантных по этому гену форм пшеницы в метафазе I мейоза образуются мультивалентные ассоциации, включающие как гомологичные, так и гомеологичные хромосомы. Это приводит к нерегулярной сегрегации хромосом в анафазе I мейоза и образованию вследствие этого несбалансированных гамет [129]. Эти гаметы под действием жесткого отбора, направленного на сохранение основного числа хромосом с небольшим уровнем анеуплоидии [57], подвергаются элиминации, вследствие чего в потомстве гибридов  $F_1$  репродуцируются лишь те растения, в кариотипах которых содержится хромосома 5B.

Активное функционирование локализованного на ней *Ph1*-гена у гибридов от скрещивания 8х- × 4х-тритикале подтверждается наличием в ранних поколениях (особенно в  $F_2$ ) большого количества анеуплоидных растений, образу-



щихся в результате случайной сегрегации или элиминации из гамет унивалентных хромосом из гетерологичных пар. В противном случае (при спаривании гомеологов) количество таких растений было бы незначительным.

Другим доказательством активной экспрессии *Phl*-гена является наблюдаемый в гибридном материале подбор пар гомологов с одинаковыми вариантами полиморфизма по расположению блоков гетерохроматина, который можно проследить на примере 6А и 3В хромосом. У исходных родительских форм – октоплоидных и тетраплоидных тритикале – эти хромосомы различались по рисунку С-бэндинга (рис. 6.8), вследствие чего гибриды  $F_1$  содержали в своем кариотипе гетероморфные пары. В  $F_2$  гибридов 50% растений должны были содержать гетероморфную пару и по 25% – пары, соответствующие одному из родительских вариантов. При отсутствии отбора такое соотношение должно было поддерживаться на протяжении всех последующих поколений. Однако хромосомный анализ гибридов  $F_{13}$ –  $F_{14}$  показал, что все растения содержат пары гомологов 6А и 3В с одинаковыми вариантами полиморфизма по расположению блоков гетерохроматина, причем у 6А хромосомы отобранся вариант, присущий тетраплоидным тритикале, а у 3В – октоплоидным.

Такой отбор, скорее всего, связан с нарушением спаривания хромосом, вызванным их структурными различиями. Подтверждением этого предположения являются литературные данные, свидетельствующие о том, что частота спаривания хромосом ржи зависит не от количества присутствующего у них теломерного гетерохроматина, как это принято было считать раньше [130–132], а от различий между гомологами по рисунку С-бэндинга. В частности, показано, что хромосомная пара 3R спаривается гораздо чаще у растений с делецией теломерного гетерохроматина или его присутствием в обоих плечах, чем у растений, гетерозиготных по этому признаку [133]. Установлено также, что различия между гомологами ржи по величине гетерохроматиновых блоков могут существенным образом ослаблять их спаривание, не оказывая влияния на синапсис других хромосом [57, с. 80].

Наличие в гибридном материале активно функционирующей хромосомы 5В, обеспечивающей спаривание исключительно гомологичных хромосом, приводит к тому, что хромосомы из гетерологичной пары, формирующей межгеномное замещение, остаются в унивалентном состоянии. Этим объясняется тот факт, что у гексаплоидных амфидиплоидов формирование рекомбинантного генома, как правило, осуществляется за счет межгеномных рекомбинаций на уровне целых хромосом. При этом частота появления того или иного замещения

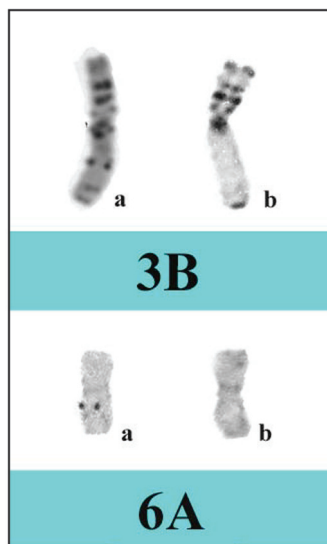


Рис. 6.8. Варианты полиморфизма 3В и 6А хромосом по рисунку С-бэндинга

определяется частотой трансмиссии через гаметы гибридов  $F_1$  соответствующих хромосом D генома и жизнеспособностью образующихся зигот. Оба фактора, в свою очередь (как это было показано выше), зависят от генотипической среды гибридного растения.

Между тем любой организм реализует свой жизненный потенциал в определенных условиях обитания, которые неизбежно накладывают свой отпечаток на функционирование всех генетических систем, включая систему регуляции мейотического цикла, причем последняя отличается очень высокой чувствительностью к изменению погодных условий.

Исходя из этого, естественно предположить, что процесс формирования межгеномных замещений хромосом также находится под влиянием внешних факторов. Факты, подтверждающие это предположение, были получены в ходе исследования процесса трансмиссии унивалентных хромосом пшеницы и ржи через гаметы пшенично-ржаных ди-моносомиков, выращенных в полевых и тепличных условиях [134]. Было показано, что в полевых условиях, когда растения подвержены воздействию различных стрессовых факторов, наблюдается преимущественная передача через гаметы унивалентных хромосом пшеницы, а в материале, выращенном в теплице, преобладают хромосомы ржи. Единственным исключением явилась хромосома 5R, которая в полевом материале ди-моносомика 5D–5R имела незначительное численное преимущество, однако в ходе трансмиссии подверглась существенным структурным изменениям. Так, из шестнадцати обнаруженных в кариотипах растений хромосом 5R семь имели нормальную структуру, а остальные девять были aberrантными. Одно растение содержало телоцентрическую хромосому 5RS, в другом растении была выявлена изохромосома по короткому плечу, в остальных отмечена 5R хромосома с делецией дистального участка длинного плеча – 5RS.5RL-del. В то же время в тепличном материале aberrантными были лишь две хромосомы из одиннадцати, и наблюдалась явная преимущественная передача 5D хромосомы.

Таким образом, воздействие внешних факторов может существенным образом изменять частоту передачи через гаметы унивалентных хромосом и, как следствие этого, модифицировать процесс формирования межгеномных замещений вплоть до индукции хромосомных aberrаций (главным образом, центрических транслокаций), которые могут служить источником образования рекомбинантных хромосом.

Обобщение полученной в результате проведенных исследований информации позволило сделать следующие выводы:

- процесс формирования рекомбинантного генома замещенных форм гексаплоидных тритикале имеет не случайный, а закономерный характер;
- частота встречаемости различных типов межгеномных замещений определяется компенсаторными способностями хромосом и генотип-средовыми взаимодействиями;
- выявленные закономерности формирования рекомбинантного генома гексаплоидных тритикале позволяют проводить направленный синтез замещенных форм.

В ходе выполнения сотрудниками лаборатории цитогенетики растений ИГЦ НАН Беларуси экспериментов по реконструкции кариотипа гексаплоидных тритикале путем создания D(A)- и D(B)-замещений хромосом было установлено, что при отсутствии искусственного отбора в гибридном материале преобладают формы с множественными (2–4) замещениями хромосом. Более того, пробный анализ общего содержания белка продемонстрировал их преимущество перед формами с одиночными замещениями. Это натолкнуло на мысль о возможности практического использования форм с комбинированным A/B/D геномом, что позволило бы вести селекцию на одновременное улучшение нескольких хозяйственно полезных признаков. В связи с этим была проведена работа по оценке эффективности такого подхода, которая включала сравнительный анализ цитологической стабильности и экспрессивности ряда хозяйственно полезных признаков у форм тритикале с разным количеством межгеномных замещений хромосом [135, 136]. Для исключения эффектов, вызванных генетическими различиями исходных родительских форм, исследование проводилось на гибридном материале одной комбинации скрещивания – 25АД20 × ПРАТ21. Выбор этой комбинации был обусловлен как достаточным разнообразием по количественному составу межгеномных замещений хромосом, так и наличием форм с одновариантным кариотипом.

Включенный в эксперимент гибридный материал (11 форм) был условно разделен на 5 групп:

- группа 1 – формы MI(1), MI(2) и MII(3), обозначенные на представленных далее графиках номерами 1, 2 и 3 соответственно, с тремя [1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)] и четырьмя [1D(1A), 2D(2B), 3D(3A) и 6D(6B)] межгеномными замещениями хромосом с преобладанием в популяции последних;

- группа 2 – формы MIII(1) и MIII(2) (№ 4 и 5) с двумя [1D(1A), 2D(2A)] и тремя [1D(1A), 2D(2B), 3D(3A) или 1D(1A), 3D(3A) и 6D(6B)] межгеномными замещениями с преобладанием последних;

- группа 3 – формы MVIII(2) и MVIII(3) (№ 6 и 7) с двумя замещениями [1D(1A), 3D(3A)];

- группа 4 – формы MV(3) и MV(4) (№ 8 и 9) с одним 1D(1A) межгеномным замещением;

- группа 5 – формы MVII(1) и MVII(2) (№ 10 и 11) без замещений.

Первую группу составляли формы с преобладанием четырех межгеномных замещений хромосом, вторую – трех; формы третьей группы содержали два замещения, четвертой группы – одно, и, наконец, в пятую контрольную группу были включены «чистые» гексаплоидные формы, выделенные в пределах этой же комбинации скрещивания.

Главным фактором, ограничивающим практическое применение созданных методами хромосомной инженерии интрогрессивных форм, является их нестабильность, ведущая к быстрой потере чужеродного генетического материала [137]. В основе этой нестабильности лежат нарушения мейотического цикла гибридных растений, вызывающие формирование нефункциональных гамет.

Мейоз – сложный многоступенчатый процесс, подразделяющийся на семь ключевых этапов: вступление в мейоз, конъюгация гомологичных хромосом, рекомбинация, хиазмообразование, расхождение хромосом, цитокинез, второе деление. Каждый ключевой этап генетически детерминирован и контролируется серией генов, действие которых относительно независимо [138]. Наиболее важным для формирования функциональных гамет является второй этап, поскольку регулярное спаривание хромосом обеспечивает правильную их сегрегацию во время деления клетки. Нарушение синапсиса хромосом приводит к аномальному их поведению на последующих стадиях мейоза, что часто сопровождается элиминацией части генетического материала и образованием вследствие этого нежизнеспособных гамет.

У пшеницы спаривание хромосом контролируется семейством генов *Ph*, расположенных на хромосомах всех трех ее субгеномов и обладающих противоположным действием – одни усиливают спаривание (промоторы), другие ослабляют (супрессоры). При этом у каждого вида пшениц набор супрессоров и промоторов сбалансирован таким образом, что синапсис наблюдается только между гомологичными хромосомами.

Эта генетическая система регуляции спаривания хромосом пшеницы функционирует и в геноме тритикале. Естественно предположить, что замещения хромосом одних геномов гомеологами других геномов может нарушить баланс генов супрессоров и промоторов спаривания, что вызовет нарушение синапсиса хромосом и дальнейшую цитологическую нестабильность гибридного материала. Чем больше межгеномных замещений у растения, тем выше вероятность проявления этой нестабильности.

В связи с этим было уделено большое внимание исследованию особенностей поведения хромосом в микроспорогенезе синтезированных замещенных форм тритикале. Были проанализированы все основные стадии мейотического цикла, за исключением профазы, однако мы ограничимся обсуждением лишь двух наиболее важных для решения поставленной задачи стадий – метафазы I и тетрады. Первая из них является завершающим этапом процесса спаривания хромосом, на котором суммируются все нарушения предшествующих этапов. Вторая является заключительной стадией всего мейотического цикла, и количество МКП без нарушений на этой стадии является важным показателем нормального течения всего мейоза.

Поскольку процесс формирования гамет в значительной степени подвержен влиянию условий среды, для получения объективных данных анализировался материал двух лет репродукции.

Метафаза I мейоза в норме характеризуется строгой ориентацией центромерных районов объединенных в биваленты хромосом к полюсам веретена деления. Строго ориентированные и расположенные в экваториальной области микроспорocyта биваленты составляют метафазную пластинку (рис. 6.9, а, б, в). Основным типом нарушений на этой стадии мейоза является наличие унивалентных хромосом (рис. 6.9, б, в). Положение их центромерных районов, как правило, не фиксировано, вследствие чего их полярная ориентация нарушена.

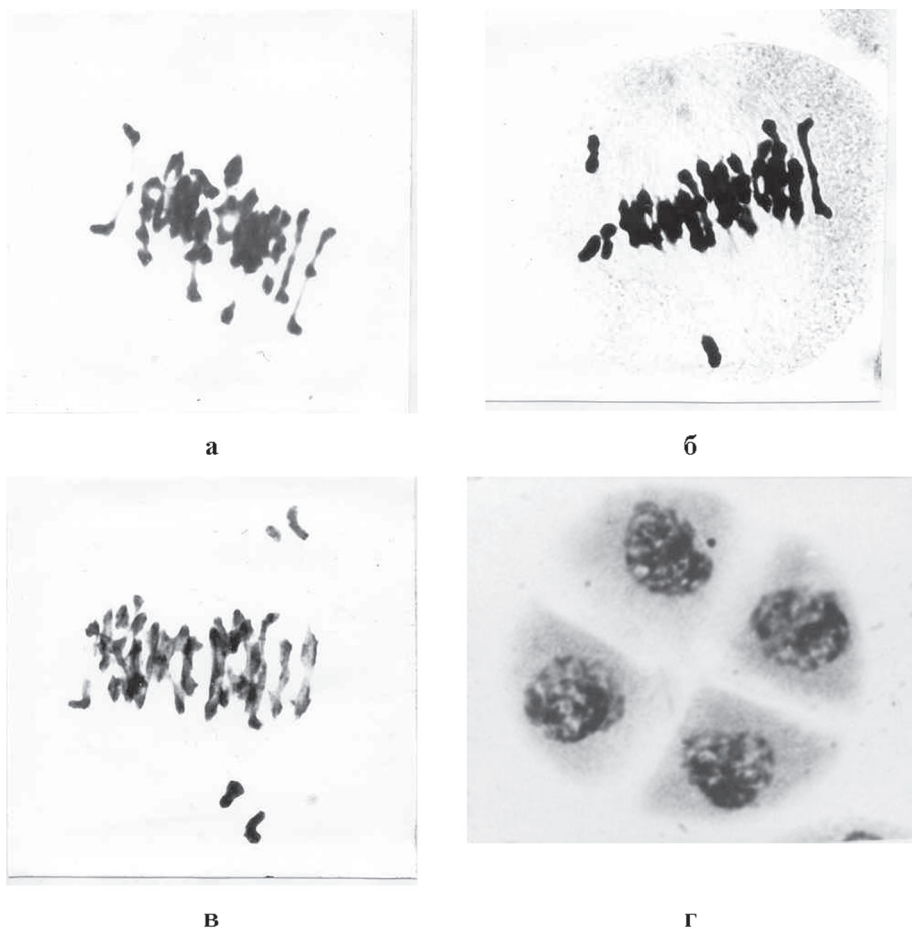


Рис. 6.9. Стадии метафазы I и тетрады замещенных гексаплоидных тритикале: а – МКП без нарушений; б – МКП с двумя унивалентами; в – МКП с четырьмя унивалентами; г – тетрада микроспор

Анализ стадии МI, проведенный нами в 1996 г., выявил довольно высокий уровень бивалентного спаривания хромосом у всех замещенных форм. Количество МКП со 100% спариванием варьировало у них от 35,71 до 76,0%. Наименьшее значение показателя отмечено у формы МVIII(3) с 2 межгеномными замещениями, а наибольшее – у формы MV(4) с одним замещением. В то же время вторая форма с двумя замещениями имела довольно близкое к лучшему значение показателя (74,19%), а формы с 3–4 замещениями незначительно различались между собой (56,0–60,0%).

У всех проанализированных форм наблюдалось явное преобладание закрытых бивалентов над открытыми, что свидетельствует о высокой интенсивности процесса спаривания гомологов (табл. 6.6).

Среди МКП с унивалентами у подавляющего большинства замещенных форм модальным классом являлось сочетание  $20 \text{ II} + 2 \text{ I}$ . Исключение составили формы первой группы [MI(1) и MII(3)], у которых МКП с двумя и четырьмя унивалентами встречались с одинаковой частотой.

Таблица 6.6. Средние частоты различных хромосомных ассоциаций в метафазе I мейоза у замещенных форм гексаплоидных тритикале (1996 г.)

Форма	Биваленты			Униваленты
	закрытые	открытые	всего	
MI(1)	14,88±0,24	5,16±0,25	20,04±0,14	1,92±0,29
MI(2)	15,20±0,25	5,14±0,27	20,34±0,12	1,32±0,25
MII(3)	17,13±0,46	3,33±0,40	20,47±0,19	1,06±0,38
MIII(1)	16,36±0,31	4,02±0,29	20,38±0,11	1,24±0,21
MIII(2)	16,08±0,27	4,22±0,27	20,30±0,10	1,40±0,19
MV(3)	17,30±0,21	3,18±0,21	20,48±0,10	1,04±0,20
MV(4)	16,48±0,21	4,24±0,21	20,72±0,08	0,56±0,15
MVIII(2)	15,52±0,26	5,16±0,25	20,68±0,12	0,64±0,23
MVIII(3)	16,21±0,22	3,93±0,21	20,14±0,14	1,71±0,29
MVII(1)	13,80±0,26	5,56±0,25	19,36±0,14	3,28±0,27
MVII(2)	12,96±0,35	6,20±0,28	19,16±0,18	3,68±0,36

Наибольшее количество унивалентов (6) отмечено в МКП шести замещенных форм вне зависимости от количества присутствующих у них замещений, однако частота встречаемости таких МКП незначительна и колеблется от 2,0 до 8,0% на форму.

В то же время у обеих контрольных форм МКП без нарушений составляли всего 14,0%. Максимальное количество унивалентов у формы MVII(1) было равно 6, и МКП с таким количеством встречались с частотой 20,0%, а у формы MVII(2) – 8 и 16,0% соответственно. Здесь следует отметить, что большинство выявленных унивалентов лежали в плоскости метафазной пластинки, были расположены попарно симметрично и ориентированы центромерами к полюсам веретена, что свидетельствует об их десинаптической природе (рис. 6.9, б, в).

Данные повторного, выполненного в 1999 г., анализа стадии MI (табл. 6.7) существенным образом отличались от приведенных выше, что, скорее всего, связано с крайне неблагоприятными погодными условиями (высокая температура, засуха) в период вегетации растений. При этом реакция различных генотипов на условия внешней среды была разной как в качественном, так и в количественном плане.

У пяти форм (формы 4-й группы, одна форма 3-й группы и две формы 1-й группы) отмечено уменьшение числа МКП без нарушений (в среднем на 22,3% с вариацией от 14,67 до 30,0%). У формы MIII(1) (2–3 замещения) показатель остался на прежнем уровне, а у остальных замещенных форм количество МКП без нарушений возросло, причем у формы MVIII(3) – на 30,95%, вследствие чего эта форма в 1999 г. имела наилучшее значение показателя против наихудшего в 1996 г.

В МКП с нарушениями произошло расширение спектра аномалий: если в 1996 г. максимальное количество унивалентов было равно 6, то в материале 1999 г. встречались МКП с 8 и даже с 10 унивалентами.

У большинства форм наблюдалось также незначительное ослабление интенсивности спаривания гомологов, что выражалось в уменьшении количества закрытых бивалентов на МКП (табл. 6.7). Исключение составили две формы – MI(1) и MIII(2) (из 1-й и 2-й групп соответственно), у которых отмечено увеличение значения показателя.



Таблица 6.7. Средние частоты различных хромосомных ассоциаций в метафазе I мейоза у замещенных форм гексаплоидных тритикале (1999 г.)

Форма	Биваленты			Униваленты
	закрытые	открытые	всего	
MI(1)	16,00±0,33	4,47±0,31	20,47±0,12	1,06±0,25
MI(2)	14,43±0,24	5,80±0,22	20,23±0,16	1,53±0,33
MII(3)	13,37±0,44	6,53±0,43	19,90±0,17	2,20±0,34
MIII(1)	13,67±0,40	6,60±0,39	20,27±0,16	1,47±0,32
MIII(2)	7,10±0,36	3,27±0,34	20,37±0,15	1,26±0,30
MV(3)	15,00±0,41	5,13±0,35	20,13±0,17	1,74±0,34
MV(4)	15,07±0,33	5,20±0,33	20,27±0,20	1,46±0,41
MVIII(2)	15,27±0,35	5,00±0,30	20,27±0,16	1,46±0,32
MVIII(3)	15,83±0,34	4,80±0,32	20,63±0,10	0,74±0,20
MVII(1)	11,67±0,51	7,33±0,42	19,00±0,19	4,00±0,19
MVII(2)	12,90±0,29	6,50±0,31	19,40±0,20	3,20±0,39

Сравнение полученных за два года эксперимента данных, касающихся поведения хромосом в метафазе I мейоза замещенных форм тритикале, с таковыми у незамещенных форм свидетельствует о значительно более низком уровне цитологической стабильности последних (рис. 6.10). Обе формы в 1996 г. имели всего по 14,0% МКП без нарушений, а в 1999 г. значение этого показателя снизилось у формы MVII(2) до 13,33%, а у формы MVII(1) – до 6,66%. По остальным проанализированным признакам, как видно из табл. 6.8, все замещенные формы в 1996 г. достоверно ( $p \leq 0,001$ ) отличались в лучшую сторону от формы MVII(2), выбранной в качестве контроля, а в 1999 г. не было выявлено достоверных отличий по количеству закрытых бивалентов у форм MII(3) и MIII(1), по количеству

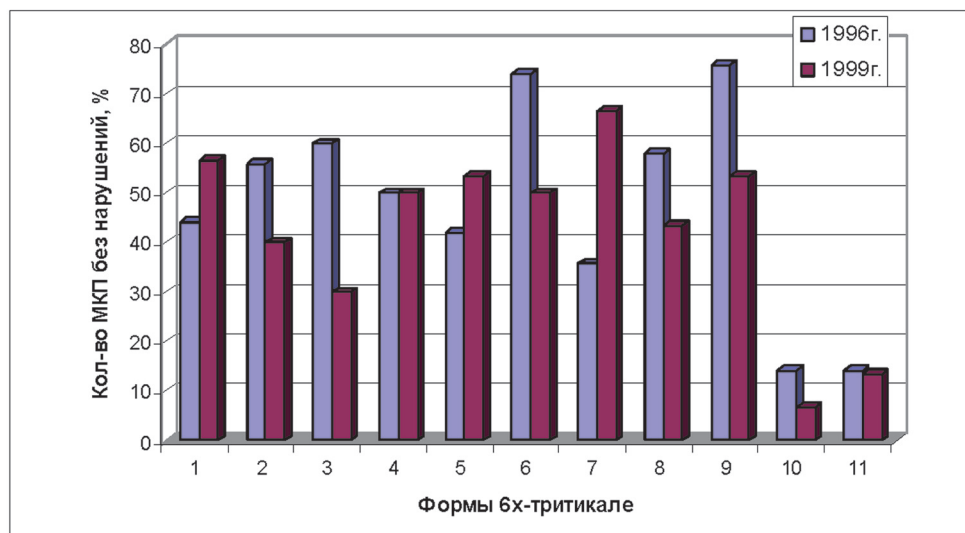


Рис. 6.10. Количество МКП без нарушений на стадии метафазы I замещенных гексаплоидных тритикале

Таблица 6.8. Отклонения замещенных форм 6х-тритикале от контроля по признакам, характеризующим конъюгацию хромосом в метафазе I мейоза

Форма	Биваленты						Униваленты	
	закрытые		открытые		всего			
	1996 г.	1999 г.	1996 г.	1999 г.	1996 г.	1999 г.	1996 г.	1999 г.
1	+1,92***	+3,10***	−1,04**	−2,03***	+0,88***	+1,07***	−1,76***	−1,60***
2	+2,24***	+1,53***	−1,20*	−0,70	+1,18***	+0,83**	−2,36***	−1,67***
3	+4,17***	+0,47	−2,87***	+0,03	+1,31***	+0,50	−2,62***	−1,00
4	+3,40***	+0,77	−2,18***	+0,10	+1,22***	+1,04**	−2,44***	−1,73**
5	+3,12***	+4,20***	−1,46***	−3,23***	+1,14***	+0,97***	−2,28***	−1,94***
6	+4,34***	+2,10***	−3,02***	−1,37**	+1,32***	+0,73**	−2,64***	−1,46**
7	+3,52***	+2,17***	−1,96***	−1,30**	+1,56***	+0,87***	−3,12***	−1,74**
8	+2,56***	+2,37***	−1,04**	−1,50**	+0,91***	+0,87**	−3,04***	−1,74**
9	+3,25***	+2,93***	−2,27***	−1,70***	+1,52***	+1,23***	−1,97***	−2,46***
10	12,96	12,90	6,20	6,50	19,16	19,40	3,68	3,20

Примечание. Уровни значимости: \*достоверно при  $P < 0,05$ , \*\*достоверно при  $P < 0,1$ , \*\*\*достоверно при  $P < 0,01$ .

открытых бивалентов – у форм МI(2), МII(3) и МIII(1) и по количеству унивалентов – у формы МII(3). Отличия остальных форм по всем признакам были достоверны преимущественно при  $p \leq 0,001$ .

На заключительной стадии мейотического цикла – стадии тетрад – основным нарушением является наличие в МКП микроядер. Количество же тетрад без микроядер, так называемый мейотический индекс, является показателем нормального течения всего мейоза.

В материале 1996 г. самое низкое значение мейотического индекса имела форма МVIII(3) с двумя межгеномными замещениями. В то же время у второй формы с таким же количеством и типами замещений мейотический индекс был значительно выше, но существенно не превышал значение показателя у контрольной формы МVII(1) (рис. 6.11). У остальных замещенных форм показатель варьировал от 78,0 до 92,0%, причем как лучшее, так и худшее его значение принадлежало формам 1-й группы.

Количество микроядер в аномальных тетрадах замещенных форм колебалось от 1 до 7, однако весь этот спектр был отмечен лишь у формы МVIII(3). Спорады с 5 микроядрами в незначительном количестве (около 2%) присутствовали также у формы МV(3) с одним замещением. У форм 1-й группы количество микроядер не превышало трех, причем модальным классом были тетрады с одним микроядром (рис. 6.9, г). У контрольных форм количество микроядер в тетрадах варьировало от 1 до 6. Модальным классом, так же как и у замещенных форм, были тетрады с одним микроядром, однако частота их встречаемости была значительно выше.

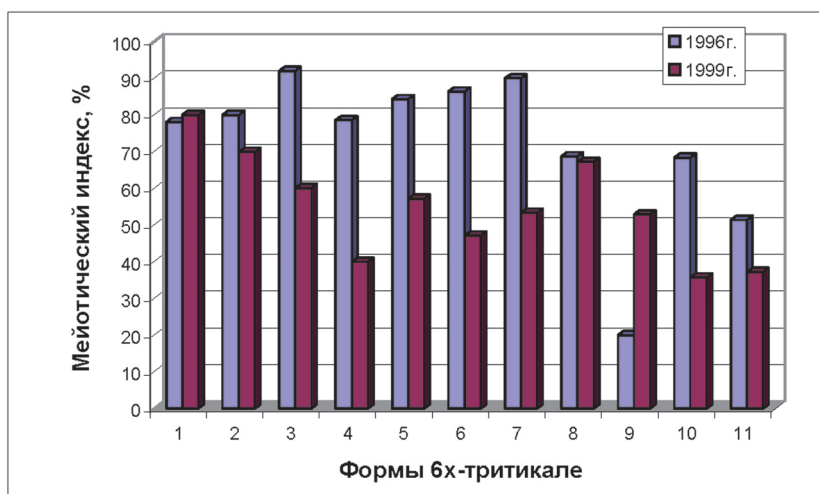


Рис. 6.11. Мейотический индекс у замещенных гексаплоидных тритикале

В материале 1999 г. у большинства форм произошло существенное снижение мейотического индекса, и лишь две формы отличались более высокими значениями показателя – МI(1) и МVIII(3), причем у первой он увеличился на 2%, а у последней – более чем на 30%. В то же время форма МI(1) благодаря индифферентности к изменению условий среды по значению мейотического индекса вышла на первое место.

Неблагоприятные погодные условия сказались и на спектре выявленных аномалий. Произошло увеличение максимального количества микроядер на тетраду: у форм 1-й группы с трех до шести, 2-й группы – с четырех до восьми, 3-й группы – с пяти до девяти, 4-й группы – с семи до восьми. У формы МIII(3) отмечено также образование некоторого количества триад.

У контрольных форм расширения спектра аномалий не наблюдалось, однако увеличилось количество аномальных тетрад. По значению мейотического индекса они уступали всем замещенным формам.

Если рассчитать среднее значение мейотического индекса по каждой группе за оба года эксперимента, то у форм 3-й группы оно на 4% превышает таковое у контрольных форм, у форм 2-й группы – на 17%, у форм 4-й группы – на 21% и, наконец, у форм 1-й группы – более чем на 28%.

Полученные в ходе проведенного исследования данные свидетельствуют о явном преимуществе по уровню мейотической стабильности замещенных форм тритикале перед «чистыми» гексаплоидами. Особенно наглядно положительный эффект интрогрессии хромосом D генома проявляется на стадии МI. Такого эффекта следовало ожидать в первую очередь у форм с интрогрессией 3D хромосомы, поскольку локализованный на ней ген *Ph2* принимает участие в образовании синаптонемального комплекса и завершении синапсиса [139, 140]. Однако в проанализированном материале одинаково высокий уровень бивалентного спаривания отмечен у всех замещенных форм. В итоге все они имеют лучшее по сравнению с контрольными формами значение мейотического индекса.

На основании этого можно сделать вывод, что проведенная нами реконструкция кариотипа гексаплоидных тритикале, независимо от количества замещенных пар хромосом, не нарушила баланса генов супрессоров и промоторов гомологичного спаривания хромосом и, как следствие этого, не оказала негативного влияния на их мейотическую стабильность.

Выявленный высокий уровень мейотической стабильности замещенных форм гексаплоидных тритикале создает предпосылки для сохранения в ряду последующих поколений гибридов всех возникших D(A)- и D(B)-замещений хромосом. От того, насколько эти предпосылки реализуются в действительности, зависит возможность практического использования реконструированных форм. В связи с этим была выполнена серия хромосомных анализов гибридного материала разных лет репродукции, целью которых являлась оценка устойчивости интрогрессии в кариотип тритикале хромосом D генома пшеницы. Результаты исследований представлены в табл. 6.9.

**Таблица 6.9. Типы межгеномных замещений хромосом у 6х-тритикале, выделенных из комбинации скрещивания 25АД20(8х) × ПРАТ21(4х)**

Форма	Типы межгеномных замещений хромосом	Наличие в кариотипах исследованных растений		
		1996 г.	1999 г.	2000 г.
М I(2)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	—	+	+
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)	+	+	+
М I(2)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	—	+	+
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)	+	+	+
М II(3)	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)	+	+	—
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)	+	+	+
М III(1)	1D(1A), 2D(2B)	+	+	—
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)	+	+	+
М III(2)	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)	+	+	+
	1D(1A), 3D(3A), 6D(6B)	+	+	—
М V(3)	1D(1A)	+	+	+
М V(4)	1D(1A)	+	+	+
М VII(1)	без замещений	+	+	+
М VII(2)	без замещений	+	+	+
М VIII(2)	1D(1A), 3D(3A)	+	+	+
М VIII(3)	D(1A), 3D(3A)	+	+	+

Сравнение полученных в разные годы данных показывает, что они однотипны у форм с одновариантным кариотипом (6 форм) и в некоторой степени различаются у неоднородных по хромосомному составу гибридов. Так, в материале 1999 г. у форм М I(1) и М I(2) выявлен не идентифицированный ранее вариант кариотипа с 1D(1A)-, 2D(2B)- и 6D(6B)-замещениями хромосом. В то же время в ходе последнего анализа у трех форм не обнаружены варианты кариотипа (по одному на каждую форму), присутствовавшие в материале предыдущих лет.

Отмеченные несовпадения результатов кариотипирования скорее всего объясняются относительно небольшой выборкой исследованных растений (20–30

на форму), что вызвано определенными методическими ограничениями объема экспериментального материала при проведении хромосомного анализа. Вследствие этого исследованное количество растений может не отображать всего многообразия вариантов кариотипа, присущих неоднородной по хромосомному составу форме. Больше шансов попасть в число кариотипированных имеют растения с высокой частотой встречаемости. Растения же с редкими вариантами кариотипа при отборе небольшого количества зерновок из общей массы образца, как правило, остаются вне поля зрения.

В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Во-первых, в ходе хромосомного анализа растений не было обнаружено хромосом D генома пшеницы в моносомном состоянии, что неизбежно должно было наблюдаться в случае цитологической нестабильности гибридов. Во-вторых, при элиминации интродуцированного генетического материала несовпадения результатов кариотипирования различных поколений гибридов должны были носить однонаправленный характер и заключаться в исчезновении ранее идентифицированных вариантов. Здесь же у ряда форм отмечено появление новых. И, наконец, в-третьих, линии с одновариантным кариотипом демонстрируют стойкую передачу в ряду последующих поколений всех возникших D(A)- и D(B)-замещений хромосом.

Исходя из этого, можно сделать вывод о высоком уровне стабильности кариотипа созданных замещенных форм гексаплоидных тритикале, что свидетельствует о возможности их практического использования в селекционном процессе, в первую очередь в работах по улучшению хлебопекарных свойств культуры.

Хлебопекарное качество – наследственно обусловленный признак, являющийся результатом скоординированного действия клейковины, общего белка, крахмала и различных ферментов [86]. При этом содержание белка является одним из важнейших показателей качества зерна, поскольку многие свойства муки в той или иной мере представляют собой функцию количества белка. Так, от содержания белка зависят водопоглотительная способность муки, продолжительность замеса, способность теста к обработке и т. д. Установлена положительная корреляция между содержанием общего белка и объемом хлеба. Нельзя не отметить тот факт, что питательная ценность используемого на фураж зерна также в значительной степени определяется содержанием в нем белка.

В связи с этим было проведено исследование эффектов интрогрессии хромосом D генома пшеницы на содержание белка в зерне синтезированных замещенных форм тритикале. Поскольку исследуемый признак, несмотря на наследственную обусловленность, находится в сильной зависимости от условий выращивания [141, 142], анализы проводились на материале трех лет вегетации.

Общее содержание белка в зерне урожая 1996 г. варьировало от 16,7 до 20,3%, в 1997 г. – от 13,5 до 20,3%, в 2000 г. – от 13,6 до 20,2% (рис. 6.12). Небольшая изменчивость этого показателя в 1996 г. не позволила выявить четкой зависимости как от количественного, так и качественного состава полученных межгеномных замещений хромосом.

При расширении амплитуды изменчивости признака в 1997 г. до 7% обнаружилось, что формы 1-й группы содержат в среднем на 4% белка больше, чем

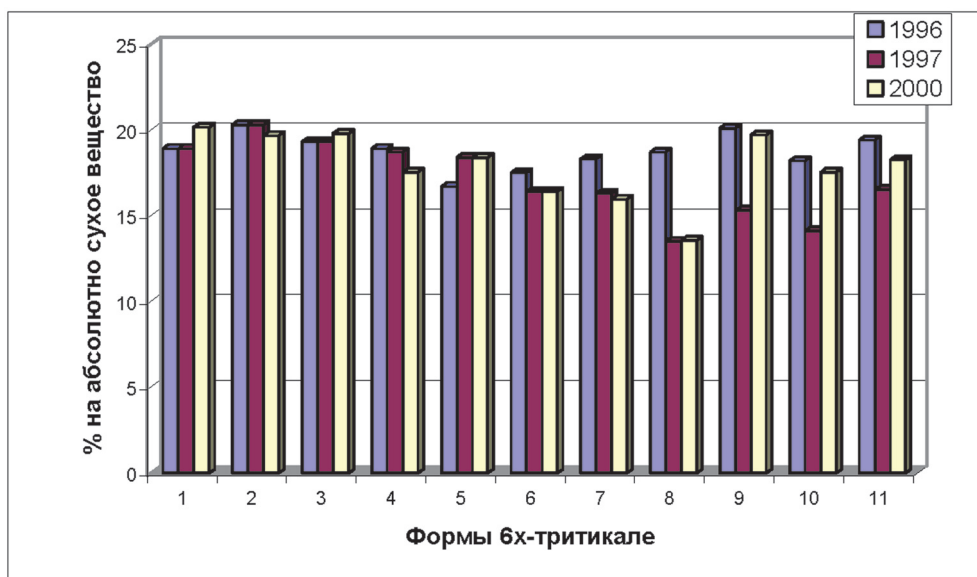


Рис. 6.12. Общее содержание белка в зерне замещенных гексаплоидных тритикале

контрольные, на 3% больше, чем формы 3-й группы, и на 1% белка больше, чем формы 2-й группы. То есть по мере нарастания количества межгеномных замещений хромосом прослеживалась тенденция к увеличению содержания общего белка. Не вписывались в этот ряд только формы 4-й группы с одним замещением, у которых среднее значение показателя оказалось самым низким и находилось на уровне определенного в этом году значения признака у пшеницы сорта Белорусская 80 (13,1%). Все остальные формы по содержанию белка значительно превосходили пшеницу. Если в ранних поколениях гибридов высокое содержание белка можно было связать с морщинистостью зерновок, то в материале 1997 г. такая корреляция наблюдается лишь у некоторых форм. Остальные превышали пшеницу по содержанию белка на 4–5% при хорошей выполненности зерновок.

В материале 2000 г. худшие значения признака были отмечены у форм 3-й и 4-й групп – на 1–1,5% ниже, чем у контрольных форм. Формы 2-й группы сравнялись с контрольными, и лишь у форм 1-й группы с максимальным количеством межгеномных замещений хромосом среднее значение признака (при его вариации от 19,2 до 20,2%) на 2% превышало таковое у контрольных форм.

Таким образом, полученные в ходе анализа содержания общего белка данные свидетельствуют о явном превосходстве форм с множественными межгеномными замещениями хромосом (3–4) как по количественному выражению признака, так и по стабильности его проявления в материале разных лет вегетации.

Вызванное интрогрессией хромосом D генома пшеницы существенное повышение содержания белка в зерне тритикале создает предпосылки для улучшения хлебопекарных свойств культуры. Однако, несмотря на указанную выше корреляцию свойств муки с содержанием белка, по одному этому показателю нельзя судить о хлебопекарных качествах в целом. Хотя клейковина включает



около 80% общего белка, связь между ее количеством и качеством и содержанием последнего до сих пор не ясна. Гораздо более выраженной является зависимость качества клейковины от соотношения основных компонентов спирторастворимого глиаина и нерастворимого глютеина [86], причем компонентный состав первого из них играет решающую роль [143].

Генетический контроль синтеза этих запасных белков эндосперма зерновки у пшеницы хорошо изучен. Установлено, что высокомолекулярная фракция глютеина кодируется генами *Glu-1*, локализованными в длинных плечах хромосом первой гомеологической группы, а низкомолекулярная фракция – генами *Glu-3*, локализованными в коротких плечах хромосом этой же группы. Ответственными за синтез глиаина являются гены *Gli-1* и *Gli-2*, расположенные на коротких плечах хромосом первой и шестой гомеологических групп [144–146]. Все эти гены у пшеницы представлены многочисленными аллельными вариантами, из которых наиболее исследованными являются варианты *Gli-1* локуса. Установлено, что самый сильный положительный эффект на хлебопекарные качества оказывает аллель *d* локуса *Glu-D1* на хромосоме 1D, кодирующий высокомолекулярную субъединицу 5 + 10 [146].

В работах по улучшению хлебопекарных свойств тритикале показано, что интрогрессия в гексаплоидные тритикале хромосомы 1D способствует значительному улучшению индекса седиментации, являющегося интегральным показателем количества и качества клейковины [147–149]. При этом наибольший эффект наблюдается, когда 1D хромосома замещает гомеологичную ей 1A при сохранении в кариотипе хромосомы 1B.

Поскольку в созданном материале подавляющее большинство форм содержало хромосому 1D, причем в наиболее желаемом варианте замещений – 1D(1A), большой интерес представлял анализ качества клейковины, который был проведен методом седиментации. При этом анализировался не только эффект присутствия этой хромосомы, но и возможное влияние на признак у форм с множественными межгеномными замещениями других хромосом D генома. Полученные на материале двух лет вегетации результаты представлены на рис. 6.13.

В материале 1996 г. показатель седиментации варьировал от 13 до 28 мл. Наименьшее его значение отмечено у формы MVIII(3) из 3-й группы. Две формы из 4-й группы с одиночным 1D(1A)-замещением имели посредственные индексы седиментации – 15 и 17 мл. Однако среднее значение показателя по этой группе на 2 мл превышало таковое у форм 3-й и контрольной групп, но было ниже на 2,5 мл, чем у форм 2-й, и на 7,3 мл ниже, чем у форм 1-й группы с максимальным количеством межгеномных замещений.

В материале 1997 г. при снижении лучшего значения индекса седиментации до 22 мл и повышении худшего до 15 мл у разных форм наблюдались разнонаправленные изменения признака (как в лучшую, так и худшую сторону), вследствие чего среднее значение признака у форм 1-й группы понизилось, а у форм 2-й группы повысилось. Самые низкие (и одинаковые) значения показателя имели формы 4-й группы с 1D(1A)-замещением и контрольные формы (см. рис. 6.13). У форм 3-й группы среднее значение показателя превысило таковое двух выше-

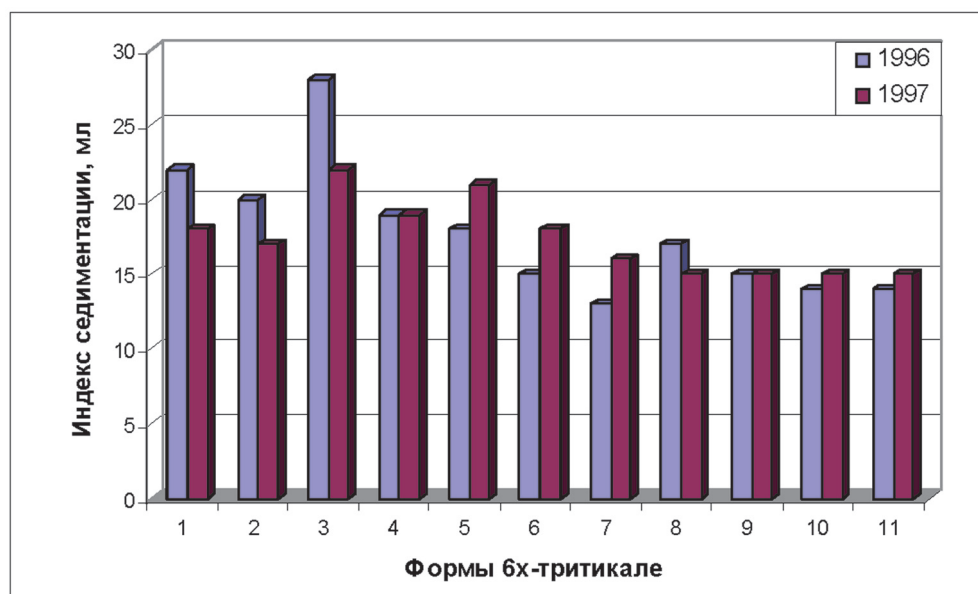


Рис. 6.13. Индекс седиментации у замещенных гексаплоидных тритикале

упомянутых на 2 мл, у форм 1-й группы – на 4 мл, а у форм 2-й группы – на 5 мл. В то же время все исследованные формы имели более высокий индекс седиментации по сравнению с пшеницей сорта Белорусская 80, у которой значение этого показателя составило 13 мл.

Наблюдаемое отсутствие в материале положительного эффекта на качество клейковины одиночного 1D(1A)-замещения может быть связано с тем, что использованная в скрещиваниях октоплоидная форма тритикале 25АД20 содержит 1D хромосому с аллельным вариантом глиадинкодирующего локуса низкой селекционной значимости.

Возможно также, что ожидаемый эффект отсутствует вследствие низкой функциональной активности 1D хромосомы, в частности ее глиадинкодирующего локуса. Согласно литературным данным, неполнота представленности генома у гибридных форм может сопровождаться ослаблением или даже исчезновением отдельных компонентов электрофоретического спектра глиадинов, что связано с подавлением экспрессии генов синтеза этих компонентов в новой генотипической среде [150, 151].

Проведенный электрофоретический анализ глиадинов показал, что по степени выраженности компонентов дуплета w89, маркирующего 1D хромосому, замещенные формы тритикале существенно различаются между собой (рис. 6.14) [152]. Оба компонента дуплета были выражены очень сильно у формы МII(3), имевшей в оба года эксперимента лучший индекс седиментации. Достаточно четко дуплет w89 проявлялся и в спектрах форм MI(2), MII(1) и MIII(2), имевших сравнительно высокие значения показателя. Все эти формы содержат 3–4 межгеномных замещения хромосом. В то же время у форм MV(3) и MV(4) с одиночным

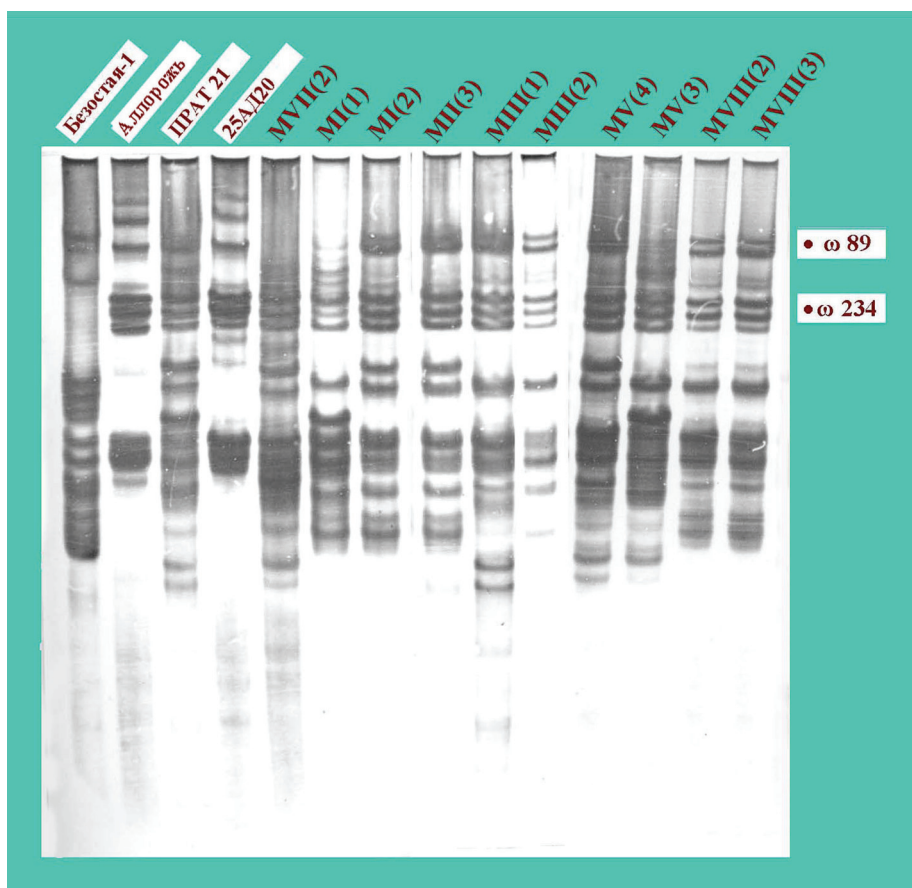


Рис. 6.14. Электрофоретические спектры глиадинов замещенных гексаплоидных тритикале

1D(1A)-замещением в спектре глиадина наблюдались лишь следы присутствия этих компонентов. Таким образом, прослеживалась тенденция усиления функциональной активности глиадинкодирующего локуса хромосомы 1D по мере увеличения представленности D генома. При этом форма МП(3) с 4 парами хромосом D генома в 1997 г. имела индекс седиментации, одинаковый с материнской октоплоидной формой тритикале 25АД20 (у которой D геном представлен полностью), а в 1996 г. даже превосходила ее по значению признака.

Следует отметить также, что увеличение индекса седиментации у форм с множественными межгеномными замещениями хромосом может быть связано не только с функциональной активностью глиадинкодирующего локуса хромосомы 1D, но и с эффектами присутствия дополнительных хромосом D генома и отсутствия соответствующих гомеологов А и В геномов пшеницы. Согласно литературным данным, генетический фон, т. е. варианты блоков других глиадинкодирующих локусов, а также структурных и регуляторных генов других систем, оказывает существенное влияние на проявление действия исследуемого блока [143]. В связи с этим невозможно объяснить все наблю-

даемые различия в качестве зерна только влиянием аллельного состояния гли-адинкодирующих локусов.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о положительном эффекте интрогрессии хромосом D генома пшеницы в кариотип тритикале на качество зерна культуры. При этом наблюдается явное преимущество по содержанию общего белка и индексу седиментации форм с множественными межгеномными замещениями хромосом, что позволяет сделать вывод о перспективности включения таких форм в селекционный процесс.

В то же время общепризнанным является факт существования отрицательной корреляции между качеством зерна и продуктивностью культуры. Так, интенсивная селекция тритикале на повышение урожайности привела к существенному снижению содержания белка в сравнении с ранее полученными линиями [153]. В связи с этим определенный интерес представляло исследование основных элементов продуктивности у созданных замещенных форм гексаплоидных тритикале, которое было проведено на материале двух лет вегетации.

Анализировались такие признаки, как длина главного колоса, число цветков в главном колосе, число зерен в главном колосе, завязываемость, масса зерна с колоса и с растения, масса 1000 зерен.

В материале 1996 г. **длина главного колоса** у изученных форм варьировала от 9,21 до 10,83 см. Большинство замещенных форм имело более высокое по сравнению с контролем значение показателя, однако эти отличия были достоверны ( $p \leq 0,001$ ) только у двух из них: MVIII(2) и MVIII(3). Несмотря на незначительные различия по длине колоса между формами, в пределах каждой из них признак характеризовался довольно высоким уровнем изменчивости – коэффициент вариации (V) превышал 25%. Наибольшее его значение, отмеченное у формы MIII(1), составило 45,49%.

В отличие от первого признака **число цветков в главном колосе** у большинства замещенных форм характеризовалось незначительной изменчивостью. Лишь у формы MI(1) значение V ощутимо превысило 10%-ный уровень и составило 14,31%. Средние значения признака по формам колебались от 54,0 до 70,7. Наименьшее его значение отмечено у формы MII(3), содержащей четыре межгеномных замещения хромосом. В то же время у второй формы с преобладанием четырех замещений [MI(2)] значение признака было существенно выше – 62,7, но не превышало таковое у контрольных форм. Максимальное число цветков в главном колосе наблюдалось у формы MVIII(2) с двумя межгеномными замещениями хромосом.

Что касается таких признаков, как **число зерен в главном колосе**, **завязываемость** (рис. 6.15), **масса зерна с колоса** (рис. 6.16) и **с растения**, то лучшие значения признаков отмечены у контрольной формы MVII(1). У второй незамещенной формы MVII(2) показатели этих признаков были ниже, чем у первой, но в большинстве случаев превышали таковые у замещенных форм. Исключение составили формы MV(3) и MVIII(2), у которых масса зерна с главного колоса и масса зерна с растения характеризовались более высокими значениями, однако выявленные отличия были недостоверны.

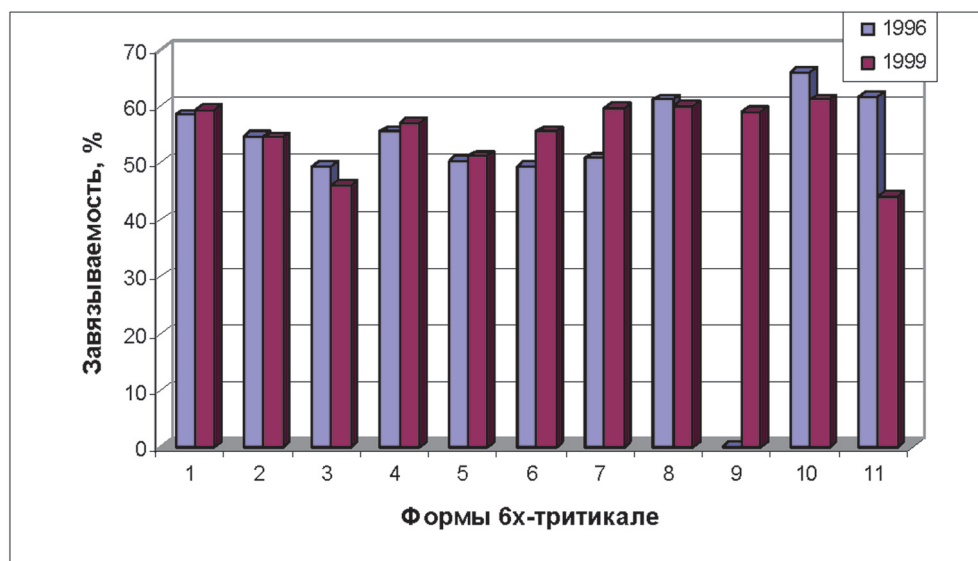


Рис. 6.15. Завязываемость зерен у замещенных гексаплоидных тритикале

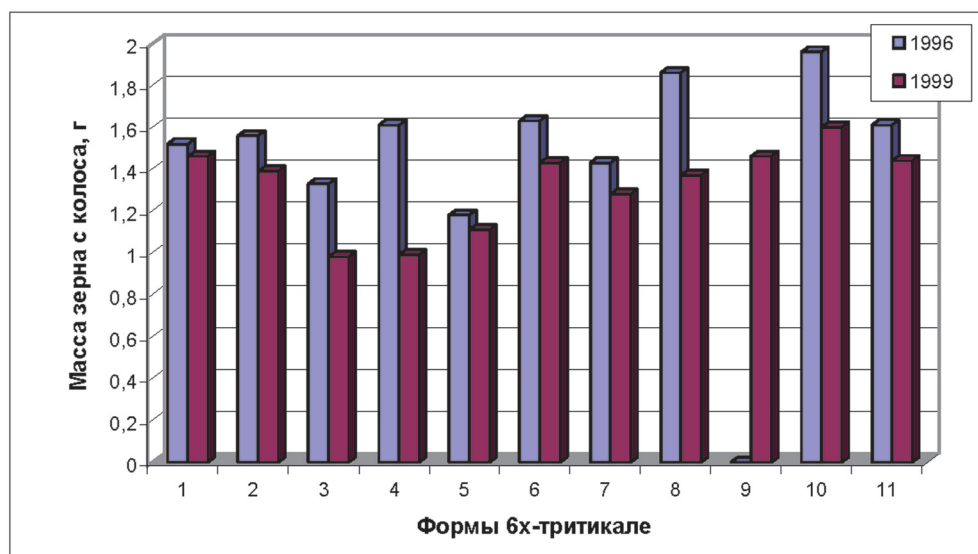


Рис. 6.16. Масса зерен с колоса у замещенных гексаплоидных тритикале

В отношении изменчивости перечисленные признаки значительно различались между собой. Наименьшая амплитуда изменчивости (11,52–21,11%) характерна для количества зерен в главном колосе, в то время как для завязываемости она составила 15,63–49,37%, для массы зерна с колоса – 11,44–39,36%, а для массы зерна с растения – 17,05–50,68%. По трем последним признакам наибольший коэффициент вариации отмечен у контрольной формы MVII(2). Из всех компонентов, определяющих урожай зерна, **масса 1000 зерен** характеризуется наиболее высокой наследуемостью, что свидетельствует об эффективности ранних отборов



Рис. 6.17. Масса 1000 зерен у замещенных гексаплоидных тритикале

по этому признаку. В исследованном нами материале показатель варьировал от 34,56 до 45,39 г. Наименьшее значение выявлено у контрольной формы MVII(2), а наибольшее – у формы MV(3) с одним межгеномным замещением хромосом (рис. 6.17). Близкие к худшему значения признака имели формы MII(1) и MII(2) с двумя-тремя межгеномными замещениями и форма MVIII(3) с двумя межгеномными замещениями. У форм с тремя-четырьмя парами хромосом D генома показатель варьировал от 41,15 до 44,85 г.

В материале 1999 г., отличавшегося крайне неблагоприятными погодными условиями в период вегетации растений, наблюдалось пропорциональное снижение значений всех изученных признаков при сохранении выявленных в предыдущий год испытаний тенденций. Исключение составил признак масса 1000 зерен, фенотипическое проявление которого у ряда форм существенно изменилось. Так, у контрольной формы MVII(2), имевшей в 1996 г. худшее значение показателя, масса 1000 зерен возросла почти до уровня лучшего значения. У формы MV(3) с выявленным ранее лучшим значением, напротив, произошло снижение показателя до уровня средних значений. Наиболее стабильной оказалась форма MI(1), у которой значение признака, при существенном его увеличении, осталось практически на том же уровне и которая к тому же вследствие снижения в материале 1999 г. абсолютных величин показателей вышла по массе 1000 зерен на первое место.

Таким образом, замещенные формы гексаплоидных тритикале по большинству признаков продуктивности уступают незамещенным. Тем не менее существенная изменчивость этих признаков в пределах форм свидетельствует о возможности их улучшения путем отбора. Определенный оптимизм в этом плане внушает тот факт, что с момента первого анализа элементов продуктивности, проведенного в ранних поколениях гибридов [154], произошло существенное



улучшение всех показателей. Следует обратить также внимание на то, что основным предназначением созданных форм является их использование в качестве “bridging” культуры для передачи хромосом D генома пшеницы в существующие сорта тритикале, поэтому задача повышения продуктивности не столь актуальна, как в случае непосредственного создания на их основе новых сортов.

Полученные в ходе проведенных исследований данные свидетельствуют о перспективности синтеза форм тритикале с рекомбинантным геномом пшеницы, что позволит при соответствующем подборе исходного материала вести селекцию на одновременное улучшение нескольких хозяйственно полезных признаков, контролируемых хромосомами D генома пшеницы, при сохранении полной экспрессии генома ржи.

Исследования по расширению генетической изменчивости тритикале с использованием методов хромосомной инженерии в ИГЦ НАН Беларуси проводились также в лаборатории гетерозиса и генетики количественных признаков под руководством академика НАН Беларуси Л. В. Хотылевой и д. б. н. Л. Н. Каминской [155–159]. Источником новых генов в данном случае служили дикорастущие виды родственного пшенице рода *Aegilops*. Для переноса чужеродного генетического материала в геном тритикале в качестве “bridging” культуры были использованы геномно-замещенные формы мягкой пшеницы сорта Аврора, у которых геном D замещен на геномы ряда диплоидных видов *Aegilops*. Использование этого оригинального подхода позволило создать оптимальные условия для обмена генетическим материалом между включенными в гибридизацию формами и повысить жизнеспособность полученных гибридов. На основе проведенного сравнительного анализа гибридного материала и исходных родительских форм по морфологическим и биохимическим маркерам были выделены линии с присутствием генетического материала хромосом *Aegilops*, принадлежащих 1, 2, 6 и 7-й гомеологичным группам. В ходе исследования эффектов такой интрогрессии на проявление хозяйственно полезных признаков тритикале был отобран ряд перспективных линий с высоким содержанием белка в зерне (до 17,7%). Одна из них по основным показателям продуктивности и устойчивости к алюминию превосходила исходный сорт тритикале Модуль [159].

На решение проблемы обогащения генофонда тритикале с середины 1990-х годов были направлены также работы коллектива лаборатории зерновых культур ИГЦ НАН Беларуси, руководимой д. б. н. И. А. Гордеем. При этом основное внимание было уделено усилению экспрессии генома ржи за счет перевода тритикале на цитоплазму пшеницы [160–163]. Детально результаты исследований в этом направлении освещены во втором томе издания. Здесь же уместно будет упомянуть, что для расширения генетического разнообразия созданных в лаборатории форм секалотритикум (такое название получили тритикале на цитоплазме ржи) применяются методы хромосомной инженерии. В частности, из гибридного потомства, полученного от скрещивания секалотритикум с сортами мягкой пшеницы, выделены линии с различными как в качественном, так и количественном отношении типами D(R)-замещений хромосом. Показано, что замещение одной или двух пар хромосом ржи на соответствующие гомеологи D генома пшеницы

приводит к формированию растений с морфотипом исходных секалотритикум. При замещении же пяти-шести пар хромосом ржи формируются растения с пшеничным морфотипом. Среди интрогрессивных гибридов наиболее продуктивными и устойчивыми к фитозаболеваниям являются формы с одним-двумя межгеномными замещениями хромосом [164].

Подводя итог работам, выполненным сотрудниками ИГЦ НАН Беларуси в области хромосомной инженерии зерновых культур, нельзя не отметить тот факт, что в последние годы наблюдается значительный рост интереса к этим исследованиям со стороны селекционеров. Как следствие этого, многие из работ получили продолжение в рамках проектов, выполняемых совместно с селекционными учреждениями. В частности, ряд созданных в лаборатории цитогенетики растений замещенных форм гексаплоидных тритикале, характеризующихся высоким содержанием белка в зерне и улучшенными качествами клейковины, был передан в Институт земледелия и селекции НАН Беларуси (ныне РУП «НПЦ НАН Беларуси по земледелию») для включения в селекционный процесс. Использование этих форм в скрещиваниях с перспективными сортами тритикале показало, что данный подход позволяет с высоким уровнем эффективности (80%) осуществлять интрогрессию в кариотип существующих сортов хромосом D генома пшеницы с целью улучшения технологических качеств зерна.

Большой интерес для селекционеров с точки зрения повышения адаптивного потенциала культуры представляют формы секалотритикум, испытание которых также проводится в селекционных питомниках названного выше института.

Дальнейшее расширение сотрудничества цитогенетиков и селекционеров республики, являясь необходимым условием успешного внедрения достижений хромосомной инженерии в практику, позволит значительно ускорить процесс обогащения генофонда зерновых культур и тем самым создаст предпосылки для устойчивого прогресса в их селекции.

## Литература

1. Sears E. R. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat // In: Genetics in Plant Breeding. Brookhaven Symp. Biol. – 1956. – Vol. 9. – P. 1–22.
2. Sybenga J. Forty years of cytogenetics in plant breeding: a personal view // In: T. Lelley (ed). Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement. – Wien: WUV-Univ.-Verl., 1998. – P. 22–32.
3. Sears E. R. Chromosome engineering in wheat // Stadler Genet. Symp. Missouri, Columbia. – 1972. – Vol. 4. – P. 23–38.
4. Пшеница и ее улучшение. – М., 1970. – 519 с.
5. Jiang J., Friebe B., Gill B. S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // Euphytica. – 1994. – Vol. 73, N 1. – P. 199–212.
6. Perrino P. Collection and use of genetic resources of *Triticum* / Evolution und Taxonomie von pflanzen genetischen Ressourcen. Festschrift für Peter Hanelt, Gatersleben, Germany, 5–6 Dezember, 1995. – S. 179–202.
7. Ceoloni C., Forte P., Claffi M., Nenno M., Bitti A., D'Egidio M. G. Chromosomally engineered durum wheat: The potential of alien gene introgressions affecting disease resistance and quality // Proc. Seminar on durum wheat improvement in the mediterranean region: new challenges, Spain, Zaragoza, 12–14 April, 2000. – P. 363–371.

8. Arzani A., Khaligni M.-R., Shiran B., Kharazian N. Evaluation of diversity in wild relatives of wheat // Proc. 5<sup>th</sup> Int. Triticeae Symp., Prague, Czech Republic, June 6–10, 2005. In: Czech. J. Genet. Plant Breed. – 2005. – Vol. 41 (Special Issue). – P. 112–117.
9. Barker N. P., Linder H. P., Harley E. Phylogeny of Poaceae based on rbcL sequences // Syst. Bot. – 1995. – Vol. 20, N 4. – P. 423–435.
10. Clark L. G., Zhang W., Wendel J. F. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on ndhF sequence data // Syst. Bot. – 1995. – Vol. 20, N 5. – P. 436–460.
11. Soreng R. J., Davis J. I. Phylogenetics and character evolution in grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets // Bot. Rev. – 1998. – Vol. 64, N 1. – P. 1–85.
12. Hsiao C., Jacobs S. L., Chatterton N. J., Assay K. H. A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS) // Aust. Syst. Bot. – 1999. – Vol. 11, N 6. – P. 667–688.
13. Mathews S., Tsai R. C., Kellogg E. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): evidence from the nuclear gene phytochrome B // Am. J. Bot. – 2000. – Vol. 87, N 1–2. – P. 96–107.
14. Wilson A. S. On wheat and rye hybrids // Trans. Proc. Bot. Soc. – 1876. – Vol. 12, N 3. – P. 286–288.
15. Rimpau W. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen // Landwirtsch Jahrb. – 1891. – Vol. 20, N 4. – P. 335–371.
16. Farrer W. Some notes on the wheat «Bobs»: its peculiarities, economic value and origin // Agric. Gaz. N. S. W. – 1904. – Vol. 15. – P. 849–854.
17. Shepherd K. W., Islam A. K. M. R. Wheat: barley hybrids – the first eighty years // L. T. Evans, W. J. Peacock (eds.) Wheat Science – Today and Tomorrow. – Cambridge, UK, Cambridge University Press., 1981. – P. 107–128.
18. Sears E. R. The cytology and genetics of the wheats and their relatives // Adv. Genetics. – 1948. – Vol. 2, N 3. – P. 239–270.
19. Kihara H. Consideration on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyzer-method // Cytologia. – 1954. – Vol. 19, N 4. – P. 336–357.
20. Kihara H. Genome-Analysis in *Triticum* and *Aegilops*. Concluding review // Cytologia. – 1951. – Vol. 16, N 1. – P. 101–123.
21. Kihara H., Yamashita H., Tanaka M. Genomes of 6x species of *Aegilops* // Wheat Inform. Service. – 1959. – N 8. – P. 3–5.
22. Kihara H., Nishiyama I. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. I. Genom-affinitäten tri-, tetra- und pentaploider Weizenbastarde // Cytologia. – 1930. – Vol. 1, N 3. – P. 270–284.
23. Kimber G. Technique selection for the introduction of alien variation in wheat // Z. Pflanzenzuchtg. – 1984. – Vol. 92, N 1. – P. 15–21.
24. Kimber G., Hulse M. M. The analysis of chromosome pairing in hybrids and the evolution of wheat // Proc. 5<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp., New Delhi, 1978. – P. 63–72.
25. Kimber G., Alonso L. C., Sallee P. J. The analysis of meiosis in hybrids. I. Aneuploid hybrids // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 2. – P. 209–219.
26. Alonso L. C., Kimber G. The analysis of meiosis in hybrids. II. Triploid hybrids // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 2. – P. 221–234.
27. Kimber G., Alonso L. C. The analysis of meiosis in hybrids. III. Tetraploid hybrids // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 2. – P. 235–254.
28. Espinasse A., Kimber G. The analysis of meiosis in hybrids. IV. Pentaploid hybrids // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 4. – P. 623–638.
29. Kimber G., Abu-Bakar M. The genomic relationships of *Triticum dicbasians* and *T. umbellulatum* // Z. Pflanzenzuchtg. – 1981. – Vol. 87, N 3. – P. 265–273.
30. Mujeeb-Kazi A., Roldan S., Suh D. Y., Sitch L. A., Farooq S. Production and cytogenetic analysis of hybrids between *Triticum aestivum* and some caespitose *Agropyron* species // Genome. – 1987. – Vol. 29, N 4. – P. 537–553.
31. Mujeeb-Kazi A., Roldan S., Suh D. Y., Sitch L. A., Ter-Kuile N., Farooq S. Production and cytogenetics of *Triticum aestivum* L. hybrids with some rhizomatous *Agropyron* species // Theor. Appl. Genet. – 1989. – Vol. 77, N 1. – P. 162–168.

32. Zeven A. C. Crossability percentages of some 1400 bread wheat varieties and lines with rye // *Euphytica*. – 1987. – Vol. 36, N 3. – P. 299–319.
33. Faroog S., Shah T. M., Iqbal N. Variation in crossability among intergeneric hybrids of wheat and salt tolerant accessions of three *Aegilops* species // *Cereal Res. Commun.* – 1990. – Vol. 18, N 3–4. – P. 335–338.
34. Luo M. C., Yen C., Yang J. L. Crossability percentages of bread wheat landraces from Sichuan Province, China with rye // *Euphytica*. – 1992. – Vol. 61, N 1. – P. 1–7.
35. Riley R., Chapman V. Inheritance in wheat of crossability with rye // *Genet. Res.* – 1967. – Vol. 9, N 3. – P. 259–267.
36. Snape J. W., Chapman V., Moss J., Blanchard C. E., Miller T. E. The crossabilities of wheat varieties with *Hordeum bulbosum* // *Heredity*. – Vol. 42, N 2. – P. 291–298.
37. Falk D. E., Kasha K. J. Genetic studies of the crossability of hexaploid wheat with rye and *Hordeum bulbosum* // *Theor. Appl. Genet.* – 1983. – Vol. 64, N 2. – P. 303–307.
38. Gill B. S., Raupp W. J. Direct genetic transfers from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat // *Crop. Sci.* – 1987. – Vol. 27, N 4. – P. 445–450.
39. Sharma H. C., Gill B. S. Current status of wide hybridization in wheat // *Euphytica*. – 1983. – Vol. 32, N 1. – P. 17–31.
40. Kalsikes P. J. Methods for triticale production // *Z. Pflanzenzuchtg.* – 1974. – Vol. 71, N 2. – P. 264–286.
41. O'Mara J. G. Cytogenetic studies on *Triticale*. I. A method for determining the effects of individual *Secale* chromosomes on *Triticum* // *Genetics*. – 1940. – Vol. 25, N 3. – P. 410–418.
42. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. – М., 1971. – С. 246–258.
43. Islam A. K. M. R., Shepherd K. W., Sparrow D. H. B. Production and characterization of wheat-barley addition lines // *Proc. 5<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp.* – New Delhi, 1978. – P. 365–371.
44. Endo T. R. Gametocidal chromosomes and their induction of chromosome mutation in wheat // *Jpn. J. Genet.* – 1990. – Vol. 65, N 2. – P. 135–152.
45. Tsujimoto H. Gametocidal genes in wheat and its relatives. IV. Functional relationships between six gametocidal genes // *Genome*. – 1995. – Vol. 38, N 2. – P. 283–289.
46. Friebe B. R., Tuleen N. A., Gill B. S. Development and identification of a complete set of *Triticum aestivum* – *Aegilops geniculata* chromosome addition lines // *Genome*. – 1999. – Vol. 42, N 3. – P. 374–380.
47. Jiang J. P., Chen P., Friebe B., Raupp W. J., Gill B. S. Alloplasmic wheat *Elymus ciliaris* chromosome addition lines // *Genome*. – 1993. – Vol. 36, N 5. – P. 614–620.
48. Shepherd K. W., Islam A. K. M. R. Fourth compendium of wheat-alien chromosome lines // *Proc. 7<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp.*, Cambridge, England. – 1988. – P. 1373–1395.
49. Friebe B., Qi L. L., Nasuda S., Zhang P., Tuleen N. A., Gill B. S. Development of a complete set of *Triticum aestivum* – *Aegilops speltoides* chromosome addition lines // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – Vol. 101, N 1–2. – P. 51–58.
50. Zhuang L. F., Qi Z. J., Ying J., Chen P. D., Liu D. J. Development and identification of a set of *Triticum aestivum* – *Thinopyrum bessarabicum* disomic alien addition lines // *Yi Chuan Xue Bao*. – 2003. – Vol. 30, N 10. – P. 919–925.
51. Johnson R. The substitution of a chromosome from *Agropyron elongatum* for wheat chromosomes of hexaploid wheat // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1966. – Vol. 8, N 3 – P. 279–292.
52. Sears E. R. Relationships of chromosomes 2A, 2B and 2D with their rye homoeologue // *Proc. 3<sup>rd</sup> Int. Wheat Genet. Symp.*, Canberra, Australia. – 1968. – P. 53–61.
53. Dvorak J. Homoeology between *Agropyron elongatum* chromosomes and *Triticum aestivum* chromosomes // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1980. – Vol. 22, N 2. – P. 237–259.
54. Islam A. K. M. R., Shepherd K. W. Substitution ability of individual barley chromosomes for wheat chromosomes. 1. Substitutions involving barley chromosomes 1, 3 and 6 // *Plant Breed.* – 1992. – Vol. 109, N 1. – P. 141–150.
55. Sharp P. J., Chao S., Desai S., Gale M. D. The isolation, characterization and application in the Triticeae of a set of wheat RFLP probes identifying each homoeologous chromosome arm // *Theor. Appl. Genet.* – 1989. – Vol. 78, N 2. – P. 342–348.
56. Zhang X., Li Z., Chen S. Production and identification of three 4Ag(4D) substitution lines of *Triticum aestivum* – *Agropyron*: relative transmission rate of alien chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* – 1992. – Vol. 83, N 5. – P. 707–714.

57. Щапова А. И., Кравцова Л. А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. – Новосибирск, 1990. – 164 с.
58. *Lapitan N. L. V., Sears R. G., Gill B. S.* Translocation and other karyotypic structural changes in wheat × rye hybrids regenerated from tissue culture // *Theor. Appl. Genet.* – 1984. – Vol. 68, N 3. – P. 547–554.
59. *Endo T. R.* Chromosome mutation induced by gametocidal chromosomes in common wheat // *Proc. 7<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp., Cambridge, England.* – 1988. – P. 259–265.
60. *Shi F., Endo T. R.* Genetic induction of chromosomal rearrangements in barley chromosome 7H added to common wheat // *Chromosoma.* – 2000. – Vol. 109, N 2. – P. 358–363.
61. *Masoudi-Nejad A., Nasuda S., McIntosh R. A., Endo T. R.* Transfer of rye chromosome segments to wheat by a gametocidal system // *Chromosome Research.* – 2002. – N 2. – P. 349–357.
62. *Wang X. P., Chu J. H., Zhang X. Q.* Efficient production of wheat alien translocation lines and characterization by molecular cytogenetics // *Yi Chuan Xue Bao.* – 2003. – Vol. 30, N 7. – P. 619–624.
63. *Friebe B., Zeller F. J., Mucai Y., Forster B. P., Bartos P., McIntosh R. A.* Characterization of rust-resistant wheat – *Agropyron intermedium* derivatives by C-banding, *in situ* hybridization and isozyme analysis // *Theor. Appl. Genet.* – 1992. – Vol. 83, N 5. – P. 775–782.
64. *Friebe B., Jiang J., Gill B. S., Dyck P. L.* Radiation induced nonhomoeologous wheat – *Agropyron intermedium* chromosomal translocations conferring resistance to leaf rust // *Theor. Appl. Genet.* – 1993. – Vol. 86, N 1. – P. 141–149.
65. *Knott D. R.* Transferring alien genes to wheat // In: E. G. Heyne (Ed). *Wheat and Wheat Improvement* (second edition). – 1987. – P. 462–471.
66. *Zeller F. J., Hsam S. L. K.* Broadening the genetic variability of cultivated wheat by utilizing rye chromatin // *Proc. 6<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan.* – 1983. – P. 161–173.
67. *Heun M., Friebe B., Bushuk W.* Chromosomal location of the powdery mildew resistance gene of Amigo wheat // *Phytopatology.* – 1990. – Vol. 80, N 9. – P. 1129–1133.
68. *Riley R.* The diploidization of polyploidy wheat // *Heredity.* – 1960. – Vol. 15, N 3. – P. 407–429.
69. *Sears E. R.* Genetic control of chromosome pairing in wheat // *Annu. Rev. Genet.* – 1976. – Vol. 10, N 1. – P. 31–51.
70. *Ceoloni C., Vitellozzi F., Forte P., Basili F., Biagetti M., Bitti A., Delre V.* Wheat chromosome engineering in the light of advanced genetic and cytogenetic marker-mediated approaches // In: T. Lelley (ed). *Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement.* – Wien: WUV-Univ.-Verl., 1998. – P. 43–53.
71. *Sears E. R.* Transfer of alien genetic material to wheat // In: L. T. Evans, W. J. Peacock (eds.) *Wheat Science – Today and Tomorrow.* – Cambridge Univ. Press., 1981. – P. 75–89.
72. *Sears E. R.* The transfer to wheat of interstitial segments of alien chromosomes // *Proc. 6<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan.* – 1983. – P. 5–12.
73. *Sanchez-Moran E., Benavente E., Orellana J.* Analysis of karyotypic stability of homoeologous-pairing (*ph*) mutants in allopolyploid wheats // *Chromosoma.* – 2001. – Vol. 110, N 5. – P. 371–377.
74. *Li H., Chen Q., Conner R. L., Guo B., Zhang Y., Graf R. J., Laroche A., Jia X., Liu G., Chu C.* Molecular characterization of a wheat-Thinopyrum ponticum partial amphiploid and its derivatives for resistance to leaf rust // *Genome.* – 2003. – Vol. 46, N 5. – P. 906–913.
75. *Li H., Conner R. L., Chen Q., Li H., Laroche A., Graf R. J., Kuzyk A. D.* The transfer and characterization of resistance to common root rot from Thinopyrum ponticum to wheat // *Genome.* – 2004. – Vol. 47, N 1. – P. 215–223.
76. *Jauhar P. P., Dogramaci M., Peterson T. S.* Synthesis and cytological characterization of trigeneric hybrids of durum wheat with and without Ph1 // *Genome.* – 2004. – Vol. 47, N 6. – P. 1173–1181.
77. *Chen Q.* Detection of alien chromatin introgression from Thinopyrum into wheat using S genomic DNA as a probe – a landmark approach for Thinopyrum genome research // *Cytogenet. Genome Res.* – 2005. – Vol. 109, N 1–3. – P. 350–359.
78. *Jiang S. M., Hu J., Yin W. B., Chen Y. H., Wang R. R., Hu Z. M.* Cloning of resistance gene analogs located on the alien chromosome in an addition line of wheat – Thinopyrum intermedium // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – Vol. 111, N 5. – P. 923–931.
79. *Minelli S., Ceccarelli M., Mariani M., De Pace C., Cionini P. G.* Cytogenetics of Triticum x Dasypyrum hybrids and derived lines // *Cytogenet. Genome Res.* – 2005. – Vol. 109, N 1–3. – P. 385–392.
80. *Wang J., Xiang F., Xia G.* Agropyron elongatum chromatin localization on the wheat chromosomes in an introgression line // *Planta.* – 2005. – Vol. 221, N 2. – P. 277–286.



81. Fedak G., Han F. Characterization of derivatives from wheat – *Thinopyrum* wide crosses // Cytogenet. Genome Res. – 2005. – Vol. 109, N 1–3. – P. 360–367.
82. Lukaszewski A. Experimental designs in induced homoeologous recombination in wheat // In: T. Lelley (ed). Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement. – Wien: WUV-Univ.-Verl., 1998. – P. 54–62.
83. Proc. 5<sup>th</sup> Int. Triticeae Symp., Prague, Czech Republic, June 6–10, 2005 // Czech. J. Genet. Plant Breed. – 2005. – Vol. 41 (Special Issue).
84. Жученко А. А. Роль генетической инженерии в адаптивной системе селекции растений (мифы и реалии) // Кафедра генетики МСХА, лекции [электронный ресурс]. – 2002. – Режим доступа: [http://www.genetics.timacad.ru/works/paper2\(Zh\).htm](http://www.genetics.timacad.ru/works/paper2(Zh).htm). – Дата доступа: 28.04.2004.
85. Бормотов В. Е., Дубовец Н. И., Щербакова А. М., Бадаев Н. С. Тетраплоидные тритикале (создание, цитогенетическое изучение и использование в селекции). – Минск, 1990. – 136 с.
86. Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. – М., 1980. – С. 197–198.
87. Merker A. Chromosome composition of hexaploid triticales // Hereditas. – 1975. – Vol. 80, N 1. – P. 41–52.
88. Lukaszewski A. J. The development of aneuploid series in hexaploid triticales // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Triticales Symp., Passo Fundo, October 1–5, 1990. – Brasil, 1991. – P. 397–400.
89. Bernard M., Bernard S. Methods of gene transfer from bread wheat and rye to hexaploid triticales // Z. Pflanzenzuchtg. – 1977. – Bd. 79, N 1. – S. 96–104.
90. Lukaszewski A. J., Apolinarska B. The chromosome constitution of hexaploid winter triticales // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 2. – P. 281–285.
91. Seal A. G., Bennett M. D. The rye genome in winter hexaploid triticales // Can. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 4. – P. 647–653.
92. Krolow K. D. 4x-Triticales, production and use in triticales breeding // Proc. 4<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp. – Columbia, 1973. – P. 237–244.
93. Lukaszewski A. J., Apolinarska B., Gustafson J. P. Introduction of the D-genome chromosomes from bread wheat into hexaploid triticales with a complete rye genome // Genome. – 1987. – Vol. 29, N 3. – P. 425–430.
94. Цухия Т. Цитологическая стабильность тритикале // Тритикале – первая зерновая культура, созданная человеком. – М., 1978. – С. 80–105.
95. Ригин Б. В., Орлова И. Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. – М., 1977. – С. 120.
96. Lukaszewski A. J., Apolinarska B., Gustafson J. P., Krolow K. D. Chromosome pairing and aneuploidy in tetraploid triticales. I. Stabilized karyotypes // Genome. – 1987. – Vol. 29, N 4. – P. 554–561.
97. Hochmann U. Cytology and fertility of primary and secondary tetraploid triticales and advanced populations // Genetics and Breeding of Triticales: Proc. EUCARPIA meeting on triticales. – Paris: INRA, 1985. – P. 267–275.
98. Дубовец Н. И., Дымкова Г. В., Соловей Л. А., Штык Т. И., Бормотов В. Е. Реконструкция кариотипа гексаплоидных тритикале путем межгеномных замещений хромосом // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 10. – С. 1394–1399.
99. Thomas J. B., Kaltsikes P. J. The genomic origin of the unpaired chromosomes in triticales // Can. J. Genet. Cytol. – 1976. – Vol. 18, N 5. – P. 687–700.
100. Lelley T. Identification of univalents and rod bivalents in triticales with Giemsa // Z. Pflanzenzuchtg. – 1975. – Vol. 75, N 2. – P. 252–256.
101. Schlegel R. Investigation on chromosomal pairing behaviour of hexaploid and octoploid triticales by Giemsa technique // Arch. Zuchtungsforsch. – 1978. – Vol. 8, N 1. – P. 1–11.
102. Schlegel R. Pairing behaviour of chromosomes in wheat-rye addition lines // Genetics. – 1978. – Vol. 24, N 10. – P. 1365–1375.
103. Jung C., Lelley T. Cytological and morphological expression of interaction between wheat and rye genomes in triticales // In: M. Bernard, S. Bernard (eds.). Genetics and Breeding of Triticales. Proc. 3<sup>rd</sup> Eucarpia Meeting on Triticales. – Clermond-Ferrand, France. – P. 145–152.
104. Jung C., Lelley T., Robbelen G. Genetic interactions between wheat and rye genomes in triticales 1. Cytological results // Theor. Appl. Genet. – 1985. – Vol. 70, N 3. – P. 422–426.
105. Orellana J., Cermeno M. C., Lacadena J. R. Meiotic pairing in wheat-rye addition and substitution lines // Can. J. Genet. Cytol. – 1984. – Vol. 26, N 1. – P. 25–33.



106. Щанова А. И., Кравцова Л. А., Потапова Т. А., Силкова О. Г. Роль хромосом ржи в генетическом контроле эквационного деления унивалентов у пшенично-ржаных ди-моносомиков // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 8. – С. 1168–1170.
107. Vega J. M., Feldman M. Effect of the pairing gene *Ph1* on centromere misdivision in common wheat // Genetics. – 1998. – Vol. 148, N 4. – P. 1285–1294.
108. Lukaszewski A. J., Gustafson J. P. Translocations and modifications of chromosomes in *Triticale* x *Wheat* hybrids // Theor. Appl. Genet. – 1983. – Vol. 64, N 2. – P. 239–248.
109. Бадаева Е. Д., Будашкина Е. Б., Бадаев Н. С., Калинина Н. П., Шкутина Ф. М. Особенности замещений хромосом в гибридах *Triticum aestivum* x *T. timopheevii* // Докл. Акад. наук СССР. – 1990. – Т. 311, № 6. – С. 1472–1476.
110. Badaeva E. D., Budashkina E. B., Badaev N. S., Kalinina N. P., Shkutina F. M. General features of chromosome substitutions in *Triticum aestivum* x *T. timopheevii* hybrids // Theor. Appl. Genet. – 1991. – Vol. 82, N 2. – P. 227–232.
111. Lukaszewski A. J., Gustafson J. P., Apolinariska B. Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of triticale x wheat F<sub>1</sub> hybrids // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol. 63, N 1. – P. 49–55.
112. Rogalska S. Chromosome constitution of plants of selected lines of secondary hexaploid triticale // Hodowla Rosl. Aklim. Nasienn. – 1978. – Vol. 24, N 4. – P. 357–364.
113. Pilch J. Rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted CIMMYT hexaploid triticales // Z. Pflanzenzuchtg. – 1981. – Vol. 87, N 1. – P. 56–68.
114. Pilch J. Analysis of the rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted hexaploid triticales // Theor. Appl. Genet. – 1981. – Vol. 60, N 1. – P. 145–149.
115. Seal A. C-banded chromosomes in wheat and triticales // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol. 63, N 1. – P. 39–47.
116. Sandha G. S., Grewal K. D., Satija C. K. Study of R-D chromosome substitutions and their effect in triticale // Crop Improv. – 1984. – Vol. 11, N 1. – P. 119–122.
117. Gustafson J. P., Bennett M. D. Preferential selection for wheat-rye substitution in 42-chromosomes triticale // Crop Sci. – 1976. – Vol. 16, N 5. – P. 668–693.
118. Lukaszewski A. J., Apolinariska B., Gustafson J. P., Krolow K. D. Chromosome constitution of tetraploid triticale // Z. Pflanzenzuchtg. – 1984. – Bd. 93, N 3. – S. 222–236.
119. Flavell R. B., Smith D. B. The role of homoeologous group I chromosomes in the control of rRNA genes in wheat // Biochem. Genet. – 1974. – Vol. 12, N 2. – P. 271–279.
120. Flavell R. B., O'Dell M. The genetic control of nucleolus formation in wheat // Chromosoma. – 1979. – Vol. 71, N 1. – P. 135–152.
121. Dvorak J., Appels R. Chromosomal and nucleotide sequence differentiation in genomes of polyploidy *Triticum* species // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol. 63, N 2. – P. 349–360.
122. Rayburn R. L., Gill B. S. Molecular evidence for the origin and evolution of chromosome 4A in polyploidy wheats // Can. J. Genet. Cytol. – 1985. – Vol. 27, N 2. – P. 246–250.
123. Maestra B., Naranjo T. Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* and *T. aestivum* // Theor. Appl. Genet. – 1999. – Vol. 98, N 5. – P. 744–750.
124. Vasu K., Aghaee-Sarbarsel M. S., Dhaliwal H. S. Microsatellite markers reveal chimeric origin of redesignated chromosome 4A of wheat from *Triticum urartu* and other species // Genome. – 2001. – Vol. 44, N 4. – P. 628–632.
125. Merker A. The rye genome in wheat breeding // Genome. – 1984. – Vol. 100. – P. 183–191.
126. May C., Appels R. The inheritance of rye chromosomes in early generations of triticale x wheat hybrids // Can. J. Genet. Cytol. – 1982. – Vol. 24, N 2. – P. 285–291.
127. Shchapova A. I., Kravtsova L. A. The production of wheat-rye substitution lines by using the Giemsa staining technique // Cereal Res. Commun. – 1982. – Vol. 10, N 1. – P. 33–39.
128. Щанова А. И. Закономерности межгеномного замещения хромосом пшенично-ржаных гибридов // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.15. – Новосибирск, 1985. – 32 с.
129. Maestra B., Jong H., Shepherd K., Naranjo T. Chromosome arrangement and behaviour of two rye homologous telosomes at the onset of meiosis in disomic wheat-5RL addition lines with and without the *Ph1* locus // Chromosome Research. – 2002. – Vol. 10, N 5. – P. 665–667.

130. Thomas J. B., Kaltsikes P. J. The genomic origin of the unpaired chromosomes in triticale // Can. J. Genet. Cytol. – 1976. – Vol. 18, N 4. – P. 687–700.
131. Merker A. The cytogenetic effect of heterochromatin in hexaploid triticale // Hereditas. – 1976. – Vol. 83, N 2. – P. 215–222.
132. Schlegel R., Huelgenhof E. Heterochromatin alterations in chromosomes of hexaploid triticale and their effect on meiotic pairing behaviour: Proc. 3<sup>rd</sup> Eucarpia Meet. on Triticale. – Clermont-Ferrand, France, 1985. – P. 35–47.
133. Soler C., Garcia P., Jouve N. Meiotic expression of modified chromosome constitution and structure in *xTriticosecale* Wittmack // Hereditas. – 1990. – Vol. 65, N 1. – P. 21–28.
134. Дубовец Н. И., Силкова О. Г., Щапова А. И., Соловей Л. А., Штык Т. И. Особенности трансмиссии унивалентной хромосомы 5R через гаметы ди-моносомика 5D-5R // Вестник ВОГиС. – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 495–498.
135. Dubovets N. I., Dymkova G. V., Solovej L. A., Sytcheva E. A., Shtyk T. I., Bormotov V. E. Comparative cytological and biochemical study of synthetic hexaploid triticale with different number of intergenomic chromosome substitutions // Proc. 4-th Intern. Triticale Symp., Alberta. Canada. – 1998. – Vol. 2. – P. 275 – 278.
136. Dubovets N. I., Dymkova G. V., Solovej L. A., Shtyk T. I., Bormotov V. E. A study on spring hexaploid triticales with mixed wheat component of karyotype // Proc. 5<sup>th</sup> International Triticale Symposium, Poland. – 2002. – Vol. 2. – P. 33–40.
137. Hohmann U., Zoller J., Robbelen G., Herrmann R. G., Kazman M. E. Characterization of recombinant hexaploid triticale with improved baking quality // Proc. 4-th Intern. Triticale Symp., Alberta, Canada, July 26–31, 1998. – Vol. 2. – P. 208 – 217.
138. Голубовская И. Н. Генетический контроль мейоза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.15 / Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР. – Новосибирск, 1983. – 32 с.
139. Ji L-H., Langridge P. An early meiosis cDNK clone from wheat // Mol. Gen Genet. – 1994. – Vol. 243, N 1. – P. 17–23.
140. Martinez M., Cunado N., Cancelen N., Romero C. The *Ph1* and *Ph2* loci play different roles in the synaptic behaviour of hexaploid wheat *Triticum aestivum* // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 103, N 1-2. – P. 398–405.
141. Williams P. C. Reasons underlying variation in the protein content of Australian wheat // Cereal Sci. Today. – 1966. – Vol. 8, N 2. – P. 332–338.
142. Hopkins J. W. Protein content of Western Canadian hard red spring wheat in reaction to some environmental factors // Agric. Meteorol. – 1968. – Vol. 5, N 4. – P. 411–431.
143. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. – М., 1985. – 272 с.
144. Payne P. I., Holt L. M., Jackson E. A., Law C. N. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding // Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B. – 1984. – Vol. 304. – P. 359 – 371.
145. Payne P. I., Corfield K. G., Holt L. M., Blackman J. A. Correlation between the inheritance of certain high-molecular weight subunits of glutenin and bread-making quality in progenies of six crosses of bread wheat // J. Sci. Food Agric. – 1981. – Vol. 32, N 1. – P. 51–60.
146. Payne P. I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on breadmaking quality // Ann. Rev. Plant Phys. – 1987. – Vol. 38, N 2. – P. 141–153.
147. Hohmann U., Kazman M. E. Molecular, cytogenetical and biochemical characterisation of synthetic hexaploid Triticale involving chromosome 1D // In: T. Lelley (ed). Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement. – Wien: WUV-Univ.-Verl., 1998. – P. 364–370.
148. Lafferty J., Lelley T. Substitution of chromosome 1D into hexaploid Triticale to improve bread-making quality // In: T. Lelley (ed). Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement. – Wien: WUV-Univ.-Verl., 1998. – P. 376–380.
149. Lukaszewski A. J. Improvement of breadmaking quality of triticale through chromosome translocations // Proc. 4-th Intern. Triticale Symp., Alberta, Canada, July 26–31, 1998. – Vol. 2. – P. 102–110.
150. Конярев В. Г. Белки растений как генетические маркеры. – М., 1983. – 320 с.

151. Метакровский Е. В., Коваль С. Ф., Новосельская А. Ю., Созинов А. А. Изучение адаптивной и селекционной ценности аллелей глиадинкодирующего локуса хромосомы 1D яровой мягкой пшеницы с помощью анализа гибридной популяции и коллекционного набора сортов // Генетика. – 1986. – Е. 23, № 5. – С. 3–14.

152. Дымкова Г. В., Дубовец Н. И., Соловей Л. А., Штык Т. И. Изучение замещенных форм гексаплоидных тритикале методами электрофореза белков и дифференциального окрашивания хромосом // Весці АНБ, сер. біял. навук. – 1995. – № 4. – С. 57–62.

153. Виллегас Е., Бауер Р. Содержание белка и лизина у улучшенных форм тритикале // Тритикале – первая зерновая культура, созданная человеком. – М., 1978. – С. 162–168.

154. Дымкова Г. В. Реконструкция кариотипа гексаплоидных тритикале путем межгеномных замещений хромосом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 1996. – 19 с.

155. Орловская О. А. Эмбриогенез и регенерация растений из незрелых зародышей гибридов тритикале с включением *Aegilops* // Доклады НАН Беларуси. – 2002. – Т. 46, № 1. – С. 74–77.

156. Орловская О. А. Анализ конъюгации хромосом у гибридов F<sub>1</sub> и F<sub>4</sub> в процессе интрогрессии *Aegilops* L. в геном тритикале // Доклады НАН Беларуси. – 2002. – Т. 46, № 3. – С. 88–91.

157. Орловская О. А., Каминская Л. Н. Оценка ряда хозяйственно-полезных признаков форм тритикале с включением генетического материала эгилопса // Международная научно-практическая конференция «Приоритетные направления в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных растений в XXI веке». – М., 15–18 декабря 2003 г. – С. 414–417.

158. Орловская О. А., Каминская Л. Н., Хотылева Л. В. Создание и анализ гибридов F<sub>1</sub> тритикале, включающих чужеродный материал *Aegilops* // Доклады НАН Беларуси. – 2006. – Т. 50, № 3. – С. 77–81.

159. Орловская О. А. Особенности интрогрессии генетического материала *Aegilops* в геном тритикале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2002. – 20 с.

160. Гордей И. А., Белько Н. Б., Хохлова С. А., Люсигов О. М. Цитогенетический анализ формирования и реконструкции кариотипа секалотритикум // Молекулярная генетика и биотехнология. – Минск, 1998. – С. 161–163.

161. Гордей И. А., Белько Н. Б., Хохлова С. А., Люсигов О. М. Создание секалотритикум: эффекты интрогрессии генома тритикале в цитоплазму ржи // Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации. – М., 1998. – С. 301–302.

162. Белько Н. Б., Гордей И. А., Хохлова С. А., Люсигов О. М. Морфобиологические особенности ржано-тритикальных амфигаплоидов F<sub>1</sub> // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2000. – № 3. – С. 60–63.

163. Люсигов О. М., Белько Н. Б., Щетько И. С., Гордей И. А. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотритикум (RRAABV, 2n = 42): особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F<sub>1</sub> (RRABR, 5x = 35) // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 7. – С. 902–909.

164. Быченко А. П., Хохлова С. А., Гайнудинов А. В., Гордей И. А. Хромосомная реконструкция генома ржано-пшеничных амфидиплоидов: генетические и селекционные аспекты // Молекулярная и прикладная генетика. Научные труды. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2005. – С. 126.

## Глава 7

---

### ГЕНОМЫ ОРГАНЕЛЛ КЛЕТКИ И ИХ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ И СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Возникновение эукариотических клеток, а затем и многоклеточных организмов, способных к дифференцировке тканей: растений, животных и грибов, неотъемлемо связано не только с возникновением сложного эукариотического ядра, но и с возникновением специализированных энергетических органелл клетки – пластид и митохондрий. В отличие от всех других компартментов эукариотической клетки пластиды и митохондрии имеют собственные геномы и белок-синтезирующие системы, которые сложно взаимодействуют между собой и с ядерным геномом клетки. Первоначально возникнув как внутриклеточные симбионты (а возможно, даже и как паразиты), в ходе длительной эволюции они превратились в необходимую часть эукариотической клетки, обеспечивая внутриклеточное дыхание и аккумуляцию энергии клетки у всех трех царств эукариотов и фотосинтез в царстве растений. В ходе эволюции, длившейся около полутора миллиардов лет, значительная часть генома энергетических органелл была редуцирована и передана в ядро клетки. С другой стороны, некоторые ядерные гены переместились из ядра в геном органелл. У растений отмечен также и обмен генами между пластидными и митохондриальными геномами. Эти взаимоперемещения привели к коадаптации ядерного и цитоплазматических геномов и к эффективному функционированию эукариотической клетки [подробнее см. 1, 2].

Несмотря на то что геномы пластид и митохондрий современных растений содержат на три порядка меньше генов, чем геном ядра, их общий вклад и вклад межгеномных взаимодействий в функционирование, приспособленность и продуктивность растений вполне сопоставим с вкладом ядерного генома, поскольку геномы органелл обеспечивают ключевые энергетические функции растений – фотосинтез и дыхание.

Современная селекция растений, используя практически весь потенциал классической генетики, переходит к новым стратегиям, основанным на методах молекулярной биологии и генетики. Прежде всего, это маркерсопутствующая селекция, позволяющая оценивать исходный селекционный материал и значительно ускоряющая селекционный процесс за счет сведения к минимуму числа необходимых комбинаций родительских пар и ускорению отбора искомых генотипов среди гибридных популяций. Постепенно увеличиваются и возможности генной инженерии, позволяющие привнести новые, экономически эффективные гены, минуя барьеры нескрещиваемости не только между близкими видами и родами, но даже между царствами организмов. Нетрудно предсказать, что новая генетика, все чаще именуемая геномикой, не вытесняя методов классической генетики,

а дополняя их, в ближайшие годы будет доминировать в практической селекции, привнося непосредственный и значительный экономический эффект в сельскохозяйственное производство. Несмотря на то что основные надежды новых селекционных стратегий связывают чаще всего с реконструкцией генома ядра, геномы пластид и митохондрий являются мощным, но пока еще слабо или бессознательно используемым источником генетической изменчивости и объектом геномной реконструкции.

Целью данной главы является привлечение внимания практических селекционеров, работающих с различными сельскохозяйственными растениями, к возможностям использования генов клеточных органелл в выработке новых селекционных стратегий, предоставив необходимый минимум информации по данному направлению современной генетики.

### 7.1. Геном пластид высших растений

Пластиды имеют собственную генетическую систему. Впервые ДНК в пластидах была обнаружена еще в 1961 г. Х. Рисом и В. Плаутом при исследовании одноклеточной водоросли хламидомонады методами цитохимии, хотя значение этого факта было понято намного позднее [3]. Позже наличие ДНК было продемонстрировано в амилопластах и хромопластах, а детальные исследования ДНК пластид показали, что все типы пластид имеют одинаковый геном и, следовательно, являются различными стадиями дифференцировки одних и тех же органелл. ДНК в хлоропластах располагается в электронно-прозрачных участках. В развитых хлоропластах высших растений и ряда водорослей имеются несколько таких участков, которые дисперсно расположены в строме между тилакоидами.

Хлоропластный геном растений чаще всего представлен двуцепочечной кольцевой молекулой ДНК (хпДНК), хотя известны и случаи обнаружения молекул линейной структуры. Размер хпДНК колеблется в пределах 120–217 т. п. н. В пластидах присутствует множество копий этой молекулы. Так, у эвглены на пластиду приходится около 30, а на клетку – до 400 копий хлоропластного генома, в то время как в клетках мезофилла высших растений число копий хлоропластной ДНК может достигать 50 000.

Уже ранние работы по молекулярно-генетическому изучению последовательности хпДНК ясно показали, что пластидные и эубактериальные геномы эволюционно родственны [3].

Первыми секвенированными геномами хлоропластов были геномы двудольного высшего растения *Nicotiana tabacum* и низшего растения *Marchantia polymorpha* (1986 г.). Затем были секвенированы геномы пластид ряда видов, относящихся к различным систематическим группам – более 60 видов растений. Среди них высшие растения: подсолнечник, картофель, соя, пшеница, томаты, кукуруза, рис, энотера, шпинат, арабидопсис, сосна черная, папоротник (*Psilotum nudum*), а также нефотосинтезирующий корневой паразит *Epifagus virginiana*. Определены полные нуклеотидные последовательности пластов ряда водорослей: зеленых – *Euglena gracilis* и *Chlorella vulgaris*; бурой – *Porphyra purpurea*; красной диатомовой – *Odontella sinensis* (цит. по [2]).

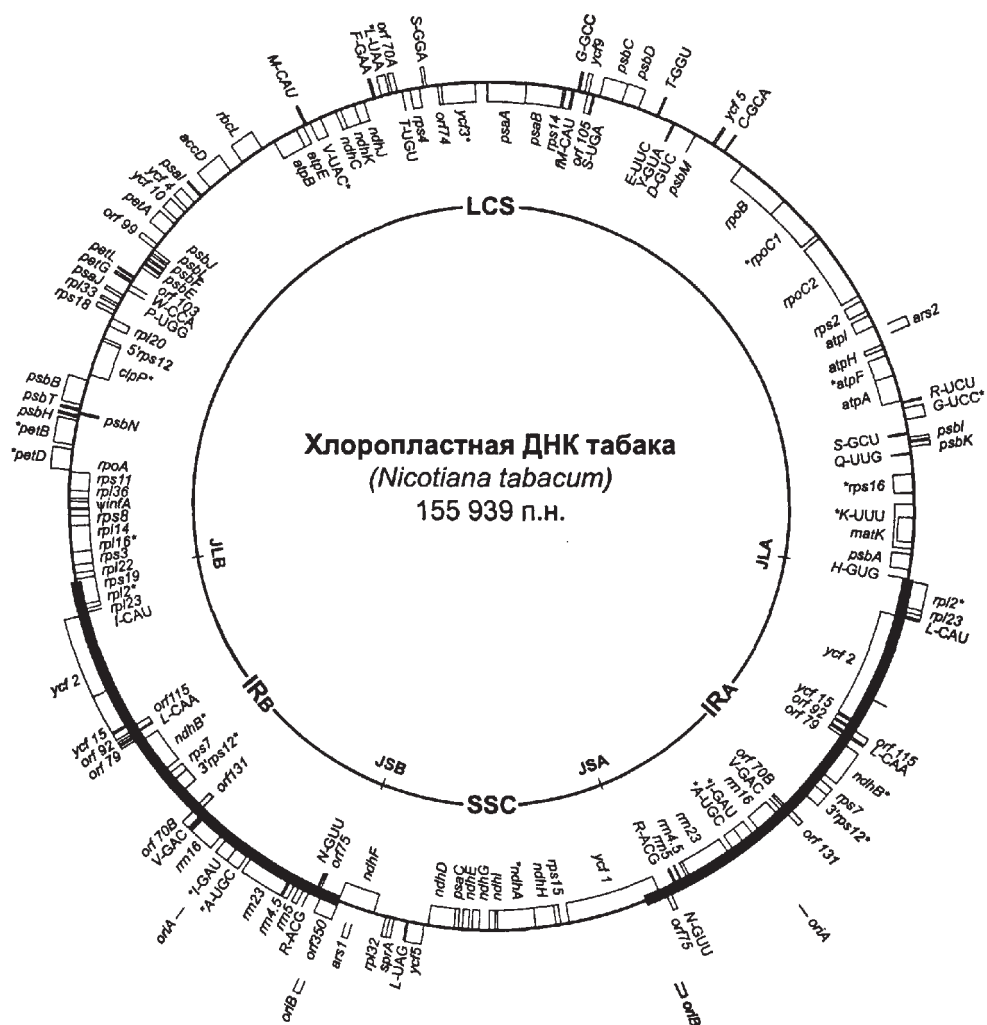


Рис. 7.1. Генетическая карта хлоропластной ДНК табака [4]

Изучение структурной организации хлоропластных геномов наземных растений показало, что для большинства из них можно отметить значительное сходство в устройстве – присутствие двух инвертированных, повторяющихся районов (IR – inverted repeats), которые делят кольцевую ДНК пластид на большой однокопийный (общепринятая аббревиатура LSC – large single copy) и малый однокопийный районы (SSC – small single copy). Примером может служить генетическая карта хпДНК табака (рис. 7.1), типичная для генома пластид.

Наличие инвертированного повтора (ИП) – уникальная особенность хлоропластной ДНК. ИП представляет собой две идентичные, но противоположным образом ориентированные нуклеотидные последовательности, которые нередко называют сегментом инвертированного повтора и обозначают буквами А и В. В хлоропластах высших растений ИП содержит, как правило, гены всех рибосо-



мальных РНК (рРНК) (5'–16S, 23S, 4,5S, 5S–3') и двух транспортных РНК (тРНК) (тРНК<sup>Ала</sup> и тРНК<sup>Иле</sup>) [5].

Инвертированные повторы чрезвычайно сильно различаются по длине: у сосны они крайне редуцированы (495 п. н.), тогда как у всех покрытосеменных – в несколько раз протяженнее малого однокопийного района (12 000–25 000 п. н.). Вариация в размерах растительной хлоропластной ДНК в большей степени обусловлена изменениями в размерах ИП.

Общая структурная организация и генный состав хпДНК высших растений высоко консервативны, хотя в процессе эволюции у некоторых видов произошли потери ИП и определенные вариации в содержании генов. Известны так называемые «горячие точки мутаций» хпДНК – районы кластеров генов тРНК и 3' *rbcL* гена [6]. Данные области генома хлоропластов наиболее сильно отличаются среди таксонов разного ранга. Также высоко изменчивым является спейсерный район (размером в 450 п. н.) покрытосеменных *trnH-psbA*, так называемые «barcodes region», он используется для идентификации большого числа видов [7].

Геном хлоропластов наземных растений содержит около 130 различных генов [8], которые могут быть подразделены на три большие группы.

Первая группа включает последовательности, необходимые для экспрессии генетического аппарата пластид: гены пластидных рРНК, белков пластидных рибосом, транспортных РНК и гены РНК-полимеразы.

В хлоропластном геноме обнаружен также целый ряд генов, связанных с регуляцией экспрессии генома пластид: факторы инициации транскрипции, тРНК-синтазы, субъединицы факторов элонгации и геликазы, участвующей в репликации, и некоторые другие. Всего в этой группе насчитывается около 50 генов.

Вторая группа объединяет около 40 так называемых «фотосинтетических» генов: гены фотосинтетических мембранных комплексов, детерминирующие белковые компоненты фотосистемы I (ФСІ) и фотосистемы ФСІІ; гены цитохромного комплекса b/f и АТФ-синтазы, а также большой субъединицы фермента рибулозодифосфаткарбоксилазы (РДФК) (табл. 7.1). Один из генов фотосистемы ІІ, *psbA*, кодирует белок 32 кД, который связывается с гербицидами и поэтому представляет большую агрономическую ценность. Следует подробнее остановиться на рибулозодифосфаткарбоксилазе (РДФК). Это один из ферментов, принимающих участие в фиксации CO<sub>2</sub> в темновой фазе фотосинтеза. РДФК – основной белок стромы хлоропластов, составляющий по массе большую часть белков хлоропластов. Он состоит из 8 идентичных больших субъединиц (кодируемых хлоропластным геномом – *rbcL* ген) и 8 идентичных малых субъединиц (кодируемых ядром – *rbcS* ген). Взаимодействие двух типов субъединиц РДФК и сборка

Таблица 7.1. Фотосинтетические гены, кодируемые пластидной ДНК

Фотосистема I (ФСІ)	psa A,B,C,I,J
Фотосистема II (ФСІІ)	psb A,B,D,E,F,H,G,H,I,K,L,M,N
Цитохром b <sub>6</sub> /f комплекс	pet A,B,D,G
АТФ-синтаза	atpA,B,E,F,H,I
Рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилаза	rbcL

полноценной молекулы РДФК обеспечивают успешное прохождение заключительного этапа фотосинтеза и определяют продуктивность (прирост биомассы) растения.

В хлоропластах также найдены гены, аналогичные по нуклеотидной последовательности генам NADH-дегидрогеназы митохондрий (11 последовательностей). В последнее время чаще всего их выделяют в самостоятельную третью группу [9].

Кроме того, найдено достаточно большое число открытых рамок считывания (orf), функция которых пока не выяснена.

Несмотря на то что пластидный геном является гораздо более конденсированным геномом, чем ядерные геномы клеток эукариот, некодирующие участки (интроны, межгенные спейсерные последовательности) все же занимают в нем определенную часть, хотя и значительно меньшую, чем в ядерном или митохондриальном геномах. Наличие интронов – характерная черта, отличающая геном хлоропластов от прокариотического. Содержание интронов варьирует в различных видах, свидетельствуя о том, что их утрата и приобретение – процесс, напрямую не связанный с эволюцией видов [10]. Всего в хлоропластных генах высших растений найдено около 20 интронов [11, 12].

Контроль экспрессии хлоропластных генов находится под влиянием факторов окружающей среды и программы развития организма, реализуясь на ступенях транскрипции, посттранскрипции, трансляции и посттрансляции. Особенно сильно экспрессия хлоропластных генов контролируется на посттранскрипционном уровне [8].

Хлоропластные гены наземных растений организованы (за небольшим исключением) в полицистронные кластеры (наподобие оперонов) и котранскрибируются как полицистронные пре-мРНК, которые затем интенсивно процессируются в различные виды коротких РНК молекул. Создается определенный неизменный steady – state уровень РНК. Он регулируется в основном двумя факторами: транскрипционной активностью индивидуальных генов и стабильностью их транскриптов. Скорость транскрипции генов хлоропластов и состав так называемого steady – state РНК пула не совпадают. Это свидетельствует о том, что посттранскрипционный РНК процессинг первичных транскриптов – важная ступень в контроле экспрессии хлоропластных генов [8]. Транскрипционно-трансляционный аппарат хлоропластов имеет ряд сходных с прокариотами свойств. Но поскольку множество компонентов хлоропластной генетической системы кодируется ядром, ее формирование требует координированной экспрессии ядерных и хлоропластных генов [8].

В системе хлоропластов транскрипция ведется, по крайней мере, тремя различными РНК-полимеразами: РНК – полимеразой бактериального типа, кодируемой в пластидном геноме (PEP), и двумя ядернокодируемыми РНК-полимеразами (NEP). Последние подобны РНК полимеразам бактериофагов [13].

Общая скорость транскрипции хлоропластных генов определяется в основном силой промотора. Транскрипционный анализ, проведенный на изолирован-

ных хлоропластах ячменя, показал, что скорость транскрипции 15 различных генов может различаться более чем в 300 раз и зависит от целого ряда факторов [14].

Составной частью РНК-процессинга является РНК-редактирование (RNA editing – РНК эдитинг). Считываемая с ДНК пре-мРНК подвергается изменениям последовательности, ведущим к модификации ДНК кодируемой информации. Впервые РНК-эдитинг в хлоропластах был обнаружен при анализе рибосомного гена *rpl2* у кукурузы [15], а затем и для других генов и видов [16]. Редактирование в хлоропластах чаще всего происходит во вторых нуклеотидах кодонов, наиболее частые превращения UCA – UUA. Транслироваться могут как отредактированные, так и нередактированные мРНК, но полноценный и функционирующий белок может быть получен только с отредактированной мРНК. Данный феномен распространен во внеядерных генетических системах – хлоропластах, митохондриях. Случаи эдитинга ядерных транскриптов чрезвычайно редки. Редактирование пре-мРНК должно, бесспорно, иметь большое адаптивное значение, иначе столь энергоемкий процесс просто не смог бы сохраниться в природе.

Интенсивные молекулярно-генетические исследования пластидного генома, направленные на полную расшифровку функциональной организации пластид, ведут и к практическому применению полученных знаний. Так, разработка методических подходов к конструированию хлоропластных геномов зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* и *Nicotiana tabacum* позволила переносить трансгены в пластидные геномы с помощью трансформации. Эта технология раскрывает широкие возможности для биотехнологии будущего и имеет ряд преимуществ перед традиционной трансформацией ядерного генома: 1) высокий уровень трансгенной экспрессии и аккумуляция чужеродных белков, до более чем 40% общей растворимой фракции белков предположительно как результат полиплоидности пластидной генетической системы и/или высокой стабильности чужеродных белков [17]; 2) возможность переноса множества трансгенов одновременно и экспрессии подобно оперону, как следствие успешной трансляции полицистронных мРНК в пластидах [18]; 3) отсутствие эффекта положения в геноме пластид, так как встраивание трансформируемой последовательности в хпДНК происходит за счет гомологичной рекомбинации и в строго определенном месте [19]; 4) отсутствие эпигенетического эффекта [20]; 5) исключено распространение трансформированных генов с пыльцой, по крайней мере для большинства видов сельскохозяйственных растений [21, 22].

За последние несколько лет исследования показали огромную важность хлоропластной трансформации для изучения практически всех аспектов экспрессии генома пластид *in vivo*. Так, эта технология успешно применяется при изучении транскрипционной и постранскрипционной регуляции [23], РНК-эдитинга [24], сплайсинга [25] и ДНК репликации [26]. Очень широко она используется для выяснения функций консервативных открытых рамок считывания в хлоропластах. В ближайшем будущем функции многих хлоропластных генов, возможно, будут установлены благодаря данной методологии.

## 7.2. Геном митохондрий высших растений

Если в хлоропластах трансформируется энергия солнечного света, то в митохондриях – энергия от окисления пищевого субстрата. В клетке обычно содержится от нескольких десятков до нескольких сотен митохондрий. В начале 1960-х годов с помощью электронно-микроскопического и биохимического анализов были получены доказательства существования ДНК в митохондриях [27, 28]. Понадобилось достаточно много времени для того, чтобы расшифровать кодирующие функции митохондриального генома. Так же, как и у пластид, геном митохондрий мультикопийный. Причем число органелл и концентрация органелльной ДНК изменяется на различных стадиях развития растений, что представляет определенную форму регуляции, в которой нуждается клетка. Геномы митохондрий животных, грибов и растений, хотя и имеют множество общих кодирующих последовательностей, по своей структурной организации отличаются друг от друга. Геном митохондрий растений больше по своим физическим размерам, чем геном митохондрий животных или грибов. Митохондриальная ДНК растений представлена в клетке не только основной кольцевой хромосомой («master copy»), но и гетерогенными популяциями меньших по размерам кольцевых и линейных молекул [29].

Митохондриальная ДНК высших растений составляет чаще всего менее 1% от тотальной ДНК, однако в исключительных случаях (например, клетки гипокотилиа дыни) достигает 15% [30]. Размеры генома среди высших растений широко варьируют: от 208 000 п. о. у *Brassica hirta* [31] до 2 400 000 п. о. у дыни (*Cucumis melo*), а внутри рода тыквенных (*Cucumis*) размер митохондриального генома варьирует более чем в 6 раз [цит. по 32]. Все выявленные у растений митохондриальные гены относятся к нескольким группам: гены кодируют рибосомальные белки митохондрий, гены тРНК, гены, кодирующие ряд компонентов комплексов электронно-транспортной цепи (см. табл. 7.2).

Большинство белков, участвующих в построении мембранных структур митохондрий, а также в процессах метаболизма, осуществляемых в этих органеллах, кодируется ядерными генами. Белки митохондрий ядерного кодирования синтезируются в цитозоле и импортируются в органеллы [33].

Митохондриальный геном наземных растений в отличие от хлоропластного пластичен. В нем чаще происходят хромосомные перестройки, встраивание участков генома ядра и хлоропластов и, наоборот, перенос части генов в ядерный геном. С другой стороны, на уровне первичной последовательности ДНК митохондрий наиболее медленно эволюционирует по сравнению с другими клеточными геномами, поэтому представляется вероятным использовать мтДНК для получения филогенетической информации о процессах видообразования растений [34].

Частота точечных мутаций в митохондриальном геноме растений в несколько раз ниже, чем в хлоропластном, в 10–20 раз ниже, чем в ядерном геноме растений, и в 50–100 раз ниже, чем в митохондриальном геноме животных [35, цит. по 36].

Таблица 7.2. Гены митохондриальных геномов рапса, арабидопсиса, сахарной свеклы и риса [32]

Гены		Рапс	Арабидопсис	Сахарная свекла	Рис
Субъединицы комплекса I	<i>nad1</i>	+	+	+	+
	<i>nad2</i>	+	+	+	+
	<i>nad3</i>	+	+	+	+
	<i>nad4</i>	+	+	+	+
	<i>nad4L</i>	+	+	+	+
	<i>nad5</i>	+	+	+	+
	<i>nad6</i>	+	+	+	+
	<i>nad7</i>	+	+	+	+
	<i>nad9</i>	+	+	+	+
Субъединицы комплекса II	<i>sdhB</i>	–	–	–	–
	<i>sdhC</i>	–	–	–	–
	<i>sdhD</i>	Y	Y	–	–
Субъединицы комплекса III	<i>cob</i>	+	+	+	+
Субъединицы комплекса IV	<i>cox1</i>	+	+	+	+
	<i>cox2</i>	+	+	+	+
	<i>cox3</i>	+	+	+	+
Субъединицы комплекса V	<i>atp1</i>	+	+	+	+
	<i>atp4(orf25)</i>	+	+	+	+
	<i>atp6</i>	+	+	+	+
	<i>atp8 (orfB)</i>	+	+	+	+
	<i>atp9</i>	+	+	+	+
Рибосомальная РНК	<i>rrn5</i>	+	+	+	+
	<i>rrn18</i>	+	+	+	+
	<i>rrn26</i>	+	+	+	+
Рибосомальные белки	<i>rpl2</i>	+	+	–	+
	<i>rpl5</i>	+	+	+	+
	<i>rpl16</i>	+	+	–	+
	<i>rps1</i>	–	–	–	+
	<i>rps2</i>	–	–	–	+
	<i>rps3</i>	+	+	+	+
	<i>rps4</i>	+	+	+	+
	<i>rps7</i>	+	+	+	+
	<i>rps11</i>	–	–	–	Y
	<i>rps12</i>	+	+	+	+
	<i>rps13</i>	–	–	+	+
	<i>rps14</i>	+	Y	–	Y
	<i>rps19</i>	–	Y	–	+
Цитохром-с-биоогенез	<i>ccm B</i>	+	+	+	+
	<i>ccmC</i>	+	+	Y	+
	<i>ccmFN</i>	–	–	+	+
	<i>ccmFN1</i>	+	+	–	–
	<i>ccmFN2</i>	+	+	–	–
	<i>ccmFC</i>	+	+	+	+
Другие ORFs	<i>tatC(orfX)</i>	+	+	+	+
	<i>Orf222</i>	+	–	–	–
	<i>matR</i>	+	+	+	+

Примечание. «+» – присутствует; Y – псевдоген; «–» – отсутствует.

В митохондриях многих культурных растений – кукурузы, сорго, бобов и других были обнаружены малые линейные и кольцевые ДНК и/или РНК молекулы, не гомологичные геномной мтДНК и названные митохондриальными плазмидами [37–40].

В настоящее время расшифрованы ДНК последовательности ряда митохондриальных геномов водорослей, а также следующих наземных растений: *Arabidopsis thaliana*, *Beta vulgaris*, *Oryza sativa*, *Brassica napus*, *Zea mays subsp. mays* *Triticum aestivum*, *Nicotiana tabacum*. Для сравнения приведем краткие характеристики геномов митохондрий некоторых из перечисленных видов.

Пока 3/4 мт генома кукурузы (*Zea mays subsp. mays*) длиной 569 630 п. о. остаются структурно и функционально неизученными. К настоящему времени идентифицировано 58 генов, кодирующих 33 белка, 3 рРНК и 21 тРНК для 14 аминокислот. Обнаружена также 121 открытая рамка считывания длиной 300 п. о. (только 3 из которых встречаются в мт геноме риса), 25 281 п. о. (4,44%) копий пластидного генома, 6 пар больших повторов, покрывающих 17,35% генома, и 5,59% небольших повторов в 20–500 п. о. [41].

Величина митохондриального генома *Brassica napus* вдвое меньше, чем у вышеописанных видов, и составляет 221 853 п. о. В нем идентифицировано 34 белок-кодирующих гена, 3 гена рРНК и 17 генов тРНК. Обнаружено также две копии гена *cox2*. Первая копия (*cox2-1*) гомологична последовательностям того же гена у других растений, вторая (*cox2-2*) – не имеет гомологии среди известных сиквенсов. Присутствие в молекуле 2427 нуклеотидного повтора обеспечивает рекомбинантные перестройки митохондриального генома рапса и образование двух субгеномных кольцевых молекул (124 908 и 96 945 п. о.). В геноме было обнаружено 5,9% последовательностей хлоропластной природы и 0,3% ядерной. Всего 80,6% последовательной мт генома рапса пока не идентифицированы [32].

Митохондриальный геном *Arabidopsis thaliana* состоит из 366 924 нуклеотидов, кодирующих 57 генов, покрывающих 10% всего генома. 8% этих генов составляют интроны. Кроме того, обнаружены открытые рамки считывания (10%), повторы (7%), ретротранспозоны ядерной природы (4%) и хлоропластные сиквенсы (1%). Не идентифицировано 60% генома. У сходного по величине (367 799 нуклеотидов) митохондриального генома *Beta vulgaris* установлены гены 29 белков, 5 рРНК и 25 тРНК [42].

В геноме митохондрий *Oryza sativa* длиной 490 520 п. о. идентифицированы 3 гена рРНК, 17 генов и 5 псевдогенов тРНК, 11 генов и 2 псевдогена рибосомальных белков. Первичные последовательности из хлоропластного и ядерного геномов составляют 6,3 и 13,4% соответственно [43].

Первичная последовательность митохондриального генома *Nicotiana tabacum* имеет длину 430 597 п. о. Идентифицировано 36 белок-кодирующих, 3 рРНК и 21 тРНК гена [44].

*Triticum aestivum* имеет наиболее компактный митохондриальный геном среди злаков – 452 528 п. н., что составляет 92 и 79% от длин мт геномов риса и кукурузы (рис. 7.2). Это – кольцевая молекула, кодирующая 55 генов с экзонами, в числе которых 35 белок-кодирующих, 3 рРНК, 17 тРНК генов, аналогичных генам риса и кукурузы [45].



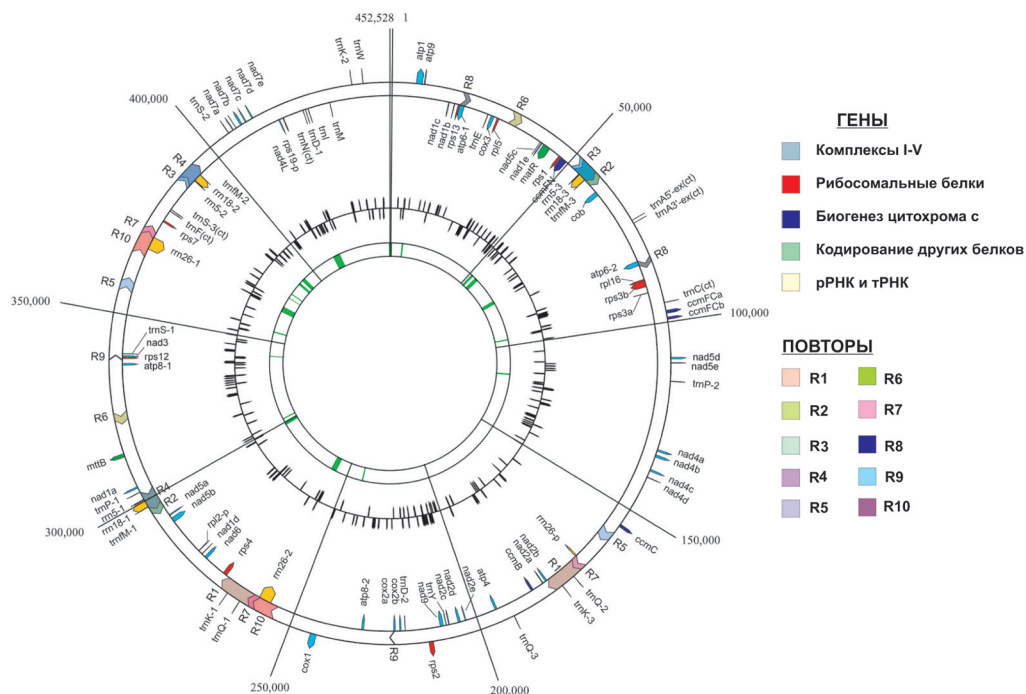


Рис. 7.2. Генетическая карта митохондриального генома пшеницы [45]

Из приведенных примеров видно, что большая часть исследованных митохондриальных геномов сельскохозяйственных растений, несмотря на полную расшифровку их нуклеотидных последовательностей, остается пока неидентифицированной. Все найденные митохондриальные гены растений относятся к нескольким группам: гены рибосомальных белков (от 11 – до 36 генов), гены тРНК (от 17 – до 25), гены рРНК (от 3 – до 5), гены комплексов I – IV (около 21 гена) и др. (табл. 7.2).

Наряду с центральной ролью в энергетическом метаболизме митохондрии растений напрямую связаны с ответной реакцией растительного организма на стресс [46, 47]. Воздействие внешних факторов, воспринимаемое именно через митохондрии путем промежуточных сигналов, передается в ядро, где далее запускаются механизмы ответной реакции на стресс. Экспрессия альтернативного пути дыхания у растений – один из примеров такого сигнального взаимодействия геномов ядра и митохондрий. Альтернативный путь окисления у растений запускается, как правило, в различных условиях стресса, таких, как холод, повреждение, воздействие патогенов и др.

Было обнаружено, что регуляция ядерного гена, кодирующего альтернативную оксидазу *Aox1* у арабидопсиса, может служить хорошей моделью для изучения восприятия митохондриями множества стрессовых сигналов и передачи их в ядро. Промежуточными звеньями в сигнальных процессах являются пероксид водорода и реактивные виды кислорода (reactive oxygen species) ROS [48]. Митохондрии растений, поврежденные стрессом, посылают сигналы в ядро, индуцируя

транскрипцию тех генов, чьи продукты нуждаются в поддержке, а также информацию о том, где локализовано повреждение, и приводя тем самым к избирательному включению *аох* митохондриальных генов [49].

Таким образом, геномы энергетических органелл растительной клетки, имея сходные черты в организации и экспрессии, отличаются рядом уникальных черт и демонстрируют удивительно разные темпы и особенности эволюционных изменений. Механизмы, приводящие к этим различиям, пока не поняты [11]. Однако изучение этих особенностей с использованием достижений современной молекулярной биологии в сочетании с классическими методами помогает понять отдельные принципы эволюции, коадаптации и особенностей наследования генетических систем клеточных органелл.

### 7.3. Наследование органелльных ДНК у растений – принципы коадаптации генетических систем клетки

Гены органелл наследуются иначе, чем гены ядра. В табл. 7.3 представлены сравнительные особенности поведения генетического материала ядра и органелл.

Считается, что у растений ДНК органелл наследуется чаще всего по материнской линии. Но у многих видов растений в пыльце обнаруживается хлоропластная и митохондриальная ДНК обоих родителей [50, 51], однако впоследствии чаще сохраняется однополодательский тип наследования за счет элиминации органелльной ДНК другого родителя [50, 52, 53]. В частности, у ячменя в процессе созревания пыльцы происходит значительное снижение количества митохондриальной ДНК [53]. Механизмы, контролирурующие этот процесс, не достаточно ясны.

В связи с этим авторами были проведены исследования, которые вносят вклад в теорию наследования геномов митохондрий и хлоропластов и механизмов взаимодействия всех трех клеточных геномов. Удобным модельным объектом для этих исследований послужили межвидовые и межродовые гибриды злаков, а также созданные на их основе замещенные линии.

**Таблица 7.3. Репликация и распределение ядерных и органелльных геномов между дочерними клетками в митозе**

Хромосомы ядра	Органеллы
Распределение между дочерними клетками в митозе происходит синхронно в строго определенный период клеточного цикла	Распределение между дочерними клетками в митозе происходит не синхронно в течение клеточного цикла
Каждая хромосома реплицируется в течение клеточного цикла только один раз	Одни органеллы могут реплицироваться неоднократно и чаще, чем другие, некоторые совсем не реплицируются, в результате чего изменяется соотношение органелл в клетке
Дочерние клетки абсолютно идентичны материнской по набору хромосом	Дочерние клетки могут получить неравное количество различных органелл, так как различаются скорости их репликации и отсутствует механизм точного распределения органелл при делении клетки
Сегрегация хромосом отсутствует	Происходит вегетативная сегрегация органелл

Изучение наследования ДНК хлоропластов и митохондрий у аллоплазматической пшеницы на цитоплазме ржи и ее гибридов ранних поколений с помощью полимеразной цепной реакции показало, что геномы органелл передаются в потомство независимо друг от друга. Пластидная ДНК наследуется строго по материнской линии, а для митохондриальной ДНК показана возможность двуродительского наследования (табл. 7.3). В системе аллоплазматической пшеницы на цитоплазме ржи ядерно-цитоплазматический конфликт разрешается двумя путями: 1) у части растений в ядре присутствует телоцентрический фрагмент хромосомы ржи, вероятнее всего несущей *Ncc*-ген (*nuclear cytoplasmic compatibility*) ядерно-цитоплазматической совместимости; 2) у продуктивных растений поздних гибридных поколений данный хромосомный фрагмент отсутствует, однако вместо материнских наблюдается присутствие отцовских копий генома пластид [54–56].

Аналогичные процессы наблюдаются и при изучении системы гибридов *Secalotriticum* (табл. 7.4). В гибридных поколениях  $F_1$  от скрещивания ржи с тритикале обнаруживается материнское наследование хлоропластной ДНК и двуродительское наследование митохондриальной ДНК. Анализ поздних поколений *Secalotriticum* неожиданно выявляет присутствие в цитоплазматических геномах как пластидной, так и митохондриальной ДНК исключительно пшеничного типа [57].

**Таблица 7.4. Хлоропластные и митохондриальные ДНК-локусы, выявляемые у гибридов и аллоплазматических линий рожь–пшеница, рожь–тритикале**

Исследованные формы	Тип митохондриальной ДНК		Тип хлоропластной ДНК	
	<i>CoxII</i>	<i>18S/5S</i>	<i>trnS</i>	<i>3' rbcL</i>
Аллоплазматическая пшеница на цитоплазме ржи BC <sub>6</sub> – L62	P+П	P+п	P	P
Гибриды $F_1$ – $F_3$ с сортами пшениц	P + П/ p+П	P+ <sub>п</sub> /P+п/ P+П	P	P
Аллоплазматические пшеницы на цитоплазме ржи BC <sub>9</sub> (ЦАНК–1А–1Д)	P + П	P + п	P	P
Гибриды (рожь–тритикале) $F_1$	P + П/ P+п	Изм?P+п?	P	P
Линии секалотритикум (выделенные из $F_{7-8}$ BC <sub>2</sub> )	П	<sub>p</sub> + П	П	П

**П р и м е ч а н и е.** P – копии ржи; П – копии пшеницы; p/п – слабые ПЦР фрагменты ржи/пшеницы (+<sub>п</sub>; + – следовые количества).

Мы полагаем, что субстохиометрическое количество копий отцовской хлоропластной ДНК, не выявляемое в  $F_1$ , в глубоких беккроссах преимущественно реплицируется, замещая постепенно материнские молекулы.

Аналогичную картину можно наблюдать и при изучении наследования оргanelльных геномов у ячменно-пшеничных гибридов в процессе создания фертильной рекомбинантной аллолинии (табл. 7.5).

**Таблица 7.5. Хлоропластные и митохондриальные ДНК-локусы, выявляемые у гибридов и замещенных линий ячмень–пшеница**

Исследованные формы	Тип митохондриальной ДНК				Тип хлоропластной ДНК	
	<i>CoxI</i>	<i>5'cob</i>	<i>nad3-orf156</i>	<i>18S/5S</i>	<i>trnS1</i>	<i>3'rbcl</i>
Мужски стерильные растения F <sub>1</sub> и BC <sub>1</sub>	Я <sup>+</sup> <sub>п</sub>	Я	Я <sup>+</sup> <sub>п</sub>	(Я+П)	Я	Я
Мужски стерильные растения BC <sub>4</sub> ; BC <sub>6</sub>	Я <sup>+</sup> <sub>п</sub> /Я+п	Я	п	(Я+П)/П	Я	Я
Нестабильная по проявлению фертильности линия L-55(2)	Я+п	Я	п	(Я+П)/П	Я	Я
Стабильные фертильные и продуктивные линии L-16(30); L-79(1); L-g41	П	П	П	П	П	П

Примечание. Я – копии ячменя; П – копии пшеницы; п – слабые ПЦР фрагменты пшеницы (+<sub>п</sub> – следовые количества).

У стерильных гибридов F<sub>1</sub> и их беккроссных потомков обнаруживаются ячменные (материнские) копии хлоропластного (3' *rbcl* фланкирующий район и SSR locus 3'-фланкирующий *trnS* ген) и митохондриального (*cox I*, *5'cob* и *nad3-orf156*) генома. Двуродительски наследуется только *18S/5S* повтор – опять же с преобладанием материнских копий. Однако у стабильных самофертильных рекомбинантных линий пшеничные (отцовские) копии становятся доминантными как в хлоропластном, так и в митохондриальном геноме. Прослеживается тенденция тесной связи наследования оргanelльных геномов с фертильностью и жизнеспособностью у отдаленных гибридов. Если у растения сохраняются материнские копии при полном замещении ядерного генома отцовским, то растение слабое, стерильное и часто нежизнеспособное. Но когда же замещение ячменных хромосом пшеничными сопровождается аналогичной заменой в оргanelльном геноме, то растение будет фертильным и жизнеспособным, но перестанет быть аллоплазматическим [58].

Если обратить внимание на последовательное изменение состава генома ядра от гибридов F<sub>1</sub>BC<sub>1</sub> к F<sub>7</sub>–F<sub>8</sub> BC<sub>2</sub> и сопоставить этот процесс с характером передачи родительских оргanelльных геномов потомству, то очевидно, что определенное соотношение хромосомных факторов родительских геномов в ядре детерминирует и тип передачи оргanelл (табл. 7.4). Вероятно, причиной такой сегрегации отцовских хлоропластных и митохондриальных геномов является изменение генотипа гибридного ядра в процессе беккроссирования. Нами были подтверждены и уточнены выдвигавшиеся ранее предположения [59] о нарушении сложившегося ядерно-цитоплазматического соподчинения в случае отдаленной гибридизации, в результате чего становится возможной передача оргanelльных ДНК от отцовского родителя.

На основании полученных результатов исследований может быть сформулирована следующая концепция преобразований клеточных геномов в процессе отдаленной гибридизации как способ взаимной коадаптации ядра и оргanelл:

– необходимым условием выживания отдаленных гибридов злаков является преодоление ядерно-цитоплазматического дисбаланса, приводящего к потере фертильности и жизнеспособности;

– восстановление фертильности и жизнеспособности у отдаленных гибридов злаков достигается двумя путями: 1) сохранением копий ядерного генома, родственного органелльному или 2) изменением геномов органелл. В случае отдаленной гибридизации происходит нарушение сложившегося ядерно-цитоплазматического баланса и нарушается контроль селективной репликации материнских органелл и их геномов, в результате чего становится возможной передача и сохранение органелльных ДНК от отцовского родителя.

Обнаруженная закономерность преобразования органелльных геномов в процессе формообразования отдаленных гибридов расширяет и углубляет представления о путях и механизмах взаимодействия геномов ядра и органелл. Это взаимодействие основано, возможно, на коадаптации белково-ферментных комплексов, часть из которых кодируется геномами органелл, в то время как другая часть – геномом ядра. Изменение геномного состава клетки может усиливать или ослаблять энергетические функции пластид и митохондрий, что, в свою очередь, может приводить к изменению продуктивности и приспособленности растений.

#### **7.4. Цитоплазматическая мужская стерильность: молекулярная природа феномена и возможности практического использования в селекции растений**

Явление цитоплазматической мужской стерильности – это формирование нежизнеспособной пыльцы у растений, вызванное изменениями в митохондриальном геноме. Это самые прибыльные мутации, успешно используемые в гибридной селекции растений. Генная мужская стерильность (ГМС), контролируемая ядерным геномом, не нашла широкого практического применения у большинства видов сельскохозяйственных растений из-за менделевского типа наследования генов и соответственно трудностей с поддержанием линий-закрепителей стерильности.

Впервые гипотеза о митохондриальной природе ЦМС была высказана в ряде работ А. Н. Палиловой [60, 61]. Уже ранние цитохимические и электронно-микроскопические исследования, посвященные ЦМС, свидетельствовали о серьезных нарушениях в митохондриях стерильных растений [62–64]. На основе этих данных были сделаны предположения о мутации в митохондриальной ДНК, которые полностью подтвердились [65]. Изучение феномена ЦМС продолжается в настоящее время во многих лабораториях мира – исследуются как структурно-функциональные особенности митохондриального генома, так и локализация и механизмы действия генов-восстановителей фертильности. ЦМС описана более чем у 150 видов высших растений, относящихся к 47 родам и 20 семействам [66–69], а по некоторым данным, ЦМС найдена более чем у 300 видов [70]. ЦМС-мутация сохраняется у множества диких форм в незначительных количествах, а при

определенных ядерно-плазменных комбинациях количество ее копий в митохондриях может возрастать в 1000–2000 раз. Причиной развития мужской стерильности чаще всего называется экспрессия так называемых химерных генов, т. е. рекомбинантных участков генома, состоящих из нуклеотидных последовательностей разных генов. Продукты трансляции этих участков оказываются токсичными для нормального микроспорогенеза. К настоящему времени более 12 районов мтДНК идентифицированы, и наиболее часто химерные гены обнаруживаются либо поблизости генов субъединиц АТР-синтетазы, либо локализуются непосредственно в промоторной зоне [71].

Наиболее часто цитоплазматическая мужская стерильность проявляется как результат ядерно-плазменной несовместимости. Впервые случай возникновения ЦМС при гибридизации был описан у межсортовых гибридов сорго [72]. Классическими примерами стерильности такого типа являются аллоплазматические пшеницы *Triticum aestivum* на цитоплазме *Aegilops ovata* [73] или *Triticum timopheevi* [60, 74, 75], линии подсолнечника *Helianthus annuus* на цитоплазме *Helianthus petiolaris* [76], стерильные линии табака (*Nicotiana tabacum*) на цитоплазме *N. repanda* [77, 78], ЦМС-формы у различных видов рода *Brassica* [79] и др.

Не только гибридизация может приводить к образованию нежизнеспособных по пыльце форм. Описаны случаи возникновения ЦМС-форм в культуре *in vitro* как результат соматической изменчивости [70].

ЦМС, независимо от того, является ли она результатом спонтанной мутации или несовместимости внутриклеточных геномов при гибридизации, представляет собой феномен ядерно-плазменного взаимодействия, в котором участвуют гены как митохондрий, так и ядра – гены *Rf* (restoration of fertility), восстанавливающие полностью или частично фертильность пыльцы. В случае доминантных *Rf* генов фертильность восстанавливается уже в гибридах  $F_1$  («стерильная» цитоплазма, гетерозиготное по генам *Rf* ядро), что играет решающую роль в их практическом использовании [80]. В некоторых случаях ЦМС восстанавливается с помощью не одного, а нескольких *Rf* генов [60, 67, 80, 81]. Действие генов-восстановителей проявляется на разных этапах – от репликации ДНК до взаимодействия с ЦМС-белками.

Гены-восстановители фертильности разных ЦМС-систем могут: 1) снижать количество полноразмерных транскриптов ЦМС-генов, влияя на РНК-процессинг и РНК-эдитинг; 2) изменять число копий митохондриальных хромосом, несущих ЦМС-ген; 3) уменьшать количество продукта ЦМС-генов, действуя посттрансляционно. Системы восстановления фертильности не менее разнообразны, чем ЦМС-системы, однако, какими бы разнообразными ни являлись системы ЦМС у разных растений, эффект ядерных генов-восстановителей фертильности может быть двух типов:

если ЦМС возникает в результате потери или инактивации какого-то фактора, то ген-восстановитель должен обеспечить растение комплементарно действующим субстратом;

если ЦМС возникает в результате синтеза новым химерным геном какого-то токсического продукта, то ген-восстановитель должен каким-то образом инактивировать этот ген, либо его продукт.



Большинство исследованных к настоящему времени ЦМС-систем и генов-восстановителей представляют пример второго типа. Рассмотрим несколько примеров действия ЦМС систем у ряда с/х культур.

**ЦМС у кукурузы.** Выделяют Т-, С- и S-типы цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы. Возникновение разных типов ЦМС связано с продуктами экспрессии химерных районов [82–84]. Линии кукурузы с Т-типом стерильности оказались наиболее сильно подвержены заражению гельминтоспориозом из-за нарушения проницаемости мембран, вызванного действием токсичного белка – продукта экспрессии гена *T-urf13*. Экспрессия ЦМС-транскриптов подавляется генами-восстановителями фертильности. Так, присутствие гена *Rf1* незначительно снижает количество мРНК *urf13*. Далее первичные транскрипты подвергаются процессингу, в результате чего основным у растений с *Rf1*-аллелем становится «укороченный» транскрипт, содержащий неполную последовательность *urf13*. Именно с этой посттранскрипционной модификацией, а не с нарушением собственно транскрипции, как полагают, связано снижение количества 13 кД белка. Интересно, что сайты процессинга у Т-ЦМС локуса кукурузы и у ЦМС-локуса сорго весьма сходны – возможно, определенная последовательность в обоих случаях узнается продуктами ядерных генов-восстановителей [85]. Однако лишь в присутствии доминантного аллеля второго гена-восстановителя – *Rf2* (который кодирует белок, чрезвычайно сходный с митохондриальной альдегиддегидрогеназой) восстанавливается нормальный процесс формирования жизнеспособной пыльцы [70]. Недавно показано, что функцию гена *Rf1* могут брать на себя любой из двух других генов-восстановителей: *Rf8* или *Rf\**. Ведется работа по созданию системы трансформации Т-цитоплазмы и идентификации ДНК-маркеров, связанных с локусом *Rf8* [86].

Транскрипция *orf355-orf77* района ассоциирована с S-типом ЦМС кукурузы. В микроспорах мужских стерильных форм обнаруживается значительное количество транскриптов длиной 1,6 и 2,8 т. п. н. Более короткий транскрипт предположительно является продуктом расщепления более длинного. У фертильных растений обнаруживается делеция в 9 нуклеотидов на 5'-конце 1,6 т. п. н. транскрипта [84]. Система восстановления фертильности с помощью гена *Rf3* действует на гаметофитном уровне. Растения, гетерозиготные по гену *Rf3*, являются полустерильными: половина пылевых зерен жизнеспособна, вторая половина – стерильна. Обнаружена гомология в нуклеотидной последовательности района *orf77* редактированному локусу *atp9*, 17-й аминокислотный белок химерного участка идентичен С-терминальному трансмембранному домену 9 АТФ-синтазы [83]. Короткие транскрипты *cob* и *atp6* генов найдены в листьях нормальных и восстановленных растений с цитоплазмой S-типа. Вероятно, *Rf3* ген кодирует либо активизирует какой-то модификатор митохондриальной транскрипции (Mmt), который действует не только на ЦМС-гены *orf355*, *orf77*, но и на транскрипты нормальных генов *cob* и *atp6* [87].

**ЦМС у подсолнечника.** Наиболее часто используемым при производстве гибридного подсолнечника и соответственно наиболее изученным источником ЦМС является цитоплазма PET1 *Helianthus petiolaris*, вызывающая ЦМС у по-

томков при скрещивании с *Helianthus annuus* [76]. Район *orf* 522 является так называемой сигнальной областью для РЕТ1-цитоплазмы и кодирует белок в 16 кДа, он локализован рядом с геном  $\alpha$ -субъединицы АТР-азы *atpA*. Данный ген по результатам *Southern*-гибридизации демонстрирует изменчивость структурной организации у разных ЦМС-цитоплазм [88]. Действие генов-восстановителей РЕТ1-цитоплазмы осуществляется на посттранскрипционном уровне в виде дестабилизации транскрипта [89]. Механизмом, приводящим к уменьшению количества молекул мРНК *atpA-orf522* под действием гена-восстановителя, является полиаденилирование РНК-матриц, которое вызывает ускоренную деградацию молекул рибонуклеазами [90]. К настоящему времени известно более 62 источников ЦМС [91] и к 30 из них найдены *Rf*-гены. Сегодня внимание исследователей сосредоточено на молекулярном картировании и создании ВАС (**B**acterial **A**rtificial **C**hromosome) клонов ядерных генов-восстановителей фертильности у подсолнечника [92].

*Цитоплазматическая мужская стерильность у растений рода Brassica.* У двух типов цитоплазм рапса (*Brassica napus*): *polima* и *napus* возникновение ЦМС ассоциировано с экспрессией разных химерных генов. Экспрессия *orf224/atp6* района ассоциирована с *polima* типом мужской стерильности и регулируется геном-восстановителем фертильности *Rfp* [93]. Скорость транскрипции цистрона *orf224/atp6* одинакова как у стерильных, так и у восстановленных линий *Brassica napus* (*pol*). Однако ген-восстановитель тканеспецифически изменяет полученный транскрипт: в отличие от стерильных линий, где обнаруживаются два полноразмерных транскрипта размером 2,2 и 1,9 т. п. н., у восстановленных линий появляются более короткие, прошедшие процессинг транскрипты 1,4 и 1,3 т. п. н. Характерно, что такие транскрипты обнаруживаются в лепестках, тычинках, плодolistиках, но не в чашелистиках. Таким образом, ген-восстановитель действует дифференцированно в разных тканях [94].

Продукт *orf222* района, характерного для *napus*-ЦМС типа цитоплазмы, аккумуляруется в микроспорангиях в процессе созревания пыльца и таким образом препятствует нормальному развитию пыльников, тогда как у фертильных растений данный белок содержится в незначительных количествах. Ядерные гены-восстановители фертильности способствуют снижению уровня накопления данного продукта [95]. Мужски стерильная цитоплазма Ogura, встречающаяся у многих видов *Raphanus*, содержит белок ORF 138 (массой 19 кДа), формирующий олигомеры и встраивающийся во внутреннюю мембрану митохондрий. Каким образом это приводит к нарушению микроспорогенеза, окончательно не выяснено, но присутствие ядерного гена-восстановителя фертильности *Rfo* приводит к снижению экспрессии данного гена [96]. Помимо *nap*, *pol* и Ogura типов цитоплазм были найдены еще 2 источника ЦМС – у рода *Brassica*: «*tournefortii*» и «*tournefortii-stiewe*». Цитоплазматическая мужская стерильность наблюдается при интрогрессии цитоплазмы *Brassica tournefortii* в другие виды – *Brassica napus* или *Brassica juncea* [97]. Вероятно, причина нарушения микроспорогенеза затрагивает механизмы нормального функционирования АТР-синтетазы – основного энергетического поставщика клетки.

*Цитоплазматическая мужская стерильность у ржи.* В настоящее время для практической селекции гибридных сортов озимой ржи используются два типа ЦМС: Р («Пампа») и G (Gülzow). Несмотря на то что данное явление широко используется в гибридной селекции этой культуры, имеется совсем мало сведений об изменениях в митохондриальном геноме, ассоциированных с образованием стерильной пыльцы. *Dohmen* и *Tudzynski*, исследуя митохондриальный геном фертильного сорта *Secale cereale* и линии с Р-типом ЦМС, обнаружили открытую рамку считывания *pol-r*, однако транскрипт у стерильной линии не редактируется и, следовательно, экспрессируется белок на 23 аминокислоты длиннее, чем у фертильной ржи [98, 99]. Потенциальный продукт трансляции *pol-r* гомологичен ДНК полимеразе В-типа, кодируемой плазмидой S1 кукурузы *Zea mays*. В митохондриальной ДНК ржи фертильных сортов и ЦМС-форм Р- и G-типов с помощью RFLP-анализа обнаружены участки, гомологичные данной плазмиде [100]. Совсем недавно опубликованы данные об изучении 25 инбредных линий ржи (*Secale cereale* L.), с использованием SCAR-праймеров к нуклеотидным последовательностям митохондриального генома, фланкирующим районы генов *coxI*, *nad6* и *nad2*, которые позволяют дифференцировать фертильную цитоплазму и формы с Р- либо V (*Vavilovii*)-типами ЦМ [101]. У ржи выделяют несколько групп сцепления, на которых локализуют *Rf* гены-восстановители фертильности пыльцы [102]. Ядерный ген-восстановитель фертильности G-типа ЦМС ржи *Rfg1* локализован на хромосоме 4R [103]. Также описаны гены-модификаторы, локализованные на хромосомах 3R и 6R [104]. Механизм действия *Rf*-генов по восстановлению фертильности пока не выяснен.

*ЦМС у пшеницы.* ЦМС у пшеницы является классическим примером ядерно-цитоплазматического конфликта. Стерильная пыльца развивается у межвидовых (различных видов рода *Triticum*) и межродовых (*Triticum* и *Aegilops*) гибридов и замещенных линий. Наиболее популярным источником ЦМС у пшеницы является *Triticum timopheevi*. Митохондриальная ДНК данного вида содержит химерный ген *orf256*, который включает 228 п. о. 5'-фланкирующего района и 33 п. о. 3'-района (N-терминального) *coxI* гена, и остальные 507 п. о. невыясненного происхождения. Расположен химерный ген непосредственно перед геном *coxI* и, у стерильных растений, котранскрибируется вместе с ним. Продукт совместной транскрипции этих генов – белок весом 7 кДа – не обнаруживается у фертильных растений. У эуплазматических растений *Triticum timopheevi* успешно формируется фертильная пыльца. Однако при сочетании цитоплазмы *T. timopheevi* с ядром вида, имеющего другой тип мтДНК, например *T. aestivum*, возникает ЦМС. В митохондриальном геноме *Triticum aestivum* *orf256* не обнаружен [105]. Ядерные гены-восстановители впервые описаны для данной ЦМС-системы еще в 1960-е годы [106]. В дальнейшем они были локализованы на хромосомах 1А и 6В, а также более слабые – так называемые модификаторы *Rf*-генов – на 1В, 4В и 4D хромосомах [107]. Лocus *Rf* на хромосоме 1В (вблизи ядрышко-образующего участка) эффективно восстанавливает стерильность, вызванную введением различных чужеродных цитоплазм [108, 109].

У аллоплазматических гибридов *Triticum aestivum* (сорт Norin26) с цитоплазматическим геномом *Aegilops crassa* наблюдалась новая разновидность ЦМС – фотопериод-чувствительная ЦМС (PCMS). Если аллоплазматические растения (cr)-N26 находятся в режиме светового дня менее 15 часов, они формируются нормально, при более продолжительном световом дне у них развивается пистиллоидность пыльников [110]. Как именно наблюдаемые нарушения в митохондриальном геноме связаны с пистиллоидностью и какую роль в этих процессах играет продолжительность светового дня, пока не ясно [111]. Тем не менее эта система с практической точки зрения очень удобна, так как отпадает необходимость восстанавливать фертильность, потому что стерильные аналоги можно различать в условиях короткого дня, а получать гибридные семена в условиях длинного дня.

*ЦМС у свеклы.* Для свеклы прочитаны первичные нуклеотидные последовательности митохондриальных геномов с нормальным типом цитоплазмы и ЦМС [112, 113]. Геномный участок *Norf246*, обнаруженный у фертильных растений, не найден у стерильных. В свою очередь ЦМС геном содержит транскрибируемые открытые рамки считывания *Satp6presequence*, *Scox2-2*, *Sorf324* и *Sorf119*, уникальные только для стерильных форм [112].

Помимо описанных выше культур ведутся работы по изучению ЦМС у табака, риса, хлопка [114], моркови, лука и т. д. Химерные гены были обнаружены у лука (в 5'-фланкирующей области *cob* гена) [115], у моркови (несколько рамок считывания, фланкирующие *atp8* ген, а также регуляция РНК-эдитинга *nad3* транскрипта) [116]. Для *риса* известно несколько типов ЦМС источников. Митохондриальный геном Воро II содержит *orf79*, котранскрибирующийся вместе с двойным повтором *atp6* гена. Конечный продукт является цитотоксическим белком, накапливающимся в микроспорах. Ядерные гены-восстановители фертильности *Rf1a* и *Rf1b* блокируют синтез ORF79 белка на уровне процессинга *B-atp6/orf79* мРНК [117]. ЦМС *табака* изучается с использованием в том числе и трансгеноза. Удалось локализовать делецию в 72 т. п. о. (сцепленную с развитием ЦМС) в районе гена *nad7*. Затем нормальный ген *nad7* был вставлен в мтДНК ЦМС растения, и это привело к восстановлению фертильности и нормальному развитию самого растения [118]. Побочным эффектом, вызывающим нарушение развития пыльца, является накопление ацетальдегида в условиях окислительного стресса (при переходе от дыхания к спиртовому брожению). Ацетальдегид-дегидрогеназа окисляет ацетальдегид до ацетата, который соединяется с СоА и включается в процесс переработки накопления энергии. Подавление функции этого фермента, так же как и активности пируватдегидрогеназы, приводит к нарушению нормального формирования пыльца [119].

Таким образом, значительный прогресс в изучении молекулярной природы ЦМС связан с применением высокоразрешающих методов исследования митохондриального генома стерильных растений и последовательных этапов его экспрессии. Почти у всех исследованных ЦМС-форм выявлены химерные гены, образованные путем реорганизации молекул митохондриальных ДНК, т. е. рекомбинантные участки генома, состоящие из нуклеотидных последовательностей

разных генов и не идентифицированных участков кодирования. Продукты трансляции этих участков оказываются токсичными для нормального микроспорогенеза, так как не происходит нормальной экспрессии генов, кодирующих ряд ключевых энергетических функций [82, 115, 120–122]. Доказано влияние генов-восстановителей на репликацию и разные этапы экспрессии аномальных митохондриальных генов. *Rf*-гены картированы у ряда ЦМС-систем, выяснен молекулярный механизм действия некоторых из них. Однако для полного понимания процессов, которые приводят к образованию абортивной пыльцы, необходимо установить, как контролируется тканеспецифическая экспрессия ЦМС-генов, как регулируется во времени и пространстве экспрессия ядерных генов-восстановителей, связать эти данные с особенностями метаболизма в тканях пыльников и с явлениями апоптоза. Маловероятно, что в основе формирования стерильной пыльцы у разных видов растений лежит нарушение одной и той же митохондриальной функции, скорее всего, дефекты в различных митохондриальных функциях могут приводить к одному и тому же фенотипическому проявлению.

Примечательно, что изучение цитоплазматической мужской стерильности привело к открытию ряда явлений, ключевых для понимания фундаментальных процессов в растительной клетке. Так, благодаря детальному анализу этой системы впервые была показана посттранскрипционная регуляция в митохондриях растений, обнаружен единственный не редактируемый в митохондриях растений белок и установлена ключевая роль самих митохондрий в индукции программируемой клеточной смерти органов и тканей растений.

Феномен цитоплазматической мужской стерильности растений представляет собой не только практически значимую мутацию для производства гибридных гетерозисных семян, но и прекрасную теоретическую модель для изучения взаимодействия ядерных и цитоплазматических генетических систем клетки. Первоначально открытый у многих видов растений как неменделевски наследующийся признак, он был затем востребован практикой. Широкое и экономически эффективное использование этого феномена стимулировало многочисленные исследования геномов органелл растений, открыло перспективы новых молекулярных исследований, которые, несомненно, снова будут востребованы практикой в гораздо более широком объеме. Таким образом, история почти векового изучения ЦМС замечательно иллюстрирует тесную взаимосвязь и взаимозависимость прикладной и фундаментальной науки.

## **7.5. Изменчивость геномов органелл и возможность ее использования**

Многие ученые, селекционеры оперируют исключительно изменчивостью генов ядра, отводя цитоплазматическим генам второстепенную роль. Однако, несмотря на то что в органеллах содержится малое число генов (приблизительно 1%), эти гены функционально связаны с важнейшими процессами жизнедеятельности организмов – внутриклеточным дыханием и фотосинтезом, а именно эти процессы определяют адаптивность и продуктивность растений. Несмотря на



сравнительно малую информационную емкость геномов органелл, приблизительно 25 % общей генотипической изменчивости растений контролируется цитоплазматическими генами, а 75% – ядерными [123].

Полиморфизм ДНК цитоплазматических органелл вначале был показан у эукариот на межвидовом уровне [1, 124]. Изучение данной изменчивости позволяет разрешать многочисленные спорные моменты родственных связей между видами, реконструировать филогению внутри отдельных семейств, а также использовать чужеродные цитоплазмы в селекционных программах для получения форм с ЦМС. Обнаружено, что для каждого вида характерен специфичный тип хпДНК, и величина различий между родами и видами в большинстве случаев зависит от степени их родства. Значительный межродовой полиморфизм описан для 10 родов из всех 7 триб *Graminae*, а также для родов *Triticum*, *Avena*, *Hordeum*, *Secale* и *Triticum*, *Aegilops*. В семействе злаковых среди родов *Zea*, *Tripsacum*, *Aegilops/Triticum*, *Sorghum* и *Hordeum* наиболее высокая изменчивость наблюдалась в родах *Sorghum* и *Hordeum*. Самое высокое количество вероятных замен на 100 сайтов рестрикции обнаружено в роде *Linum* – более чем в пять раз превышающее остальные значения среди изученных родов; у родов *Brassica* и *Oncidium/Trichocentrum* показатель полиморфизма между видами превышал остальные значения более чем в два раза.

Анализ внутривидового полиморфизма имеет большое значение для практических целей, в том числе для селекционеров, поскольку для создания сортов межродовые гибриды используются редко. Обычно поиск источников изменчивости проводится внутри рода или вида. Развитие методов молекулярного анализа значительно расширило спектр доказательств существования органелльной изменчивости на внутривидовом уровне. С использованием ПДРФ был обнаружен внутривидовой полиморфизм хлоропластной ДНК ряда культурных и диких растений. Такие данные были опубликованы для 60 видов растений из более 15 семейств: от папоротников до цветковых растений [124]. Исследования подобного рода активно ведутся в лаборатории нехромосомной наследственности. Еще до разработки метода ПЦР-анализа по количественным признакам ультраструктуры хлоропластов и митохондрий был выявлен внутривидовой полиморфизм митохондрий у сортообразцов мягкой пшеницы, внутривидовая цитоплазматическая изменчивость у кукурузы и пшеницы (для кукурузы также и межвидовая) [125, 126]. С использованием ПДРФ метода выявлен полиморфизм митохондриальной ДНК у изо- и аллоплазматических линий ячменя [127].

Полиморфизм органелльных геномов был установлен не только внутри видов, но и в пределах популяций. Так, среди более 25 таксонов было проанализировано 100 или более образцов или 10 или более популяций: *Glycine latifolia*, *G. microphylla*, *G. tabacina*, *Helianthus annuus*, *Heuchera micrantha*, *H. grossulariifolia*, *Hordeum vulgare subsp. vulgare* and *spp. spontaneum*, *Lupinus texensis*, *Pennisetum glaucum*, *Pinus contorta* и *P. banksiana* и др., внутривидовая изменчивость хпДНК наблюдалась в отдельных популяциях *Zea perennis*, *Pisum humile*, *Medicago sativa*, *Hordeum vulgare subsp. vulgare* and *spp. spontaneum*, *Pinus contorta* и *P. banksiana* и др. Наиболее высокий уровень изменчивости обнаружен у *Trifolium pratense*,



где каждая исследуемая популяция была полиморфна, а некоторые содержали по меньшей мере девять различных гаплотипов [124].

Хотя изменчивость сайтов рестрикции хлоропластной ДНК обнаружена у многих видов, популяций и отдельных растений, величина ее в целом оценивалась как невысокая главным образом по причине недостаточной разрешающей способности исследований.

В настоящее время разрабатываются и применяются также другие молекулярные методы сравнительного исследования геномов растений. Наиболее быстрыми и эффективными являются методы, основанные на ПЦП-анализе. Новым широко используемым в генетике животных и растений классом молекулярных маркеров являются так называемые микросателлитные, или SSRs (simple sequence repeats), локусы – простые повторяющиеся последовательности генома. Для многих видов растений составляются генетические карты сцепления SSR-маркеров с генами, кодирующими многие хозяйственно ценные признаки.

Микросателлитные районы (SSR) представляют собой tandemно расположенные повторяющиеся последовательности ДНК с единицей повтора, равной 1–5 нуклеотидам. SSR-последовательности присутствуют у всех высших организмов, встречаются как в ядерном, так и в оргanelльных геномах, наследуются кодоминантно, достаточно легко детектируются, имеют более высокий уровень полиморфизма (вследствие вариабельности количества нуклеотидных повторов в микросателлитном локусе) по сравнению с другими генетическими маркерами. Благодаря этому SSR-маркеры широко используются в молекулярной генетике.

Микросателлитные последовательности хлоропластного генома в основном являются мононуклеотидными, и, как правило, такие повторы дают специфический, ступенчатый спектр длин PCR-продуктов, различающихся в 1–5 нуклеотидов и характеризующих принадлежность растения к определенному гаплотипу. Гаплотипы значительно более информативны, чем специфические маркеры, и особенно удобны для оценки биоразнообразия, SSR-основанной популяционной генетики, маркер-сопутствующей селекции. Представление генотипа в виде уникальной комбинации аллелей и запись результатов при помощи генетической формулы позволяют паспортизировать сорта, т. е. создавать уникальный портрет сорта, не опираясь на морфологические признаки, часто немногочисленные или выявляющиеся на определенной стадии онтогенеза (например, цветение).

Использование SSR-метода для изучения генома пластид позволило получить данные, подтверждающие существование резервов изменчивости внутри видов и популяций, не выявленные ранее. Например, SSR-анализ хлоропластной ДНК в популяциях дикого и культурного ячменя позволил выделить шесть гаплотипов из двенадцати образцов *H. spontaneum* [128], тогда как с помощью ПДРФ-анализа из 245 образцов было обнаружено только три гаплотипа. В лаборатории нехромосомной наследственности изучение коллекции изо- и аллоплазматических линий ячменя методом ПДРФ позволило выделить несколько групп плазматипов [127], однако у сортов-доноров ядерных геномов, представленных различными сортами белорусской селекции, полиморфизм оргanelльной ДНК не выявлялся. SSR-анализ этих сортов с использованием 5 микросателлитных мар-

кером позволил выделить 4 гаплотипа [129]. О более высоком уровне полиморфизма с использованием микросателлитных маркеров по сравнению с анализом фрагментов рестрикции сообщается также в исследованиях полиморфизма хлоропластной ДНК у сортов и линий сои *Glycine max*, имеющих в коллекции ООО «Соя-Север». Все анализируемые сорта на основании ПЦР-ПДРФ-анализа подразделили на 3 плазматипа [130]. Последующий анализ хлоропластной ДНК с использованием 7 SSR-маркеров позволил выделить восемь гаплотипов.

Исследование варибельности микросателлитных локусов хлоропластной ДНК 43 образцов перца *Capsicum* [131] показало, что большинство представителей этого рода группируются в комплексы близкородственных видов, группы, выделенные с помощью молекулярного анализа, согласуются с исследованиями морфологических признаков. Более детальное исследование микросателлитных локусов у представителей овощного перца (*C. annuum*) показало крайне низкую степень полиморфизма хлДНК этого вида – у подавляющего большинства образцов детектировался один тип аллелей. Такая низкая варибельность пластома культурных *C. annuum* согласуется с данными RFLP-, RAPD-, ISSR- и AFLP-анализов генома.

Исследования изменчивости хлДНК с помощью микросателлитных маркеров интенсивно проводятся для семейств *Pinaceae*, *Poaceae*, *Solanaceae*. Нами было показано существование межсортового полиморфизма хлоропластного генома ржи (*Secale cereale*) – исследованные сорта белорусской селекции четко дифференцировались на 7 гаплотипов, что подтверждают полученные ранее данные RAPD-анализа оргanelльных ДНК [57]. Кроме того, использование хлоропластных SSR-маркеров ржи для межсортовой идентификации представляется более целесообразным, чем ядерных, так как микросателлитные последовательности пластид являются более константными внутрисортowymi характеристиками у этой культуры. Вследствие чрезвычайно высокого внутрисортowego полиморфизма ржи, связанного с перекрестным опылением, SSR-районы ядерного генома высоко полиморфны и соответственно их использование для идентификации сортов неперспективно [132].

Применение методов ПЦР-анализа геномов органелл в популяционной генетике позволило выявить дополнительный резерв генетической изменчивости растений, одновременно продемонстрировав ее сокращение в результате окультуривания. В процессе одомашнивания и селекции полиморфизм генов в популяциях культурных растений по сравнению с дикими формами снижается вследствие эффекта «бутылочного горлышка» (рис. 7.3).

Подобное явление отмечают для многих видов культурных растений – картофеля, томаты, рис, подсолнечник. Так, Provan et al. [128], исследуя повторяющиеся последовательности хлоропластной ДНК, обнаружили 25 гаплотипов среди 31 вида рода *Hordeum*. При этом 11 гаплотипов было выявлено внутри подвида *H. vulgare* ssp. *spontaneum* при исследовании 51 популяции. Однако 101 европейский сорт, представляющий подвид *H. vulgare* ssp. *vulgare*, принадлежал к одному общему гаплотипу, обнаруженному также среди линий из диких популяций (*landraces*) культурного ячменя *H. vulgare* ssp. *vulgare*.

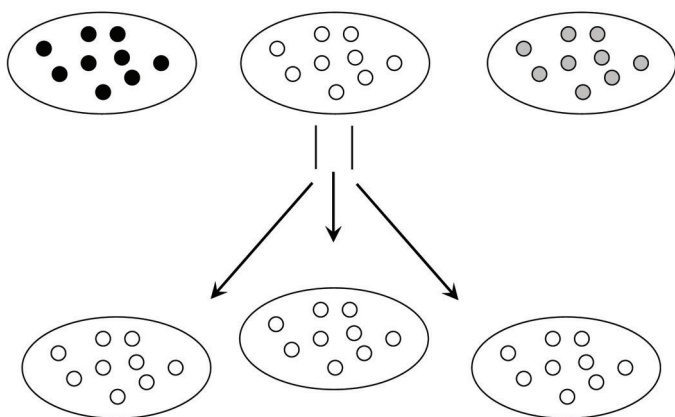


Рис. 7.3. Эффект «бутылочного горлышка»

Результаты исследований, проведенных в нашей лаборатории, свидетельствуют о низком уровне изменчивости оргanelльных геномов культурных растений – при анализе 69 сортообразцов *H. vulgare* с использованием 7 микросателлитных маркеров выявлено лишь 3 плазматипа (табл. 7.6) [133]. Эти данные согласуются с результатами Provan et al. [128].

Таблица 7.6. Исследованные образцы *Hordeum vulgare* L.

Страна происхождения	Сорт	Тип хп ДНК
Беларусь	Криничный, Зазерский 85, Талер, Сталы, Сябра, Гонар, Атаман, Маентак, Дивосны, Виват, Якуб, Гастинец, Прима Беларуси, Визит	1
Украина	Харьковский 74, Харьковский 84, Одесский 100, Вестник, Романтик, Днепровский 16, Агонт, Гетмань, Пивденный, Чаривний, Галактик, Орфей	1
	Оболонь	3
Россия	Новосибирский 80, Московский 3, Нарымчанин, Омский 85, Рассвет, Омский 86	1
	Ранний 1	2
Эфиопия	Abyssinian 1124, Местный образец(4 формы)	1
	Wollamo Sadado	2
Мексика	Местный образец (2 формы)	1
Нидерланды	Effendi, Cebeco 6723, Cebeco 6727	1
Швеция	Bente, Вежа	1
	Роланд	3
США	Hembar, C. I.15532	1
Канада	Конквист	1
	Brock	2
Дания	Sigurd Sejet, Sewa	1
Камерун	Ethiopia 13	1
Франция	Grindor, Leila	1
Финляндия	Jo 1389, Инари	1
Германия	Баронесса, Тюрингия	1
Польша	Атол, Стратус	1
Казахстан	Медикум 85	1
Латвия	Имула	1
Чехословакия	СЕ 334	1
Австрия	Антьяго	1

Как видно из табл. 7.6, сортообразцы из разных стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки показывают удивительную однородность хлоропластной ДНК, а пять отличающихся форм распределены независимо друг от друга по трем континентам. Сходные данные показаны для многих культурных форм. Так, при исследовании полиморфизма хлоропластной ДНК 26 диких популяций и 15 культурных линий подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) с помощью SSR-маркеров было выявлено 45 гаплотипов. Наибольшая частота встречаемости – 10,7%; 17 диких форм обладали уникальными гаплотипами, в то время как практически все культурные линии обладали одинаковым типом хлоропластной ДНК. Данный тип является вторым по частоте среди диких форм и составляет у них 6,7% [134]. Анализ микросателлитных локусов у 178 сортов картофеля из Великобритании показал необычайно низкую степень полиморфизма хлДНК культурных *Solanum tuberosum* – даже с использованием высокоразрешающего SSR-метода выявлено преобладание единственного типа цитоплазмы [135].

Низкий уровень изменчивости органельной ДНК является, по-видимому, следствием процессов окультуривания. Данные результаты указывают на крайне низкий уровень генетического разнообразия культурного ячменя, подсолнечника, картофеля.

Снижение уровня полиморфизма органельных геномов отмечается как для двудольных – картофель, томаты, соя, тыквенные, так и для некоторых видов однодольных растений. В начале 1960-х годов основная масса кукурузы производилась на одном типе цитоплазмы – Т-типе. Растения с данным типом цитоплазмы оказались особенно восприимчивы к патогену, вырабатываемому паразитом *Helminthosporium maydis*. В результате кукурузный пояс США был поражен сильной эпифитотией, нанеся колоссальные убытки сельскому хозяйству США и Филиппин, что показало важность исследования цитоплазматических генов в селекции. Множество проведенных исследований показали, что в большинстве случаев огромное количество сортов одного вида, используемых на больших территориях, чаще всего имеют общего предка по материнской линии и, следовательно, несут одну и ту же цитоплазму.

Например, около 100 сортов сои в США происходят по материнской линии от одного китайского сорта, обеспечивая 80% площадей посева этой культуры, или 50 млн т в год, или 60% всего мирового производства. В случае если появится специфический паразит, поражающий растения именно с такой цитоплазмой, это может существенно повлиять на всю экономику – производство мяса, яиц, растительного масла и т. д. [1].

В сравнении с хлоропластным геномом растений и митохондриальным (мт) геномом животных полиморфизм мтДНК растений изучается менее интенсивно. Это объясняется тем, что у растений мт геном имеет более сложную организацию молекулы, крайне низкий уровень нуклеотидных замен наряду с высокой частотой внутримолекулярных рекомбинаций. Все это усложняет его исследование и использование как источник молекулярных маркеров для поиска изменчивости. Тем не менее полиморфизм мтДНК также изучается в рамках исследований эволюции мт генома, популяций растений, их филогении и ЦМС.

Оценка полиморфизма микросателлитных локусов митохондриального генома у пшеницы *Triticum aestivum* и родственных *Aegilops* видов показала, что данная изменчивость невысокая, составляет примерно две трети от хлоропластной. Из 43 образцов на основании изменчивости данных митохондриальных локусов выделено семь митохондриальных гаплотипов, причем у каждого из трех диплоидных видов выделялся отдельный гаплотип, 11 образцов из группы *timopheevi* разделялись на три группы, в то время как 29 образцов *emmer* и *common* попали в одну группу. Данные результаты указывают, что последняя группа с одинаковым гаплотипом сохраняется неизменно в эволюционном ряду с момента образования от диких тетраплоидных к культурным гексаплоидным формам [136].

В ходе филогенетического исследования видов *Oryza* обнаружены многочисленные замещения оснований и инсерции/делеции SSR-повторов и их фланкирующих участков как в митохондриях, так и в хлоропластах, хотя хлоропластные SSR были более информативными вследствие большего разнообразия их последовательностей [137]. Однако изменчивость мт геномов обычно является следствием не мононуклеотидных изменений, а вариацией числа и расположения повторов. В роде *Pinus* с помощью секвенирования выявлен полиморфизм микросателлитной последовательности  $G_n$  межгенного района *nad3-rps12* в митохондриях, который был результатом удлинения или сокращения повторяющегося мотива, а не точечными мутациями в кодирующих районах этих генов [138]. Наряду с SSR повторы могут быть представлены минисателлитно-подобными районами (длина повтора варьирует от 5 до 100 пар нуклеотидов, у микросателлитных последовательностей длина повтора составляет 1–5 нуклеотида), в митохондриальном геноме свеклы обнаружены таких четыре [139].

Снижение цитоплазматического генетического разнообразия в процессе окультуривания и дальнейшей строгой селекции агрономически важных признаков предполагает и введение в культуру новых или редких плазматипов. Не исключено, что уникальные по органелльной ДНК формы будут также уникальными и по ядерным генам или будут способны давать практически важные эффекты взаимодействия органелльных и ядерных генов. В связи с этим оценка уровня полиморфизма хлоропластной ДНК культурных форм, выявление уникальных и редких образцов, создание банков плазматипов очень важны для того, чтобы расширить или по меньшей мере сохранить спектр изменчивости, не утратив при окультуривании потенциально важные плазматипы.

## **7.6. Эффект геномов органелл на экспрессию хозяйственно важных признаков**

С точки зрения практической селекции эффект геномов органелл на хозяйственно важные, в первую очередь количественные, признаки культивируемых растений не столь очевиден, как эффект генома ядра. Существует несколько факторов, которые маскируют эффекты цитоплазматических генов:

1. Многочисленные различия по ядерным генам между вовлекаемыми в скрещивание сортами и сложный характер расщепления для всех количественных признаков.

2. Отсутствие в селекционной практике реципрокной гибридизации, которая, хотя бы предварительно, смогла бы выявить цитоплазматические эффекты.

3. Узкий спектр цитоплазматической изменчивости у возделываемых сортов, при котором большинство вовлекаемых в скрещивание образцов имеет общего родителя по материнской линии и, следовательно, одинаковые геномы органелл.

Моделью, позволяющей выявлять и сопоставлять между собой эффекты генов ядра и органелл, являются алло- и изоплазматические линии растений. Аллоплазматические линии создают путем многократного одностороннего опыления одного родительского (а затем – полученного гибридного) растения пылью другого. В качестве женских родителей и, следовательно, источника цитоплазматической изменчивости, как правило, используют близкие виды, а в качестве отцовского – набор сортов одного вида, различающихся по своим ядерным генам. В результате многократного беккроссирования возникают линии, содержащие набор ядерных генов одного (культурного вида) и набор цитоплазматических генов от целого ряда близких сородичей этого вида.

Самой многочисленной среди подобных коллекций на сегодняшний день является коллекция аллоплазматических пшениц, созданная в Университете Киото [108, 123], состоящая из 552 комбинаций и включающая ядерные геномы 12 сортов гексаплоидной мягкой пшеницы и цитоплазматические геномы 8 различных видов пшениц и 24 видов эгилопсов.

В результате проведенных на таких коллекциях исследований была показана способность геномов цитоплазматических органелл оказывать существенное влияние на признаки продуктивности растений [140, 141], длину вегетационного периода, фертильность пыльцы [108], устойчивость к вредителям [142] и патогенам [143], трансмиссию признаков [144], частоту сестринских хроматидных обменов [145], ультраструктурную организацию пластид и митохондрий [146], морфогенетические процессы [147].

Самым удивительным итогом этих обширных исследований стало установление того факта, что эффект цитоплазматической изменчивости и ядерно-цитоплазматического взаимодействия для большинства количественных признаков был вполне сопоставим с эффектом ядерных генов. По некоторым оценкам [108] он мог достигать 25%. И это притом, что количество генов цитоплазматических органелл в тысячу раз меньше, чем ядерных! Объяснить это несоответствие можно было двумя способами:

1. Цитоплазматические гены очень важны для осуществления энергетических функций хлоропластов и митохондрий, малейшее изменение которых незамедлительно сказывается на продуктивности и приспособленности растений. Отчасти это подтверждалось прямой высокой корреляционной связью между изменением количественных признаков ультраструктуры органелл (особенно хлоропластов) и изменением количественных признаков, связанных с продуктивностью растений, у серии аллоплазматических линий пшениц [146].

2. Можно было предположить также, что при создании аллоплазматических линий использовалась межвидовая (а иногда и межродовая) цитоплазматическая изменчивость, в то время как ядерная изменчивость – только внутривидовая, что могло приводить к завышенной оценке эффекта цитоплазматических генов.



Для того чтобы проверить второе предположение, были созданы изоплазматические линии пшеницы [125, 148] и ячменя [149], которые сочетали в себе цитоплазматические и ядерные гены в пределах одного и того же вида. Изучение изоплазматических линий показало, что эффект цитоплазматических генов и эффекты взаимодействия генов ядра и цитоплазмы действительно могут оказывать достаточно сильное воздействие на формирование признаков продуктивности.

В последние годы в лаборатории нехромосомной наследственности создана большая серия алло- и изоплазматических линий ячменя. Эта серия включает 84 ядерно-плазменные комбинации (7 сортов-доноров ядерного и 12 дикорастущих форм-доноров цитоплазматических геномов). В результате полевых испытаний, проведенных на пяти сериях линий с ядерными геномами пяти сортов *Hordeum vulgare* и цитоплазмами шести форм (*H. vulgare* или *H. spontaneum*), было показано достоверное воздействие фактора цитоплазмы на ряд определяющих продуктивность растений признаков, таких, как высота растений, продуктивная кустистость, длина колоса, число семян с колоса и с растения, масса семян с растения [150]. Необходимо отметить, что на такой признак, как высота растений, достоверное влияние цитоплазмы наблюдалось для всех серий исследованных линий. При этом замещенные линии с ядром сорта Вежа демонстрировали уменьшение высоты растений по отношению к исходному сорту, в то время как для всех остальных серий замена цитоплазмы приводила к увеличению данного показателя. Для серии линий с ядром сортаобразца Гастинец пять из шести цитоплазм достоверно увеличивали большинство исследуемых показателей (рис. 7.4) [150].

С помощью молекулярных исследований было обнаружено, что линии, использовавшиеся при создании замещенных форм ячменя в качестве доноров цитоплазм, различаются между собой по структуре хлоропластной и митохондриальной ДНК (табл. 7.7) [127, 151]. И хотя выявить прямую зависимости параметров продуктивности аллолиний от различий в структуре оргanelльных геномов не удалось, среди использованных доноров цитоплазм можно выделить две

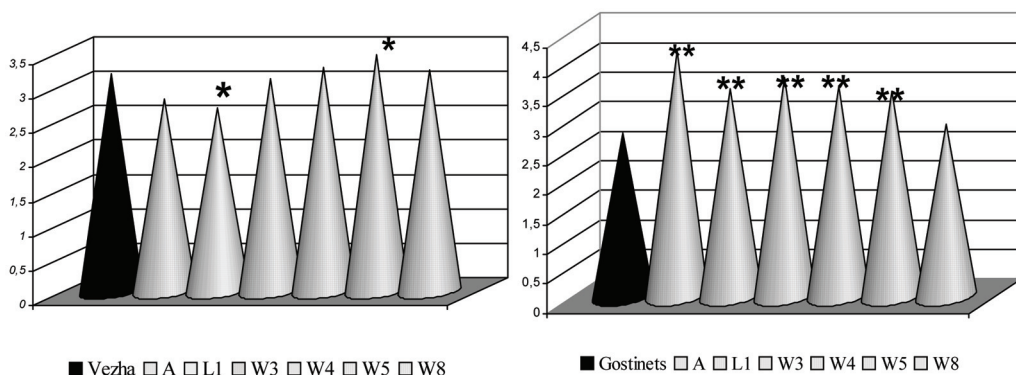


Рис. 7.4. Влияние цитоплазм на признак масса семян с растения в сериях замещенных линий с ядерными геномами сортов Вежа и Гостинец в сравнении с исходными сортами: различия достоверны при: \*  $P < 0,05$ ; \*\* –  $P < 0,01$

**Таблица 7.7. Сочетание типов хлоропластных и митохондриальных геномов  
в коллекции замещенных линий ячменя**

Типы хлоропластной ДНК	Типы митохондриальной ДНК			
	<b>A</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>
1	<b>I</b> W10, Atlas, Himalaya			
2	<b>II</b> L1, L2			
3	<b>III</b> W7, W4	<b>V</b> W8	<b>VI</b> W9	
4	<b>VII</b> W1			<b>VIII</b> W5
5	<b>IX</b> W3			

**Примечание:** I–IX – номера плазматипов, обнаруженных в коллекции.

группы: с менее и с более выраженным влиянием на продуктивность. При этом цитоплазмы, оказывающие меньшее влияние, принадлежат к четырем различным группам по их хлоропластной ДНК, в то время как линии, чьи цитоплазмы оказывали наибольший модифицирующий эффект, оказались близки между собой и по оргanelльной ДНК.

Создание алло- и изоплазматических линий приводит к нарушению эволюционно сбалансированной системы ядро–цитоплазма. Поэтому очень часто замена цитоплазмы приводит к ухудшению ряда показателей продуктивности или даже к стерильности гибридов. Однако в некоторых случаях, наоборот, наблюдается явление ядерно-плазменного гетерозиса, когда аллоплазматическая линия превосходит эуплазматический аналог – наблюдается улучшение таких показателей, как устойчивость к патогенам, содержание белка, масса 1000 зерен и т. д. Так, например, у пшеницы сорта *Chinese Spring* на цитоплазме *Ae. squarosa* обнаружено проявление ядерно-плазменного гетерозиса по высоте растения, числу продуктивных стеблей и массе 1000 зерен [152].

Полученные данные подтверждают, что изменчивость оргanelльных генов вносит достаточно большой вклад в общую генотипическую изменчивость растений. Естественно, что этот вклад может быть существенно модифицирован ядерно-цитоплазматическим взаимодействием и влиянием средовых факторов, что необходимо учитывать в селекции при использовании потенциала цитоплазматической изменчивости. Изменчивость генов оргanelл при взаимодействии как со средовыми факторами, так и с ядерными генами может создавать высокозначимые эффекты отдельных ядерно-плазменных комбинаций при определенных условиях среды. Поэтому, изменяя ядерно-плазменные комбинации, можно увеличивать урожайность. Так, например, при создании двух сортов пшеницы французской селекции *Rendezvous* и *Roazon* был успешно использован цитоплазматический геном *Ae. ventricosa* [153].

Известно, что структура и функционирование хлоропластов и митохондрий находятся под контролем не только их собственных генов, но и под контролем генов ядра. В связи с этим аллолинии, несущие разные ядра, но имеющие одинаковые геномы органелл, будут различаться между собой по ряду тех или иных функциональных показателей экспрессии органельных геномов. Возможно, что именно этим можно объяснить появление противоречивых данных, касающихся влияния того или иного цитоплазматического фона на экспрессию ядерных генов у различных линий, а также другие особенности функционирования неродственных ядерных геномов в «идентичных» цитоплазмах.

В целом можно предположить, что положительный эффект нового сочетания ядерных и цитоплазматических геномов на те или иные признаки, характеризующие продуктивность или приспособленность растений, связан с благоприятной комплементацией белковых и ферментных комплексов, часть из которых кодируется генами ядра, в то время как другая часть – генами самих органелл, что приводит к более эффективному функционированию самих энергетических органелл. Кроме того, экспрессия ядерных и цитоплазматических геномов находится под взаимным контролем, и новые геномные сочетания могут приводить к изменению экспрессии генных продуктов.

В практическом отношении создание и изучение растений с замещенной цитоплазмой является тем инструментом, который не только может выявлять эффекты изменений в геномах пластид и митохондрий на те или иные агрономические признаки, но и сами эти линии могут явиться хорошим исходным селекционным материалом, позволяющим использовать потенциал изменчивости геномов цитоплазматических органелл.

Детальная идентификация структуры и точная локализация генов, обеспечивающих ядерно-цитоплазматическую совместимость, позволит осуществлять целенаправленную селекцию межвидовых гибридов и более полно использовать не только ядерное, но также и цитоплазматическое разнообразие растений для достижения задач практической селекции.

### **7.7. Эффект геномов органелл на трансмиссию и рекомбинацию ядерных генов**

Одним из фундаментальных принципов менделевской генетики является равная вероятность распределения и передачи в потомстве гетерозиготных организмов доминантных и рецессивных аллелей и, как следствие этого, предсказуемость результатов их расщепления. В то же время существует феномен нарушения расщепления, известный под терминами «meiotic drive» или «segregation distortion» (SD).

У животных этот феномен изучен более детально, чем у растений. Для конкретных случаев выдвинуты гипотезы механизмов нарушения расщепления [154].

У растений нарушение аллельных частот расщепления описано для видов *Beta vulgaris* L., *Helianthus annuus* L., *Solanum tuberosum*, *Oryza sativa*, *Triticum dicoccoides* и многих других [155]. Чаще всего смещение расщепления появляется

по причине отбора мужских гамет, вызванного влиянием среды или различной конкурентной способности генетически вариабельной пыльцы. Во многих случаях – это смещение расщепления по одному или более маркерным генам, которое объясняется их сцеплением с некоторыми генетическими факторами, влияющими на функции гамет [156].

Несмотря на огромное количество фактов нарушения менделевских законов расщепления у растений, конкретные механизмы этого явления пока не описаны, хотя имеются гипотезы и предположения. Одна из наиболее теоретически обоснованных гипотез рассматривает действие конверсионной силы между двумя аллелями одного гена. Гетерозиготы, несущие один нормальный аллель и один аллель с делецией в несколько пар оснований, часто продуцируют больше нормальных аллелей, чем ожидается теоретически из соотношения 1:1. Этот эффект связан с уклоном в конверсионном процессе, благоприятствующем более протяженному аллелю [157]. С теоретической точки зрения, данный сдвиг в конверсионном процессе противодействует молекулярному повреждению генома. Однако величина сдвига порой больше зависит от условий среды, чем от типа мутантного локуса и его генетического окружения [157, 158].

Влияние цитоплазмы как возможного фактора, изменяющего трансмиссию хромосом, вероятно, впервые, продемонстрировано в экспериментах с *Vicia faba*. Было показано, что ядерные аллели хлорофиллдефектности у *V. faba* нормально трансмиссируются в плазмоне подвида *typica*, в то время как в плазмоне подвида *variegata* трансмиссируется только рецессивный, а в плазмоне *subtipica* – только доминантный аллель [159].

Различная трансмиссия ядерных генов и хромосом как результат воздействия факторов цитоплазмы описана для картофеля *Solanum chacoense*, гибридов трикала и пшеницы, пшеницы, ячменя [155, 160].

Выявлены эффекты цитоплазматических факторов на частоту митотических (сестринских хроматидных обменов) как для аллоплазматических линий пшеницы [145], так и для изоплазматических линий ячменя [161, 162]. При этом эффект цитоплазм на митотическую рекомбинацию был локусоспецифическим: введение новых цитоплазм могло приводить к увеличению частоты сестринских хроматидных обменов в одних участках хромосом и уменьшению в других. Показан также эффект внутривидового замещения цитоплазмы на частоту мейотических рекомбинаций (частоту хиазмообразования) у ячменя [163].

В лаборатории нехромосомной наследственности для исследования цитоплазматических эффектов на трансмиссию и рекомбинацию ряда морфологических и молекулярных маркерных локусов были созданы шесть пар реципрокных гибридных популяций ячменя на основе аллоплазматических линий.

Исследуемые гибридные популяции были получены от реципрокных скрещиваний по следующим схемам:

$[Роланд(Wy) \times МД] \times Роланд$  – прямое скрещивание;

$Роланд \times [Роланд(Wy) \times МД]$  – обратное скрещивание,

где *Роланд* – сорт-источник ядерного генома (*Hordeum vulgare*); *Роланд*(Wy) – аллоплазматические линии с ядром сорта *Роланд* на цитоплазмах диких форм W3,

*W4*, *W5*, *W8* и *W9* (*H. spontaneum*); *МД* – тестерная линия, несущая ряд доминантных аллелей различных морфологических маркерных признаков.

Данная схема скрещиваний позволяла проанализировать отклонения в расщеплении под влиянием той или иной цитоплазмы и связать эти отклонения с избирательной передачей мужских либо женских гамет у конкретных ядерно-плазменных комбинаций.

При исследовании указанных гибридных комбинаций оказалось, что ожидаемое расщепление 1:1 сохранялось только для двух из семи рассматриваемых признаков: *Blp* – черная лемма и перикарпий (1HL), и *Hsh* – опушенное влагалище листа (4HL). Что касается таких признаков, как блестящий колос, красная лемма и перикарпий, опушенная листовая пластинка, фуркатная ость и длинная ость наружной колосковой чешуи, то равновероятное распределение их аллелей нарушалось под воздействием той или иной цитоплазмы.

При этом действие самих цитоплазматических факторов было неоднозначным. Так, цитоплазмы *W3* и *W4* вызывали нарушение расщепления только по одному признаку – красная лемма и перикарпий и блестящий колос соответственно. При этом цитоплазма *W3* вызывала снижение, а цитоплазма *W4* – увеличение доли доминантных аллелей. Однако в обоих случаях действие цитоплазматических факторов проявлялось в тех скрещиваниях, когда образец с замещенной цитоплазмой выступал в качестве отцовского родителя. Следовательно, неравновероятное распределение аллелей в этих случаях так или иначе связано с мужскими гаметами. В то же время действие цитоплазмы *W5*, также вызывая нарушения при образовании и/или передаче мужских гамет, приводило как к снижению (в случае признака опушенная листовая пластинка), так и к увеличению (в случае признака фуркатная ость) доли доминантных аллелей. Кроме того, цитоплазматические факторы линии *W5* приводили к достоверному нарушению расщепления по трем изученным молекулярным (микросателлитным) маркерным локусам 5Н-группы сцепления [164]. Воздействие цитоплазмы *W9*, напротив, проявлялось в скрещивании, когда образец с замещенной цитоплазмой был взят в качестве материнского родителя. Что же касается цитоплазмы *W8*, то нарушение расщепления в этом варианте наблюдалось в обоих направлениях скрещиваний [165].

В целом нарушения расщепления чаще всего наблюдались в тех скрещиваниях, когда образец с замещенной цитоплазмой являлся отцовским родителем. Также в большинстве зафиксированных случаев смещение расщепления по морфологическим признакам происходило в сторону увеличения доли доминантных аллелей.

При использовании молекулярных маркеров было также достаточно убедительно показано влияние органелльных геномов и на процесс рекомбинации ядерных локусов. При изучении трех сцепленных молекулярных маркеров было показано, что введение новой цитоплазмы в ряде случаев приводило к достоверному снижению процента рекомбинации между этими маркерами. При этом указанный эффект чаще имел место при образовании мужских, нежели женских, гамет [164].

Суммируя изложенные выше факты, можно прийти к заключению, что цитоплазматические геномы способны оказывать значительное влияние на частоту определенных ядерных аллелей, возможно, за счет влияния на процессы рекомбинации или преимущественного участия в оплодотворении гамет, несущих те или иные комбинации ядерных и цитоплазматических генов. Это позволяет объяснить часто наблюдаемые селекционерами феномены различий в количестве отбираемых трансгрессивных форм в гибридных популяциях в зависимости от направления скрещивания одних и тех же исходных родительских сортов. Вероятно, это может происходить в силу того, что определенные ядерно-плазменные комбинации приводят к изменению рекомбинационных процессов и/или процессов гаметной или зиготной селекции. Можно предположить, что в недалеком будущем эти эффекты геномов органелл на рекомбинацию и трансмиссию ядерных генов смогут быть использованы в селекционных программах.

Таким образом, исследования последних десятилетий убедительно доказали важную роль геномов пластид и митохондрий в функционировании растительной клетки. Изменчивость этих геномов является все еще не достаточно эффективно используемым в практической селекции мощным дополнительным резервом общей генотипической изменчивости.

Использование геномов органелл в новых селекционных стратегиях возможно по нескольким направлениям:

1. Введение в генофонд культивируемых растений новых плазматипов от их ближайших диких сородичей, утерянных в ходе селекционного процесса, с целью создания новых геномных комбинаций, способных повышать адаптивность и продуктивность растений.

2. Поиск (подбор) ядерно-цитоплазматических геномных комбинаций, обеспечивающих создание функциональной системы цитоплазматической мужской стерильности растений, позволяющей производить гибридные гетерозисные семена в промышленных масштабах.

3. Использование эффекта межгеномных взаимодействий на процессы гаметной и зиготной селекции и рекомбинации ядерных генов с целью повышения выхода полезных рекомбинантных и трансгрессивных растений из гибридных комбинаций.

4. Реконструкция органельных геномов с целью привнесения в них новых генов для усиления экспрессии и сохранения новых свойств в ряду поколений благодаря материнской трансмиссии, отсутствию рекомбинаций и расщепления.

5. Преодоление несовместимости в отдаленных скрещиваниях путем изменения в геномах как органелл, так и ядра, для гармонизации межгеномных взаимодействий растительной клетки.

## Литература

1. Давыденко О. Г. Нехромосомная наследственность: Курс лекций / О. Г. Давыденко. – Минск, 2001. – 189 с.
2. Даниленко Н. Г., Давыденко О. Г. Миры геномов органелл. – Минск, 2003. – 494 с.
3. Gray M. W. Origin and evolution of DNA // Annu. Rev. Cell Biol. – 1989. – Vol. 5. – P. 25–50.
4. Sugiura M. The chloroplast genome // Plant Mol. Biol. – 1992. – Vol. 19. – P. 149–168.



5. Юрина Н. П., Одинцова М. С. Сравнительная характеристика структурной организации геномов хлоропластов и митохондрий растений // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 1. – С. 5–22.
6. Ogiwara Y., Isono K., Kojim T., Endo A. Structural features of a wheat plastome as revealed by complete sequencing of chloroplast DNA // Mol. Genet. Genomic. – 2002. – Vol. 266. – P. 740–746.
7. Kress W. J., Wurdack K. J., Zimmer E. A., Weigt L. A., Janzen D. H. Use of DNA barcodes to identify flowering plants // PNAS. – 2005. – Vol. 102, N 23. – P. 8369–8374.
8. Sugita M., Sugiura M. Regulation of gene expression in chloroplasts of higher plants // Plant Molecular Biology. – 1996. – Vol. 32. – P. 315–326.
9. Shimada H., Sugiura M. Fine structural features of the chloroplast genome: comparison of the sequenced chloroplast genomes // Nucl. Acids Research. – 1991. – Vol. 19. – P. 983–995.
10. Clegg M. T., Gaut B. S., Learn G. H., Morton B. R. Rates and patterns of chloroplast DNA evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – Vol. 91. – P. 6795–3902.
11. Palmer J. Plastid chromosomes: structure and evolution // The molecular biology of plastids. Cell culture and somatic cell genetics of plants / L. Bogorad, I. Vasil (eds.) – San Diego, 1992. – Vol. 7A. – P. 5–53.
12. Whittier R. F., Sugiura M. Plastid chromosomes from vascular plants – genes // Cell Organelles / R. G. Herrmann (ed.). – Wien, 1992. – P. 164–182.
13. Gray M. W., Lang B. F. Transcription in chloroplasts and mitochondria: a tale of two polymerases // Trends Microbiol. – 1998. – Vol. 6. – P. 1–3.
14. Hagemann R., Hagemann M., Bock R. Genetic extranuclear inheritance: plastid genetics // Progress in Botany. – 1998. – Vol. 59. – P. 108–130.
15. Hoch B., Maier R. M., Appel K. et al. Editing of a chloroplast mRNA by creation of an initiation codon // Nature. – 1991. – Vol. 353. – P. 178–180.
16. Даниленко Н. Г. РНК-эдитинг: генетическая информация корректируется после транскрипции // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 3. – С. 294–316.
17. Cosa B. De, Moar W., Lee S.-B. et al. Overexpression of the Btcr2Aa2 operon in chloroplasts leads to formation of insecticidal crystals // Nat. Biotechnol. – 2001. – Vol. 19. – P. 71–74.
18. Staub J. M., Maliga P. Expression of a chimeric uidA gene indicates that polycistronic mRNAs are efficiently translated in tobacco plastids // Plant J. – 1995. – Vol. 7. – P. 845–848.
19. Staub J. M., Maliga P. Long regions of homologous DNA are incorporated into the tobacco plastid genome by transformation // Plant Cell. – 1992. – Vol. 4. – P. 39–45.
20. Ruf S., Hermann M., Berger I. J. et al. Stable genetic transformation of tomato plastids and expression of a foreign protein in fruit // Nature Biotechnology. – 2001. – Vol. 19. – P. 870–875.
21. Daniell H., Datta R., Varma S. et al. Containment of herbicide resistance through genetic engineering of the chloroplast genome // Nat. Biotechnol. – 1998. – Vol. 16. – P. 345–348.
22. Svab Z., Maliga P. High-frequency plastid transformation in tobacco by selection for a chimeric aadA gene // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1993. – Vol. 90. – P. 913–917.
23. Allison L. A., Maliga P. Light – responsive and transcription-enhancing elements regulate the plastid psbD core promoter // EMBO J. – 1995. – Vol. 14. – P. 3721–3730.
24. Bock R., Kossel H., Maliga P. Introduction of a heterologous editing site into the tobacco plastid genome: the lack of RNA editing leads to a mutant phenotype // EMBO J. – 1994. – Vol. 13. – P. 4623–4628.
25. Bock R., Maliga P. Correct splicing of a group II intron from a chimeric reporter gene transcript in tobacco plastids // Nucleic Acids Res. – 1995. – Vol. 23. – P. 2544–2547.
26. Staub J. M., Maliga P. Extrachromosomal elements in tobacco plastids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – Vol. 91. – P. 7468–7472.
27. Nass M. M. K., Nass S. Intrachromosomal fibers with DNA characteristics. I. Fixation and electron staining reactions // J. Cell Biol. – 1963. – Vol. 19. – P. 593–611.
28. Nass S., Nass M. M. K. Intrachromosomal fibers with DNA characteristics. II. Enzymatic and other hydrolytic treatments // J. Cell Biol. – 1963. – Vol. 19. – P. 613–629.
29. Levings C. S. III., Brown G. G. Molecular Biology of Plant Mitochondria // Cell. 1989. – Vol. 56. – P. 171–179.
30. Leaver C. J., Gray M. W. Mitochondrial genome organization and expression in higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1982. – Vol. 33. – P. 373–402.

31. Palmer J. D., Herbon L. A. Unicircular structure of the *Brassica hirta* mitochondrial genome // Curr. Genet. – 1987. – Vol. 11. – P. 565–570.
32. Handa H. The complete nucleotide sequence and RNA editing content of the mitochondrial genome of rapeseed (*Brassica napus* L.): comparative analysis of the mitochondrial genomes of rapeseed and *Arabidopsis thaliana* // Nucleic Acids Research. – 2003. – Vol. 31, N 20. – P. 5907–5916.
33. Noutsos C., Richly E. and Leister D. Generation and evolutionary fate of insertions of organelle DNA in the nuclear genomes of flowering plants // Genome Res. – 2005. – Vol. 15. – P. 616–628.
34. Knoop V. The mitochondrial DNA of land plants: peculiarities in phylogenetic perspective // Curr. Genet. – 2004. – Vol. 46, N 3. – P. 123–139.
35. Wolfe K. H., Li W. H., Sharp P. M. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1987. – Vol. 84. – P. 9054–9058.
36. Parkinson C. L., Mower J. P., Qiu Y.-L., Shirk A. J., Song K., Young N. D., de Pamphilis C. W. and Palmer J. D. Multiple major increases and decreases in mitochondrial substitution rates in the plant family Geraniaceae // BMC Evolutionary Biology. – 2005. – Vol. 5. – P. 73–85.
37. Kemble R. J., Bedbrook J. R. Low molecular weight circular and linear DNA in mitochondria from normal and male sterile *Zea mays* cytoplasm // Nature. – 1980. – Vol. 284. – P. 565–566.
38. Dale R. M. K., Duesing J. H., Keene D. Supercoiled mitochondrial DNA from plant tissue culture cells // PNAS. – 1981. – Vol. 78. – P. 4453–4457.
39. Palmer J. D., Shields C. R., Cohen D. B., Orton T. J. An unusual mitochondrial DNA plasmid in the genus *Brassica* // Nature. – 1983. – Vol. 301. – P. 725–728.
40. Schardl C. L., Lonsdale D. M., Pring D. R., Rose K. R. Linearization of maize mitochondrial chromosomes by recombination with linear episomes // Nature. – 1984. – Vol. 310. – P. 292–296.
41. Clifton S. W., Minx P., Fauron C. M., Gibson M. et al. Sequence and comparative analysis of the maize NB mitochondrial genome // Plant Physiol. – 2004. – Vol. 136. – P. 3486–3503.
42. Kubo T., Nishizawa S., Sugawara A., Itchoda N., Estiati A., Mikami T. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) reveals a novel gene for tRNACys (GCA) // Nucleic Acids Res. – 2000. – Vol. 28. – P. 2571–2576.
43. Notsu Y., Masood S., Nishikawa T., Kubo N. et al. The complete sequence of the rice (*Oryza sativa* L.) mitochondrial genome: frequent DNA sequence acquisition and loss during the evolution of flowering plants // Mol. Genet. Genomics. – 2002. – Vol. 268. – P. 434–445.
44. Sugiyama Y., Watase Y., Nagase M., Makita N., Yagura S., Hirai A., Sugiura M. The complete nucleotide sequence and multipartite organization of the tobacco mitochondrial genome: comparative analysis of mitochondrial genomes in higher plants // Mol. Genet. Genomics. – 2005. – Vol. 272. – P. 603–615.
45. Ogiwara Y., Yamazaki Y., Murai K., Kanno A., Terachi T. et al. Structural dynamics of cereal mitochondrial genomes as revealed by complete nucleotide sequencing of the wheat mitochondrial genome // Nucleic Acids Research. – 2005. – Vol. 33, N 19. – P. 6235–6250.
46. Maxwell D. P., Wang Y., McIntosh L. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1999. – Vol. 96. – P. 8271–8276.
47. Xie Z., Chen Z. Salicylic acid induces rapid inhibition of mitochondrial electron transport and oxidative phosphorylation in tobacco cells // Plant Physiol. – 1999. – Vol. 120. – P. 217–226.
48. McIntosh L., Eichler T., Gray G., Maxwell D., Nickels R., Wang Y. Biochemical and genetic controls exerted by plant mitochondria // Biochim. et bioph. acta-bioenerg. – 1998. – Vol. 1365, N 1-2. – P. 278–284.
49. Karpova O. V., Kuzmin E. V., Elthon T. E., Newton K. J. Differential expression of alternative oxidase genes in maize mitochondrial mutants // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 3271–3284.
50. Nagata N., Saito C., Sakai A., Kuroiwa H. and Kuroiwa T. The selective increase or decrease of organellar DNA in generative cells just after pollen mitosis one controls cytoplasmic inheritance // Planta. – 1999. – Vol. 209. – P. 53–65.
51. Zhang Q., Liu Y. Sodmergen Examination of the cytoplasmic DNA in male reproductive cells to determine the potential for cytoplasmic inheritance in 295 angiosperm species // Plant Cell Physiol. – 2003. – Vol. 44. – P. 941–51.
52. Reboud X. and Zeyl C. Organelle inheritance in plants // Heredity. – 1994. – Vol. 72. – P. 132–140.

53. Sodmergen, Zhang Q., Zhang Y., Sakamoto W. and Kuroiwa T. Reduction in amounts of mitochondrial DNA in the sperm cells as a mechanism for maternal inheritance in *Hordeum vulgare* // *Planta*. – 2002. – Vol. 216. – P. 235–244.
54. Sinyavskaja M., Aksyonova E., Dubovets N., Zabenkova K., Danilenko N., Davydenko O. Alloplasmic wheat with rye cytoplasm: peculiarities of organelle genomes integration and inheritance // *Proc. Int. Conf. «Genetic Collections, Isogenic and alloplasmic lines»*. Jul 30–Aug 3, 2001. – Novosibirsk. – 2001. – P. 104–107.
55. Aksyonova E. A., Siniauskaya M. G., Dubovets N. I., Zabenkova K. I., Danilenko N. G., Davydenko O. G. Some aspects of nuclear-cytoplasmic compatibility in alloplasmic wheat with rye cytoplasm // *Материалы конференции «Сельскохозяйственная биотехнология»*. Горки, 3–6 декабря, 2001. – Горки, 2002. – С. 119–122.
56. Синявская М. Г., Аксенова Е. А., Першина Л. А., Коваль С. Ф., Даниленко Н. Г., Давыденко О. Г. Изменение ДНК хлоропластов и митохондрий при отдаленной гибридизации у злаков // *Информационный вестник ВОГИС*. – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 505–511.
57. Синявская М. Г., Даниленко Н. Г., Давыденко О. Г., Ермишина Н. М., Белько Н. Б., Гордей И. А. Наследование оргanelльных ДНК у гибридов ржи (*Secale cereale* L.) и тритикале (*x Triticale Thch.*) // *Генетика*. – Т. 40, № 2. – 2004. – С. 218–223.
58. Aksyonova E., Sinyavskaya M., Danilenko N., Pershina L., Nakamura C., Davydenko O. Heteroplasmy and paternally oriented shift of the organellar DNA composition in barley–wheat hybrids during backcrosses by wheat parents // *Genome*. – 2005. – Vol. 48, N 5. – P. 761–769.
59. Asakura N., Nakamura C. and Ohtsuka I. Homoeoallelic gene *Ncc-tmp* of *Triticum timopheevii* conferring compatibility with the cytoplasm of *Aegilops squarrosa* in the tetraploid wheat nuclear background // *Genome*. – 2000. – Vol. 43. – P. 503–511.
60. Палилова А. Н. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений. – Минск, 1969. – 211 с.
61. Турбин Н. В., Палилова А. Н. Генетические основы цитоплазматической мужской стерильности у растений. – Минск, 1975. – 184 с.
62. Палилова А. Н., Турбин Н. В., Серпокрылова Л. С. Цитохимическое изучение активности дыхательных ферментов в пыльниках стерильных и фертильных линий кукурузы // *Докл. АН. Сер. биол. наук*. – 1966. – Т. 169, № 3. – С. 677–679.
63. Палилова А. Н., Турбин Н. В., Атрашенок Н. В. Электронномикроскопическое изучение семяпочек кукурузы с различной цитоплазмой // *ДАН. Сер. биол. наук*. – 1967. – Т. 176, № 1. – С. 202–204.
64. Протасевич Р. Т. Морфолого-анатомические особенности растений с мужской стерильностью. – Минск, 1984. – 105 с.
65. Levings C. S. III, Pring D. R. Restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA from normal and Texas cytoplasmic male sterile maize // *Science*. – 1976. – Vol. 193. – P. 158–160.
66. Frank S. A. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility // *Amer. Natur.* – 1989. – Vol. 133. – P. 345–376.
67. Hanson M. R. Plant mitochondrial mutations and male sterility // *Annu. Rev. Genet.* – 1991. – Vol. 25. – P. 461–486.
68. Levings C. S. III. The Texas cytoplasm of maize: cytoplasmic male sterility and disease susceptibility // *Science*. – 1990. – Vol. 250. – P. 942–947.
69. Nair C. K. K. Mitochondrial genome organization and cytoplasmic male sterility in plants // *J. Biosci.* – 1993. – Vol. 18. – P. 407–422.
70. Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Генетический контроль цитоплазматической мужской стерильности растений: состояние проблемы и современные подходы для ее исследования // *Генетика*. – 2000. – Т. 36, № 4. – С. 437–450.
71. Hanson M. R. and Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // *The Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16. – P. 154–169.
72. Хаджинов М. И. Стерильность у междурасовых гибридов сорго // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. – 1937. – Сер. 2, № 7. – С. 417–446.
73. Kihara H. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations // *Cytologia*. – 1951. – Vol. 16. – P. 177–193.

74. Wilson J. A., Ross W. M. Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm // Wheat Info. Service. – 1962. – Vol. 14. – P. 29–30.
75. Крупнов В. А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. – М., 1973. – 279 с.
76. Leclercq P. Une stérilité male cytoplasmique chez le tournesol // Ann. Amél. Plant. – 1969. – Vol. 19. – S. 99–106.
77. Burk L. G. An interspecific bridge-cross: *Nicotiana repanda* through *N. sylvestris* to *N. tabacum* // J. Hered. – 1967. – Vol. 58. – P. 215–218.
78. Gerstel D. U. Cytoplasmic male sterility in *Nicotiana* (a review) // NC Agric. Exp. Stn. Tech. Bull. – 1980. – Vol. 263. – P. 1–31.
79. Braun C. J., Brown G. G., Levings C. S. III. Cytoplasmic male sterility / In Plant gene research: Cell organelles. – Wein, 1992. – P. 219–245.
80. Duvick D. N. Cytoplasmic pollen sterility in corn // Adv. Genet. – 1965. – Vol. 13. – P. 1–55.
81. Laughnan J. R., Gabay-Laughnan S. Cytoplasmic male sterility in maize // Annu. Rev. Genet. – 1983. – Vol. 17. – P. 27–48.
82. Dewey R. E., Levings C. S. III., Timothy D. H. Novel recombinations in the maize mitochondrial genome produce a unique transcriptional unit in the Texas male-sterile cytoplasm // Cell. – 1986. – Vol. 44. – P. 439–449.
83. Gallagher L. J., Betz S. K., Chase C. D. Mitochondrial RNA editing truncates a chimeric open reading frame associated with S male-sterility in maize // Curr. Genet. – 2002. – Vol. 42. – P. 179–184.
84. Xiao H., Zhang F., Zheng Y. The 5' stem-loop and its role in mRNA stability in maize S cytoplasmic male sterility // Plant J. – 2006. – Vol. 47. – P. 864–872.
85. Dill C. J., Wise R. P., Schnable P. S. Rf8 and Rf\* mediate unique T-urf13- transcript accumulation, revealing a mitochondrial consensus sequence associated with RNA processing and restoration of pollen fertility in T-cytoplasm maize // Genetics. – 1997. – Vol. 147. – P. 1367–1379.
86. Wise R. P. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize // J. Hered. – 1999. – Vol. 90, N 3. – P. 380–385.
87. Wen L., Chase C. D. Pleiotropic effects of a nuclear restorer of fertility locus on mitochondrial transcripts in male-fertile and S male-sterile maize // Curr. Genet. – 1999. – Vol. 35, N 5. – P. 521–526.
88. Horn R., Friedt W. CMS sources in sunflower: different origin but same mechanism? // Theor. Appl. Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 195–201.
89. Monéger F., Smart C. J., Leaver C. J. Nuclear restoration of cytoplasmic male sterility in sunflower is associated with the tissue-specific regulation of a novel mitochondrial gene // EMBO J. – 1993. – Vol. 13. – P. 8–17.
90. Gagliardi D., Leaver C. J. Polyadenylation accelerates the degradation of mitochondrial mRNA associated with cytoplasmic male sterility in sunflower // EMBO J. – 1999. – Vol. 18. – P. 3757–3766.
91. Serieys H. Identification, study and utilisation in breeding programs of new CMS sources. FAO progress report (1996–1999) // Helia. – 1999. – Vol. 22. – P. 71–84.
92. Chen J., Hu J., Vick B. A., Jan C. C. Molecular mapping of a nuclear male-sterility gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using TRAP and SSR markers // TAG. – 2006. – Vol. 113. – P. 122–127.
93. Yuan M., Yang G. S., Fu T. D., Li Y. Transcriptional control of orf224/atp6 by the pol CMS restorer Rfp gene in Brassica napus L. // Yi Chuan Xue Bao. – 2003. – Vol. 30, N 5. – P. 469–473.
94. Menassa R., L'Homme Y., Brown G. G. Post-transcriptional and developmental regulation of a CMS-associated mitochondrial gene region by a nuclear restorer gene // Plant J. – 1999. – Vol. 17. – P. 491–499.
95. Geddy R., Mahe L., Brown G. G. Cell-specific regulation of a Brassica napus CMS-associated gene by a nuclear restorer with related effects on a floral homeotic gene promoter // Plant J. – 2005. – Vol. 41, N 3. – P. 333–345.
96. Duroc Y., Gaillard C., Hiard S., Defrance M. C., Pelletier G., Budar F. Biochemical and functional characterization of ORF138, a mitochondrial protein responsible for Ogura cytoplasmic male sterility in Brassicaceae // Biochimie. – 2005. – Vol. 87, N 12. – P. 1089–1100.
97. Dieterich J. H., Braun H. P., Schmitz U. K. Alloplasmic male sterility in Brassica napus (CMS 'Tournefortii-Stiewe') is associated with a special gene arrangement around a novel atp9 gene // Mol. Genet. Genomics. – 2003. – Vol. 269, N 6. – P. 723–731.

98. Dohmen G., Tudzynski P. A DNA-polymerase-related reading frame (pol-r) in the mtDNA of *Secale cereale* // Curr. Genet. – 1994. – Vol. 25. – P. 59–65.
99. Tudzynski P., Rogmann P., Geiger H. H. Molecular analysis of mitochondrial DNA from rye // Theor. Appl. Genet. – 1986. – Vol. 72. – P. 695–699.
100. Steinborn R., Schwabe W., Weihe A., Adolf K., Melz G., Boerner T. A new type of cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.): analysis of mitochondrial DNA // Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 85. – P. 822–824.
101. Lapinski M., Stojalowski S., Szklarczyk M. Identification of sterility-inducing cytoplasms in rye using the plasmotype–genotype interaction test and newly developed SCAR markers // TAG. – 2006. – Vol. 112. – P. 627–633.
102. Bednarec P. T., Kubicka H., Lewandowska R. and Masojc P. Linkage groups and the indirect chromosome location of cms-P-linked AFLPs // Cellular & Molecular Biology Letters. – 2002. – Vol. 7. – P. 721–736.
103. Borner A., Korzum V., Polley A., Malyshev S. and Melz G. Genetics and molecular mapping of a male-fertility restoration locus (*Rfg 1*) in rye (*Secale cereale* L.) // TAG. – 1998. – Vol. 97. – P. 99–102.
104. Lapinski M., Stojalowski S. The C-source of sterility-inducing cytoplasm in rye: origin, identity and occurrence // Vortrage Pflanzenzuechtung. – 1996. – Vol. 35. – P. 51–60.
105. Hedgcoth C., El-Shehawi A. M., Wei P., Clarkson M., Tamalis D. A chimeric open reading frame associated with cytoplasmic male sterility in alloplasmic wheat with *Triticum timopheevii* mitochondria is present in several *Triticum* and *Aegilops* species, barley, and rye // Curr. Genet. – 2002. – Vol. 41. – P. 357–365.
106. Wilson J. A., Ross W. M. Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevii* cytoplasm // Wheat Info. Service. – 1962. – Vol. 14. – P. 29–30.
107. Maan S. S., Lucken K. A., Bravo J. M. Genetic analysis of male-fertility restoration in wheat. Chromosomal location of *Rf* genes // Crop Sci. – 1984. – Vol. 24. – P. 17–20.
108. Tsunewaki K. Genome – plasmon interactions in wheat // Jpn. J. Genet. – 1993. – Vol. 68. – P. 1–34.
109. Mukai Y., Endo T. R. Physical mapping of cytoplasm-specific nuclear genes in wheat // Nuclear and Organellar Genomes of Wheat Species. Kihara Memorial Foundation. – Yokohama, Japan. – 1992. – P. 85–92.
110. Ogihara Y., Futami K., Tsuji K., Murai K. Alloplasmic wheats with *Aegilops crassa* cytoplasm which express photoperiod-sensitive homeotic transformations of anthers, show alterations in mitochondrial DNA structure and transcription // Mol. Gen. Genet. – 1997. – Vol. 255. – P. 45–53.
111. Ogihara Y., Kurihara Y., Futami K. et al. Photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterility in wheat: nuclear-mitochondrial incompatibility results in differential processing of the mitochondrial *orf25* gene // Curr. Genet. – 1999. – Vol. 36. – P. 354–362.
112. Satoh M., Kubo T., Nishizawa S., Estiati A., Itchoda N., Mikami T. The cytoplasmic male-sterile type and normal type mitochondrial genomes of sugar beet share the same complement of genes of known function but differ in the content of expressed ORFs // Mol. Gen. Genomics. – 2004. – Vol. 272. – P. 247–256.
113. Kubo T., Nishizawa S., Sugawara A., Itchoda N., Estiati A., Mikami T. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) reveals a novel gene for tRNACys (GCA) // Nucleic Acids Res. – 2000. – Vol. 28. – P. 2571–2576.
114. Yin J., Guo W., Yang L., Liu L., Zhang T. Physical mapping of the *Rf1* fertility-restoring gene to a 100 kb region in cotton // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 112, N 7. – P. 1318–1325.
115. Engelke T., Terefe D., Tatlioglu T. A PCR-based marker system monitoring CMS-(S), CMS-(T) and (N)-cytoplasm in the onion (*Allium cepa* L.) // Theor. Appl. Genet. – 2003. – Vol. 107, N 1. – P. 162–167.
116. Robison M. M., Wolyn D. J. Petaloid-type cms in carrot is not associated with expression of *atp8* (*orfB*) // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 112, N 8. – P. 1496–1502.
117. Wang Z., Zou Y., Li X., Zhang Q., Chen L., Wu H., Su D., Chen Y., Guo J., Luo D., Long Y., Zhong Y., Liu Y. G. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing // Plant Cell. – 2006. – Vol. 18, N 3. – P. 676–687.



118. Pineau B., Mathieu C., Gerard-Hirne C., De Paepe R., Chetrit P. Targeting the NAD7 subunit to mitochondria restores a functional complex I and a wild type phenotype in the *Nicotiana glauca* CMS II mutant lacking nad7 // J. Biol. Chem. – 2005. – Vol. 280(28). – P. 25994–26001.
119. Tadege M., Kuhlemeier C. Aerobic fermentation during tobacco pollen development // Plant Mol. Biol. – 1997. – Vol. 35, N 3. – P. 343–354.
120. Sabar M., Gagliardi D., Balk J., and Leaver C. J. ORFB is a subunit of F1F0-ATP synthase: Insight into the basis of cytoplasmic male sterility in sunflower // EMBO Rep. – 2003. – Vol. 4. – P. 1–6.
121. Yuan M., Yang G. S., Fu T. D., Li Y. Transcriptional control of orf224/atp6 by the pol CMS restorer Rfp gene in *Brassica napus* L. // Yi Chuan Xue Bao. – 2003. – Vol. 30, N 5. – P. 469–473.
122. Xiao H., Zhang F., Zheng Y. The 5'-stem-loop and its role in mRNA stability in maize S cytoplasmic male sterility // Plant J. – 2006. – Vol. 47. – P. 864–872.
123. Tsunewaki K. Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops* // Tokyo. Japan. Soc. Prom. Sci. – 1980. – 190 p.
124. Soltis D. E., Soltis P. S. and Milligan B. G. Intraspecific chloroplast DNA variation: Systematic and phylogenetic implications // Molecular systematics of plants / P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle (red.). – N. Y., 1992. – P. 117–150.
125. Давыденко О. Г., Комарницкий И. К., Самойлов А. М., Глеба Ю. Ю. Внутривидовая изменчивость митохондриального генома у *Triticum aestivum* L. // Доклады АН УССР. – 1988. – Сер. Б, № 4. – С. 58–61.
126. Давыденко О. Г. Цитоплазматическая изменчивость сельскохозяйственных растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Минск, 1990.
127. Давыденко О. Г., Трибуш С. О., Даниленко Н. Г., Сычева И. М. Сравнительный анализ митохондриальной ДНК у изо- и аллоплазматических линий ячменя // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 6. – С. 788–795.
128. Provan J., Russell J. R., Booth A., Powell W. Polymorphic chloroplast simple sequence repeat primers for systematic and population studies in the genus *Hordeum* // Molecular Ecology. – 1999b. – Vol. 8. – P. 505–511.
129. Луханина Н. В., Голоенко И. М., Синявская М. Г., Давыденко О. Г. Изучение полиморфизма хлоропластной ДНК ячменя с использованием SSR-маркеров // Материалы Междунар. науч. конф. «Молекулярная генетика, геномика и биотехнология». 24–26 ноября 2004. – г. Минск, 2004. – С. 304–305.
130. Синявская М. Г., Вигуро А. В., Розенцвейг В. В., Голоенко Д. В. Изменчивость хлоропластного генома у сои // Материалы Междунар. науч. конф. «Молекулярная генетика, геномика и биотехнология». 24–26 ноября 2004. – г. Минск, 2004. – С. 346–347.
131. Рыжова Н. Н., Кочиева Е. З. Анализ микросателлитных локусов хлоропластного генома перца (род *Capsicum*) // Генетика. – 2004. – Т. 40, № 8. – С. 1093–1098.
132. Синявская М. Г., Луханина Н. В., Давыденко О. Г. Разработка комплексного подхода к идентификации и паспортизации сортов ячменя и ржи на основе ДНК маркеров геномов ядра и хлоропластов // В сб. «Молекулярная и прикладная генетика»: науч. тр. Т. 3 / Ред. кол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2006. – С. 129–134.
133. Луханина Н. В., Синявская М. Г., Голоенко И. М., Давыденко О. Г. Микросателлитные последовательности хлДНК ячменя: снижение спектра изменчивости у культурных форм // Экологическая генетика. – 2006. – Т. 4, № 1. – С. 17–21.
134. Wills D. M., Burke J. M. Chloroplast DNA variation confirms a single origin of domesticated sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Journal of Heredity. – 2006. – doi:10.1093/jhered/esl001. – P. 1–6.
135. Provan J., Powell W., Dewar H., Bryan G., Marchray G. C., Waugh R. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity // Genetics. 1999a. – Vol. 266. – P. 633–639.
136. Ishii T., Takahashi C., Ikeda N., Kamijima O., Mori N. Mitochondrial microsatellite variability in common wheat and its ancestral species // Genes Genet. Syst. – 2006. – Vol. 81. – P. 212–214.
137. Sun C. Q., Wang X. K., Yoshimura A., Doi K. Genetic differentiation for nuclear, mitochondrial and chloroplast genomes in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // TAG. – 2002. – Vol. 104. – P. 1335–1345.



138. Soranzo N., Provan J., Powell W. An example of microsatellite length variation in the mitochondrial genome of conifers // *Genome*. – 1999. – Vol. 42. – P. 158–161.
139. Nishizawa S, Kubo T, Mikami T. Variable number of tandem repeat loci in the mitochondrial genomes of beets // *Current Genet*. – 2000. – Vol. 37, N 1. – P. 34–38.
140. Палилова А. Н., Силкова Т. А. Влияние плазмона на признаки, определяющие продуктивность аллоплазматических линий пшеницы // *Цитология и генетика*. – 1985. – Т. 20, № 3. – С. 224–229.
141. Goloenko I. M., Lukhanina N. V., Shimkevich A. M., Aksyonova E. A., Danilenko N. G. and Davydenko O. G. Productivity characteristics of substituted barley lines collection with marked chloroplast and mitochondrial genomes // *Cellular & Molecular Biology Letters*. – 2002. – Vol. 7, N 2A. – P. 483–491.
142. Meredith W. R., Meyer J. V. Hanny B. W., Bailey J. C. Influence of five *Gossypium* species cytoplasms on yield, yield components, fiber properties, and insect resistance in Upland cotton // *Crop. Sci.* – 1979. – Vol. 19. – P. 647–650.
143. Волуевич Е. А., Булойчик А. А., Палилова А. Н. Эффекты чужеродных и внутривидовых цитоплазм на проявление главных ядерных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. II. Специфичность влияния цитоплазмы на различные гены Lr. // *Генетика*. – 1995. – Т. 31, № 4. – С. 492–498.
144. Давыденко О. Г. Экспрессия и трансмиссия признака мужская стерильность в цитоплазмах *Aegilops* и *Triticum* // *Биологические основы повышения урожайности зерновых культур*. – 1985. – С. 45–48.
145. Лугинин Н. И., Давыденко О. Г., Векшин С. Р. Эффект цитоплазм на частоту сестринских хроматидных обменов у пшеницы // *Цитология и генетика*. – 1987. – Т. 24, № 6. – С. 476–478.
146. Давыденко О. Г. Отклонение в расщеплении по признаку мужская стерильность, вызванные влиянием цитоплазмы // *Цитология и генетика*. – 1984. – Т. 18, № 3. – С. 218–222.
147. Орлов П. А. Взаимодействие ядерных и цитоплазматических генов в детерминации развития растений. – Минск, 2001. – 170 с.
148. Давыденко О. Г., Червякова Т. О. Внутривидовая цитоплазматическая изменчивость у пшеницы мягкой // *Докл. АН БССР*. – 1988. – Т. 32, № 11. – С. 1032–1036.
149. Батуто Ф. Н., Давыденко О. Г., Кадыров М. А., Аношенко Б. Ю. Замещение цитоплазмы у сортов ячменя и их селекционный эффект // *Докл. АН БССР*. – 1989. – Т. 33, № 7. – С. 657–659.
150. Goloenko I. M., Teljatnicova A. A. and Davydenko O. G. Some nuclei-cytoplasmic combinations of barley substituted lines collection change the productivity characteristics // *Barley Genetic Newsletters*. – 2000. – Vol. 30. – P. 28–31.
151. Clegg M. T., Brown A. H. D., Whitfeld P. R. Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated barley: implication for genetic conservation // *Genet. Res.* – 1984. – Vol. 43. – P. 339–343.
152. Kinoshita T., Kihara H. NC-heterosis expressed in the nuclear hybrids of common wheat having cytoplasm of *Aegilops squarrosa* // *Seiken Zihō*. – 1981. – N 30. – P. 1–8.
153. Jones P., Keane E. M., Osborne B. Effects of alien cytoplasmic variation on carbon assimilation and productivity in wheat // *J. Exp. Bot.* – 1998. – Vol. 49. – P. 1519–1528.
154. Kusano A., Staber C., Chan H. Y. et al. Closing the (Ran)GAP on segregation distortion in *Drosophila* // *Bioessays*. – 2003. – Vol. 25, N 2. – P. 108–115.
155. Голоенко И. М., Давыденко О. Г. Нарушение менделевского расщепления. Эффекты генов цитоплазматических органелл // *Цитология и генетика*. – 2005. – № 1. – С. 60–70.
156. Wendel F. J., Edwards M. D., Stuber W. C. Evidence for multilocus genetic control of preferential fertilisation in maize // *Heredity*. – 1987. – Vol. 58. – P. 297–301.
157. Frykman I., Bengtsson B. O. The segregation ratio in waxy-heterozygous barley plants // *Genet. Res.* – 1992. – Vol. 60. – P. 159–164.
158. Рубанович А. В., Кальченко В. Ф. Нарушение сегрегации в хронически облучаемых популяциях *Pinus sylvestris*, произрастающих в зоне аварии на черныбыльской АЭС // *Генетика*. – 1994. – Т. 30. – С. 126–128.
159. Grun P. Cytoplasmic genetics and evolution. – Columbia, 1976. – P. 435.
160. Tsuji S., Maan S. Differential fertility and transmission of male and female gamets in alloplasmic wheat hybrid // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1981. – Vol. 3. – P. 337–348.

161. Лугинин Н. В., Давыденко О. Г., Горбачева С. А., Аксенова Е. А. Эффект внутривидовых цитоплазматических и ядерных замещений на частоту СХО у ячменя // Докл. АН БССР. – 1991. – Т. 35, № 3. – С. 278–282.

162. Sychjova I. M., Aksjonova H. A., Davydenko O. G. The effect of intraspecific cytoplasmic substitution on the frequency of chiasmata and sister chromatid exchanges and on marker gene segregation // In: «Current Topics in Plant Cytogenetics Related to Plant Improvement» (T. Lelley, ed.). – Austria: WUV-Universitätsverlag, 1998. – P. 168–174.

163. Аксенова Е. А., Давыденко О. Г. Эффект внутривидовых цитоплазматических и ядерных замещений на частоту хиазм у ячменя // Докл. АН Беларуси. – 1995. – Т. 39, № 6. – С. 72–74.

164. Шимкевич А. М., Луханина Н. В., Голоенко И. М., Давыденко О. Г. Анализ частот расщепления по морфологическим и SSR-локусам в гибридных комбинациях замещенных линий ячменя // Генетика. – 2007. – Т. 43, № 2 – С. 209–216.

165. Голоенко И. М., Давыденко О. Г., Шимкевич А. М. Нарушение расщеплений маркерных ядерных генов у алло- и изоплазматических линий ячменя // Генетика. – 2002. – Т. 38, № 7. – С. 944–949.

## Глава 8

---

### ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ К ГРИБНЫМ БОЛЕЗНЯМ

Болезни, вредители и сорняки уничтожают 25–30% потенциального урожая сельскохозяйственных культур ежегодно, в том числе потери от болезней составляют 11,6% [1]. Грибные болезни пшеницы вызывают снижение 20% урожая зерна в мире [2, 3]. Кроме того, ухудшаются технологические качества продукции, полученной из зерна с пораженных растений.

Химические средства защиты пшеницы от грибных патогенов являются малоэффективными, так как возбудители этих заболеваний способны давать несколько генераций в течение вегетационного периода растений, распространяться ветром на значительные расстояния и адаптироваться к фунгицидам. Известно также, что темпы роста затрат на химические средства защиты в 4–5 и более раз опережают прирост стоимости дополнительного урожая [1]. В этой связи наиболее экономически выгодным и экологически чистым способом борьбы с грибными болезнями пшеницы является выведение и возделывание устойчивых сортов.

Селекция пшеницы на устойчивость к биотрофным грибным болезням основана главным образом на привлечении в скрещивания источников, несущих эффективные главные гены резистентности к этим болезням. Однако, с одной стороны, число таких генов невелико, с другой – устойчивость, контролируемая главными генами, преодолевается из-за мутационного процесса, действующего в популяциях возбудителей болезней, и высокой репродуктивной способности этих патогенов. Это приводит к необходимости постоянного поиска новых генов устойчивости и изучения эффективности имеющихся генов с целью прогноза их использования во времени и пространстве. Вследствие потери устойчивости, обусловленной главными генами, они переходят в разряд преодоленных. В ряде случаев преодоленные гены могут сохранять остаточный эффект на устойчивость, который проявляется в снижении количественных показателей развития болезни [4–6].

Селекция пшеницы на устойчивость к гемибиотрофным грибным патогенам является весьма сложным и длительным процессом. Это связано с низким уровнем видового иммунитета, отсутствием эффективных генов резистентности, сложной наследуемостью признака, существованием независимого генетического контроля компонентов частичной устойчивости и толерантности, частой сцепленностью высокой резистентности с нежелательными агрономическими признаками, возможностью дифференциального взаимодействия хозяина и патогена [7, 8]. Показана перспективность интрогрессии признака устойчивости от диких

видов злаков в культурные сортообразцы путем межвидовой гибридизации. Однако это затруднено слабой скрещиваемостью видов, низкой плодовитостью гибридного потомства и одновременной передачей локусов, ухудшающих хозяйственно ценные признаки.

### **8.1. Эволюция взаимоотношений паразита и растения-хозяина. Типы устойчивости**

Биологическая эволюция паразитов неразрывно связана с питающими их растениями-хозяевами. Максимальное разнообразие паразита приурочено к областям основного видообразования соответствующего ему хозяина. Родиной пшеницы считается Закавказье, Иран, Малая Азия и Восточное Средиземноморье. Суть концепции сопряженной эволюции была сформулирована Вавиловым [9]. Основные ее положения заключаются в том, что иммунитет растений исторически сложился на родине хозяина и паразита и именно в очагах происхождения культурных растений и патогенов следует искать иммунные к болезням формы. В дальнейшем она была углублена Жуковским [10], который показал, что в результате сопряженной эволюции растение-хозяин образует новые разновидности и формы, а паразит – новые расы и биотипы. На первичной родине паразита существует непрерывный инфекционный фон, благодаря которому действует естественный отбор на иммунитет. Аналогичная картина наблюдается и во вторичных долголетних районах совместного развития хозяина и паразита. Вследствие коэволюции в природе выживают и сохраняются устойчивые к болезням формы растений. Именно поэтому в центрах совместной эволюции растений и паразитов в сравнении с периферией обнаружена более значительная концентрация аллелей устойчивости растений-хозяев и большее количество физиологических рас паразита. По мере удаления от этих районов число рас уменьшается, но возрастает концентрация особо вирулентных рас. Поскольку на периферии видового ареала накапливаются рецессивные аллели генов, постольку в этих зонах сосредотачиваются и наиболее вирулентные генотипы паразита [11].

Жизненная стратегия биотрофных патогенов получила название г-стратегии (г-отбора) [12]. Она заключается в создании за короткое время высокой численности популяции и расходовании почти всей энергии гриба на размножение. Споруляционный период у таких организмов более длительный, чем латентный, споруляция непрерывна, генерации короткие, поэтому их число за вегетативный сезон может достигать до 10 и более. В природе кроме этой вегетативной стадии жизненного цикла у фитопатогенов наблюдается и половой процесс, происходящий, например, у возбудителя бурой ржавчины с участием промежуточных хозяев. Роль его в комбинативной изменчивости грибных популяций, приуроченных к определенным культурным сортам, невелика.

Основное значение в изменчивости грибов играет мутационный процесс. Мутации по вирулентности возникают постоянно, разнонаправленно и независимо от сорта, на котором они могут иметь фенотипическое проявление [13]. Так, например, в дагестанской популяции возбудителя бурой ржавчины в 1969–1970 гг. были обнаружены клоны, вирулентные к сортам Аврора и Кавказ, которые не

возделывались в этом районе, и, следовательно, популяция гриба не имела контакта с этими сортами. К Авроре было выявлено 0,011% вирулентных клонов (из 17 500 исследованных) а к сорту Кавказ – 0,11% (из 14 550). Таким образом, частота появления редких клонов составляла  $10^{-3} - 10^{-4}$  [14]. Вирулентные клоны принадлежали к разным расам, что свидетельствует об их независимом происхождении. Однако уже в 1973 г. в Краснодарском крае наблюдалась эпифитотия бурой ржавчины, в результате которой сильно поразились сорта Аврора и Кавказ, занявшие к этому времени значительные площади [15]. Подсчитано, при поражении одного процента листовой поверхности бурой ржавчиной число сформировавшихся уредоспор на 1 га посевов в сутки составляет  $10^{11}$ , что может приводить к ежедневному появлению 100 тыс. мутантов или 1000 мутаций на локус [16]. Возбудитель мучнистой росы формирует около 100 тыс. конидий на 1 см<sup>2</sup> поверхности листа, что обуславливает возникновение на 1 га посевов до 2000 мутаций на локус в сутки [17].

Приспособление к хозяину или изменение свойств паразитизма можно объяснить лишь отбором наиболее приспособленных генотипов, возникающих за счет спонтанного мутагенеза [13]. Превалирование рас с более широким набором хозяев осуществляется вследствие давления отбора культивируемыми сортами.

Генетическую сущность сопряженного взаимодействия паразита и растения-хозяина сформулировал Flor [18] на основании данных по генетике устойчивости льна и генетике вирулентности возбудителя ржавчины гриба *Melanompsora lini*. Согласно выдвинутой им гипотезе, получившей название «ген на ген», каждому гену устойчивости растения-хозяина соответствует комплементарный ген вирулентности патогена. Аллели патогенности возбудителя болезни имеют непосредственный дубликат аллелей устойчивости хозяина. Несовместимость двух организмов возникает при условии комплементарности одной пары доминантных генов независимо от состояния других. Совместимые взаимоотношения складываются при различных других сочетаниях генотипов растения-хозяина и паразита. Чтобы отнести болезнь к типу «ген на ген», необходимо установить дифференцированное взаимодействие, по крайней мере, для двух генов вирулентности и двух генов устойчивости [19]. При условии, что устойчивость доминантна, а вирулентность рецессивна, схема взаимодействия пары разных генов хозяина и соответствующих им генов паразита выглядит, как показано в табл. 8.1.

Таблица 8.1. Схема взаимодействия двух независимых генов растения-хозяина с комплементарными генами патогена

Генотип паразита	Генотип растения-хозяина			
	$R_1-R_2-$	$R_1-r_2r_2$	$r_1r_1R_2-$	$r_1r_1r_2r_2$
$A_1-A_2-$	–	–	–	+
$A_1-a_2a_2$	–	–	+	+
$a_1a_1A_2-$	–	+	–	+
$a_1a_1a_2a_2$	+	+	+	+

Пр и м е ч а н и е. (+) – реакция совместимости – растение восприимчиво; (–) – реакция несовместимости – растение устойчиво.

В настоящее время известно более 30 примеров комплементарного взаимодействия в системе хозяин–паразит. Однако гипотеза Flor [18] не универсальна [20, 21], так как она недоучитывает роли генетического фона и действия генов-модификаторов [22]. Она не пригодна и в тех случаях, когда два взаимодействующих гена устойчивости растения контролируют резистентность против одного гена вирулентности патогена [23] или когда один ген устойчивости преодолевается двумя и более генами вирулентности [24, 25]. Эта гипотеза не объясняет механизмов взаимодействия растений-хозяев с малоспециализированными паразитами (некрофагами) [26]. Как правило, наиболее четко взаимодействие «ген на ген» проявляется у грибов, нематод, среди насекомых – у тлей, рисовой цикадки, гессенской мухи.

В центрах сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита, где они являются взаимосвязанными селективными факторами, осуществляется совместная «притирка» двух различных генетических систем благодаря мутационному процессу у обоих. Первоначально возникающая мутация устойчивости в природной популяции растения-хозяина является рецессивной [27, 28]. Из-за накопления генов-модификаторов, транслокаций, дупликаций и других генетических процессов рецессивная мутация может переходить в доминантное состояние [28, 29]. Если она имеет важное адаптивное значение, отбор быстро распространяет его на всю популяцию растения-хозяина. С появлением новых генов вирулентности в популяции паразита у растения-хозяина возникает новая мутация устойчивости, часто представляющая дупликацию ранее существовавшего гена устойчивости. Это приводит к формированию у растения «супергенов» – блоков тесно сцепленных генов устойчивости, наследующихся совместно, или к образованию изофенов – групп генов с неслучайной локализацией в определенных локусах хромосомы [29]. Сложные локусы формируются по генам, контролирующим резистентность не только к различным расам, но и к видам паразитов, что подтверждается результатами сцепленного к ним наследования устойчивости.

Большинство известных генов устойчивости обеспечивают полную резистентность не ко всем расам паразита, поэтому такая резистентность получила название расоспецифической. Расоспецифическую резистентность называют специфической, дифференцированной, нестабильной, проростковой, моногенной, олигогенной, мажоргенной. Vanderplank [30] дал ей наименование *вертикальная (перпендикулярная) устойчивость*. Вертикальная устойчивость обусловлена действием главных генов – олигогенов, проявляющих менделевское наследование признака.

Вертикальная устойчивость характеризуется обычно реакцией сверхчувствительности – отмиранием зараженных клеток с одновременной изоляцией и гибелью находящихся в них гиф гриба. Сверхчувствительность проявляется в виде некротических или хлоротических пятен. Кроме некрозов, фенотипически одинаковых у сортов с разными генами устойчивости к тем или иным расам, могут наблюдаться различные типы ответных реакций вследствие разнообразного сочетания гомо- и гетерозиготных аллелей резистентности хозяина и вирулентности паразита [26]. Автор отмечает, что при взаимодействии аллелей



устойчивости злаков *RR* с аллелями авирулентности бурой ржавчины *AA* формируется пять типов реакций. При сочетании генов *RR* с *AA* образуется 0-й тип реакции (полная устойчивость), *Rr* с *AA* – 1-й тип, *RR* с *Aa* – 2-й тип, *Rr* с *aa* – 3-й тип, *rr* с *aa* – 4-й тип (полная восприимчивость), *Rr* с *Aa* – X-тип (гетерогенный). Вертикальная устойчивость является качественным свойством растения, поскольку характеризуется типом реакции. Она снижает количество эффективного исходного инокулюма при наличии специфичности, но не изменяет скорость развития инфекции на растении.

Кроме полной устойчивости растения-хозяина к возбудителю болезни сформировалась и частичная резистентность. Это наиболее древняя форма иммунитета [31]. Традиционно считают, что частичная устойчивость является неспецифической и действует против всех рас паразита. Этот тип резистентности называют также общей, однородной, постоянной, стабильной, длительной, неполной, полевой, универсальной, генерализованной, полигенной, миноргенной, количественной и даже толерантной. Чтобы устранить такую путаницу в наименованиях, Vanderplank [30] предложил термин *горизонтальная*, или *латеральная, устойчивость*.

В классическом представлении горизонтальная устойчивость дает продолжительную и стабильную защиту от болезни, так как она не преодолевается мутациями паразита и остается эффективной, хотя сорт, обладающий ею, широко культивируется в условиях, способствующих развитию патогена [32–36]. Такая устойчивость замедляет распространение болезни, снижая скорость развития инфекции [19, 37, 38]. Растения с горизонтальной устойчивостью частично восприимчивы, ибо резистентность является неполной [39]. Большинство исследователей считают, что эта устойчивость обусловлена полигенами – малыми генами, имеющими слабый фенотипический эффект. При полигенном наследовании изменчивость фенотипа непрерывна [19, 29]. Однако горизонтальная устойчивость может обуславливаться единичным геном [19, 37, 40–43]. Более того, проявление генов как малых (полигенов) или главных (олигогенов), по мнению некоторых авторов, зависит от генетического фона растения, и поэтому нет принципиальных различий между горизонтальной и вертикальной устойчивостью [37].

Предполагают также, что горизонтальная устойчивость обусловлена общими защитно-восстановительными системами растения, действующими против различных неблагоприятных факторов [31]. Она определяется структурными, физиологическими и биохимическими механизмами [15]. Часто указывают на роль морфологических элементов в устойчивости: толщину кутикулы, опушенность листьев и др. [9, 44]. Однако, по мнению Vanderplank [21], наблюдаемая видовая специфичность патогена при горизонтальной устойчивости не подтверждает роли общей системы защиты (толщина кутикулы, содержание сахаров и т. д.) в обеспечении данного типа резистентности. Если бы эти факторы имели большое значение в устойчивости, то они действовали бы против многих паразитов, а не одного какого-либо определенного вида.

Горизонтальная устойчивость у злаковых и других культур обнаружена у всех изученных видов растений не только к различным грибным патогенам, но

и к бактериям, вирусам, насекомым и нематодам. Наиболее важными генетическими особенностями этого типа устойчивости является полигенное наследование, возможность фенотипического проявления, отсутствие расоспецифичности и длительность. Обычно горизонтальная устойчивость высоко наследуема и доступна отбору, позволяет сохранять развитие болезни на низком уровне.

Различия между двумя типами устойчивости к патогенам окончательно не выяснены. Например, высказываются мнения, что растения не имеют ни «чистой» вертикальной устойчивости, ни «чистой» горизонтальной резистентности [21, 45]. Ellingboe [46] считает, что горизонтальная устойчивость проявляется в определенных условиях проведения эксперимента, и почти вся ее генетическая вариабельность укладывается в схему «ген на ген». К аналогичному выводу пришел Sidhu [47], который полагает, что многие описанные в литературе примеры полигенного наследования, свойственного горизонтальному типу устойчивости, являются результатом недостаточного генетического анализа взаимоотношений патогена и растения-хозяина в полевых условиях. Таким образом, горизонтальный тип резистентности представляет собой не что иное, как вертикальную устойчивость, модифицированную факторами внешней среды. В регулируемых условиях горизонтальная резистентность может переходить в вертикальную. Разделение факторов устойчивости на главные гены (олигогены) и малые гены (полигены) генетически неопределимо. Так, совсем не обязательно, что все олигогены окажутся главными генами только потому, что проявляют менделевское расщепление. Некоторые из них контролируют горизонтальную резистентность. Малые гены обычно наследуются полигенно и действуют аддитивно в обеспечении горизонтальной устойчивости, но они могут определять и вертикальную резистентность. Кроме того, показано, что главные и малые гены действуют совместно [48]. Nelson et al. [49] также считают, что между главными и малыми генами резистентности нет различий. Действуя раздельно против каких-либо рас, они обуславливают вертикальную устойчивость, а в совокупности относительно других рас – горизонтальную, при этом полигены хозяина взаимодействуют с полигенами паразита по типу «ген на ген».

Большой интерес представляет гипотеза Одинцовой [4] о переходе малых генов, контролирующих горизонтальную устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, в главные гены, обуславливающие вертикальную устойчивость. Это доказывает возможность появления расоспецифической устойчивости не только за счет привнесения новых *Lr*-генов от диких видов злаков, но и в результате естественного процесса сопряженной эволюции. Автором также показано, что горизонтальная устойчивость к этому патогену не всегда является длительной и может преодолеваться возбудителем болезни, как и вертикальная устойчивость. Выявлено, что остаточный эффект главных генов резистентности также преодолевается, и они могут переходить в гены восприимчивости.

Некоторые исследователи выделяют также третий тип устойчивости – толерантность или выносливость. Толерантность была обнаружена Caldwell et al. в 1958 г. и охарактеризована ими как способность восприимчивого растения переносить сильное поражение болезнью при незначительном снижении урожая

и его качества [50]. Толерантность действует продолжительно, поскольку популяция паразита сохраняется в равновесии и не контролируется генами устойчивости [51]. Генетическая основа толерантности не изучена и трудно установима. Однако показано, что наследуемость этого признака является низкой [52].

## **8.2. Специфичность полигенной устойчивости растения-хозяина к биотрофным грибным патогенам**

При горизонтальной (полигенной) устойчивости, по мнению Vanderplank [30], дифференциальных взаимодействий между различными генотипами растения-хозяина и патогена не наблюдается. В связи с этим горизонтальная устойчивость должна быть длительной. Однако для некоторых систем хозяин–патоген были обнаружены статистически значимые сорт × изолят взаимодействия в экспериментах по изучению полигенной (горизонтальной) устойчивости и, следовательно, возможность ее преодоления. Так, выявили дифференциальные взаимодействия 58 и 77 рас возбудителя бурой ржавчины с сортом мягкой пшеницы Безостая 1, который характеризовался как имеющий неспецифическую устойчивость к этому патогену [53]. Дифференциальные взаимодействия между сортами мягкой пшеницы и 25 изолятами бурой ржавчины обнаружили при оценке латентного периода [54]. В зависимости от хозяин × патоген комбинации наблюдались различия по этому показателю в 1–2 дня. Сорта мягкой пшеницы Кнох и Redcoat проявляли дифференциальные взаимодействия с двумя изолятами возбудителя мучнистой росы при оценке споруляции на проростках [55]. Специфичность полигенной устойчивости выявили при инокуляции 9 сортов пшеницы 24 изолятами мучнистой росы [56].

Parlevliet и Van Ommeren [57] установили значительные взаимодействия сорт × раса при заражении шести частично устойчивых сортов ячменя 4 расами *Puccinia hordei*. Оценивали число пустул на трех верхних листьях 20 случайно отобранных растений в течение двухлетнего полевого испытания. Таким образом, оказалось, что полигенно наследуемая частичная устойчивость ячменя к листовой ржавчине имела расоспецифическую природу. Parlevliet [58] предполагал, что эта устойчивость, как и вертикальная, основана на взаимодействии «ген на ген».

В связи с дифференциальной природой горизонтальная устойчивость преодолевается патогенами так же, как вертикальная. Так, созданный как нерасоспецифически устойчивый к желтой ржавчине сорт Joss Cambier быстро потерял устойчивость в Англии [59] и Франции [60]. Это было связано с накоплением до эпифитотийного уровня имевшихся в популяции гриба рас, вирулентных к этому сорту.

В модельных экспериментах по изучению длительности горизонтальной устойчивости было показано, что репродукция на сорте пшеницы Дербентская Черноколосая двух клонов бурой ржавчины в течение 25 уредогенераций привела к повышению их патогенности на этом сорте [4, 61]. При последовательных посевах клонов, вирулентных к Норе × Timstein и Гибриду 21, тип инфекции изменился от 1 и 2 до преобладания пустул с 3 и 4 типами [62]. Повышение типа ин-

фекции при пассировании клонов возбудителя бурой ржавчины на устойчивых сортах объясняется двумя причинами. Во-первых, это может быть связано с накоплением мутаций в генах-модификаторах, изменяющих тип инфекции. Во-вторых, возрастание агрессивности можно объяснить рекомбинацией ядер в подустыичном вздутии и накоплением малых мутаций специфической патогенности [4]. В условиях теплицы было обнаружено нарастание вирулентности и инфекционности авирулентных рас возбудителя стеблевой ржавчины на 10 сортах пшеницы [63]. Пассирование патогена в течение 5–6 генераций на соответственно репродуцирующихся сортах оказалось достаточным для адаптации его к хозяину.

Одним из представлений, объясняющих природу горизонтальной устойчивости, является предложенная теоретическая модель полигенной устойчивости, включающая как общие, так и специфические взаимодействия с вирулентностью патогена [64]. Одинцова [4] считает, что горизонтальная устойчивость состоит из доли устойчивости, которая не проявляет дифференциальных взаимодействий с патогеном и, следовательно, не преодолевается возбудителем болезни, в том числе и при многократных лабораторных пересевах. Это так называемый компонент неспецифической или длительной устойчивости. Для оставшейся доли горизонтальной устойчивости, напротив, свойственны специфические взаимодействия, и поэтому она может преодолеваться грибом. Таким образом, горизонтальная устойчивость включает в себя расоспецифический компонент, преодолеваемый патогеном, и нерасоспецифический – за счет общих механизмов защиты [4, 65].

Для изучения хромосомного контроля полигенной устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине нами была исследована резистентность дителосомных (ДТ) линий мягкой пшеницы сорта Chinese Spring к 5 различным патотипам возбудителя бурой ржавчины. Оценивали основные показатели полигенной устойчивости: число пустул на 1 см<sup>2</sup> площади листа (ЧП), среднюю спороносящую способность пустулы (СССП) и среднюю спороносящую способность гриба с единицы (1 см<sup>2</sup>) листовой поверхности (СССЕЛП). Статистическую обработку данных осуществляли по программе дисперсионного анализа (пакет программ AB-STAT) и кластерного анализа (пакет STATISTICA).

Результаты исследований показали сильную корреляцию между СССП и СССЕЛП ( $r > 0,75$ ), что свидетельствует об общности генетической системы контроля этих признаков. Среднюю корреляцию ( $r = 0,5–0,7$ ) наблюдали между ЧП и СССЕЛП, что указывает на участие в их генетическом контроле не только генов, локализованных в одних и тех же плечах хромосом, но и генов, локализованных в разных хромосомах. Следовательно, комплексный показатель устойчивости СССЕЛП в большей степени коррелировал с СССП, чем с ЧП. Для признаков ЧП и СССП не было выявлено достоверной корреляции при инокуляции четырьмя из пяти клонов гриба. Таким образом, в большинстве случаев ЧП и СССП имели разный генетический контроль.

Трехфакторный дисперсионный анализ выявил достоверное участие плеч хромосом в контроле признаков ЧП, СССП, СССЕЛП (табл. 8.2). Доля влияния плеча в общей изменчивости признака составляла 2,28% для ЧП; 9,54% для СССП и 6,22% для СССЕЛП.

**Таблица 8.2. Доля влияния [66] факторов и их взаимодействий  
на признаки количественной устойчивости дителосомных линий сорта Chinese Spring  
к пяти разновирулентным клонам возбудителя бурой ржавчины**

Фактор	ЧП	СССП	СССЕЛП
Генотип гриба	0,715**	7,27**	3,83**
Плечо хромосомы растения	2,28**	9,54**	6,22**
Условия среды	56,2**	12,55**	45,9**
Взаимодействие генотипа гриба и плеча хромосомы	1,28	3,86**	2,81**
Взаимодействие генотипа гриба и условий среды	18,5**	8,40**	12,1**
Взаимодействие плеча хромосомы растения и условий среды	3,28**	9,44**	7,63**
Взаимодействие генотипа гриба, плеча хромосомы растения и условий среды	8,44**	19,6**	12,8**

\*\* – показан достоверный эффект (F-критерий) на признак при  $P < 0,01$ .

Достоверный эффект на показатели устойчивости оказывали также все факторы и большинство взаимодействий изученных факторов. Не обнаружено достоверного взаимодействия «генотипа гриба» и «плеча хромосомы растения» при формировании признака ЧП.

Было обнаружено, что большинство ДТ линий, а также сорт Chinese Spring дифференциально взаимодействовали с патогеном. Доля вклада плеча в формирование признака полигенной устойчивости СССП колебалась от 7,32% (7DS) до 26,21% (1AS) (табл. 8.3). Это свидетельствует о неравнозначности плеч хромосом по наличию (числу или эффективности) имеющихся на них малых генов устойчивости. Особый интерес представляли линии ДТ 2BL и ДТ 5DL, которые не проявляли дифференциальных взаимодействий с генотипами гриба при формировании признака СССП. Можно предположить, что в отсутствующих плечах этих линий – 2BS и 5DS локализованы гены, участвующие в контроле специфического (преодолеваемого) компонента признака СССП полигенной устойчивости. Малые гены резистентности, локализованные в остальном геноме всех линий и сорта Chinese Spring, составляют неспецифический компонент полигенной устойчивости.

В исследованиях отечественных и зарубежных ученых было показано, что в полигенную устойчивость растений к болезням вносят вклад не только малые, но и главные гены резистентности, которые потеряли свою эффективность вследствие изменчивости патогенов. Как отмечалось, эти преодоленные гены устойчивости могут участвовать и в дифференциальных сорт  $\times$  изолят взаимодействиях. Известно, что сорт Chinese Spring содержит главные гены устойчивости к бурой ржавчине: *Lr12* (4B), *Lr31* (4B), *Lr34* (7D). Два из них являются возрастными, а *Lr31* функционирует только при комплементарном взаимодействии с *Lr27*. Ранее было показано, что некоторые возрастные гены, в частности *Lr34*, могут проявлять слабый эффект на устойчивость и на стадии проростков. Однако указанные гены не могли принимать участия в контролировании специфической доли полигенной устойчивости сорта Chinese Spring, так как их хромосомная локализация не имеет отношения к плечам 2BS и 5DS.

**Таблица 8.3. Специфичность устойчивости дителосомных линий мягкой пшеницы сорта Chinese Spring к клонам бурой ржавчины по признаку средняя спороносящая способность пустулы**

Дителосомная линия	Номер клона					Эффект влияния генотипа клона гриба (F-критерий)	НСР <sub>05</sub>	НСР <sub>01</sub>	Доля влияния, % [66]
	59	76	98	9.2	91				
1AL	1324	1530	979,2	924,9	1118	22,33**	149,32	197,55	26,21
3AL	1173	1546	1178	1029	1295	11,85**	157,5	208,4	14,34
5AL	987,0	1481	842,5	905,2	1057	27,39**	135,24	178,93	25,91
6AL	1006	1462	1038	951,0	1112	16,70**	139,76	184,90	15,68
7AL	1611	1947	1463	1119	1563	15,45**	212,8	281,5	20,28
7AS	1307	1789	1312	1011	1229	20,59**	176,0	232,8	23,39
1BL	1463	1797	1282	1081	1325	15,72**	188,2	249,1	19,86
2BL	1149	1299	1000	1165	1163	1,53	241,1	319,0	3,37
3BL	1181	1513	1251	972,9	1350	15,51**	142,95	189,13	12,47
4BS	1049	1545	1314	1074	1284	11,88**	165,0	218,3	15,00
5BL	1005	1424	1086	1025	1102	13,54**	129,7	171,7	8,57
7BS	1432	1976	1248	1068	1376	25,39**	189,9	251,3	25,50
1DL	1216	1556	1309	1019	1345	11,00**	165,6	219,1	13,18
3DL	1281	1879	1470	1067	1504	32,28**	148,7	196,7	22,12
5DL	933,8	1347	1192	961,5	1488	1,97	481,34	636,84	5,78
7BL	1326	1732	1308	1314	1638	11,02**	173,5	229,5	15,96
6DS	1539	1856	1554	1170	1478	13,64**	185,8	245,8	16,64
7DL	1173	1323	1077	1059	1309	5,71**	146,8	194,3	7,32
7DS	1242	1390	1060	930,1	1213	12,64**	139,65	184,77	16,01
Chinese Spring	713,2	1204	774,4	835,3	939,3	16,82**	131,92	174,53	19,54

Примечание. См. табл. 8.2.

Проведение кластерного анализа позволило установить определяющее значение для полигенной устойчивости группы генов, локализованных в коротком плече хромосом 1В и 1D, 3-й хромосомы А, В и D геномов, длинном плече хромосом 4В и 6D, а также в обоих плечах хромосом 7А и 7В. В них находятся факторы устойчивости, наиболее существенные для угнетения СССЕЛП, являющиеся комплексным показателем устойчивости.

Li et al. [67] обнаружили у мягкой пшеницы 167 локусов, контролирующих 36 защитных генов, экспрессия которых индуцируется патогенами и другими повреждающими агентами. В своих исследованиях они использовали нулисомно-тетрасомные линии сорта Chinese Spring, что позволяет сопоставить с их данными наши результаты. Оказалось, что эти гены локализованы во всех хромосомах сорта. Основываясь на этой информации, можно понять, почему для устойчивости мягкой пшеницы сорта Chinese Spring к бурой ржавчине имеют значение все хромосомы. Особенно важное значение в контроле комплексного показателя устойчивости СССЕЛП мы установили для плеч хромосом 7AS, 7AL, 1BS, 7BL, 6DL. Судя по данным Li et al. [67], в этих хромосомах локали-



зованы гены, контролирующие более 30 белков и ферментов, играющих ключевую роль в защитных реакциях растений против патогенов. В их число входят пероксидаза, каталаза, хитиназа, PR-белки, полифенолоксидаза, ФАЛ, лектины и др. Именно наличие в этих хромосомах генов, кодирующих ключевые ферменты фенольного метаболизма, патогенезозависимые белки, лектины и ряд других веществ защитного комплекса растений, приводит к тому, что эти хромосомы (плечи) вносят существенный вклад в устойчивость.

Таким образом, на примере взаимодействия в системе *Triticum aestivum* L. – *Puccinia tritici* Erikss нами получено первое экспериментальное генетическое подтверждение гипотезы о том, что полигенная устойчивость растений к болезням состоит из специфического компонента, преодолеваемого патогеном, и неспецифического, не участвующего в дифференциальных взаимодействиях растения и возбудителя болезни.

### 8.3. Остаточный эффект преодоленных генов устойчивости пшеницы

По мнению некоторых исследователей, неспецифическая устойчивость может обуславливаться аккумуляцией генов специфической устойчивости, которые преодолены [4, 6, 49, 68–74]. Таким образом, можно считать, что полигены являются архаичными главными генами, которые потеряли свою эффективность в результате эволюции вирулентности патогена, но имеют остаточный эффект на устойчивость. Следовательно, такие главные гены стали неэффективными в качественном смысле, но контролируют количественные признаки резистентности.

Рассмотрим результаты некоторых исследований по изучению остаточного эффекта преодоленных генов устойчивости. Наиболее известная в этом отношении работа Nass et al. [6]. Они обнаружили остаточный эффект на устойчивость генов *Pm3c*, *Pm4*. *Pm MA* (Michigan Amber) был обнаружен при инокуляции изогенных линий сорта мягкой пшеницы Chancellor изолятом 144 возбудителя мучнистой росы. Среднее число спорующих колоний на этих линиях (число повреждений/площадь и споруляция/повреждение) было меньше, чем на сорте Chancellor. Гены *Pm2*, *Pm2+*, *pm5* не проявляли остаточных эффектов на устойчивость. Таким образом, гены устойчивости могут действовать качественным или количественным способом в зависимости от генотипа патогена, с которым они взаимодействуют. Это согласуется с мнением Nelson [37, 75], который считал, что нет главных или малых генов устойчивости. Гены устойчивости обуславливают расоспецифические реакции до того, как преодолеваются новыми вирулентными расами патогена. Anderson [76] высказал предположение, что изогенные линии сорта Chancellor могли быть неоднородны по генетическому фону. В пользу этого предположения свидетельствуют данные о том, что на рекуррентном сорте Chancellor формировались вторичные колонии гриба, которые не наблюдались на близко изогенных линиях. Таким образом, линии могли иметь гены количественной устойчивости, которые были перенесены в изогенные линии при их создании совместно с главными *Pm*-генами резистентности за счет сцепленного

наследования. В этом случае остаточный эффект на устойчивость преодоленных генов *Pm3*, *Pm4*, *Pm MA* мог быть не за счет этих главных генов устойчивости, а за счет генов количественной устойчивости (т. е. малых генов). В дальнейшем Royer et al. [73] обнаружили, что близко изогенная линия пшеницы CI 14118 с *Pm2* от сорта Ulka не является такой же, как CI 14119, где ген *Pm2* привнесен от CI 12632. Эти линии имели различный генетический фон.

Martin, Ellingboe [71] обнаружили специфичность взаимодействия изогенной линии сорта Chancellor, имеющей ген *Pm4*, с разными изолятами возбудителя мучнистой росы. Так, при инокуляции двумя вирулентными изолятами гриба развивалось меньшее число повреждений на изогенной линии, чем на сорте Chancellor. То есть ген *Pm4* проявлял остаточный эффект на устойчивость. Однако при заражении третьим изолятом не выявлялись различия между изогенной линией и рекуррентным сортом, хотя развитие гриба на линии с геном *Pm4* начиналось позже на 2 часа. Следовательно, остаточный эффект преодоленного гена *Pm4* наблюдался не ко всем изолятам патогена. Это наводит на мысль о том, что остаточный эффект потерявших эффективность главных генов устойчивости может преодолеваться при появлении и накоплении в результате отбора более вирулентных (или агрессивных) изолятов. Такой отбор может происходить быстро из-за высокой частоты появления новых мутаций вирулентности у *Blumeria graminis* DC. (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal.) – около 2000/локус/га/день [77].

В дальнейшем Royer et al. [73] оценили три признака полигенной устойчивости у 6 близко изогенных линий сорта Chancellor к 9 совместимым изолятам возбудителя мучнистой росы. Они обнаружили значительные хозяин × изолят взаимодействия. Таким образом, каждый ген проявлял остаточный эффект только против определенных изолятов, что указывало на вероятность разрушения со временем уровня устойчивости, контролируемого преодоленными генами. Кроме того, авторы обнаружили, что некоторые почти изогенные линии с одиночными генами *Pm* были более восприимчивы, чем рекуррентный сорт Chancellor. Таким образом, среди использованных изолятов были такие, которые преодолевали остаточный эффект на устойчивость отдельных потерявших эффективность главных генов резистентности вплоть до отрицательных значений.

Некоторые исследователи анализировали остаточный эффект на устойчивость не только одиночных генов, но и их комбинаций друг с другом. Nelson [37, 75] выдвинул предположение, что уровень количественной устойчивости можно повысить путем комбинирования ряда преодоленных расоспецифических генов резистентности. Nelson et al. [78] изучили эффект пирамидирования преодоленных генов устойчивости пшеницы к мучнистой росе. Оказалось, что на линиях с двумя генами было значительно меньшее число повреждений и спорулирующая способность гриба в сравнении с линиями, имеющими по одному из этих генов. Каждый ген индивидуально также проявлял остаточный эффект. Четырехгенные линии были более эффективны, чем двухгенные.

Sharma et al. [80] оценили три основных признака устойчивости (латентный период, число колоний на площадь, число спор на колонию) при заражении пшеницы изолятом возбудителя мучнистой росы и показали, что гены *Pm3a*, *Pm3*,

*Pm3c*, *Pm8* и *PmMA* снижают 2–3 изученных показателя в сравнении с восприимчивым сортом Agra Local. Все 5 *Pm*-генов в различных комбинациях друг с другом увеличивали латентный период в сравнении с линиями, имеющими по одному гену, и с сортом Agra Local. При наличии комбинаций *Pm3c+Pm8*, *Pm3c+PmMA*, *Pm8+PmMA* образовывалось меньшее число спор на колонию.

Pederson [81], рассматривая вопрос о пирамидировании в одном сорте генов с остаточными эффектами на устойчивость, не исключал возможности адаптации патогена к комбинациям таких генов в результате появления суперрасы. Так как остаточные эффекты генов исследуются главным образом на проростках, то возникает вопрос о том, будут ли они наблюдаться в полевых условиях. Chantret et al. [82] при изучении линии пшеницы RE714 показали, что ген *MIRE* имел значительный остаточный эффект на возрастную устойчивость, а ген *Pm46* такого эффекта не проявлял. Оба этих гена не обнаруживали остаточного действия на устойчивость в стадии проростков. Таким образом, остаточный эффект преодоленного гена может проявляться только на определенной стадии развития растений.

Аналогичные исследования остаточных эффектов на устойчивость были предприняты в отношении преодоленных главных генов резистентности мягкой пшеницы к ржавчинным заболеваниям. Так, Modavi et al. [74] изучили остаточные эффекты генов *Lr1*, *Lr2c*, *Lr3a* на двух генетических фонах – сорта Thatcher и Wichita. Оценивали число спор на 1 см<sup>2</sup> листовой поверхности первого листа проростков и инфекционный тип. Близко изогенные линии мягкой пшеницы инокулировали 8 изолятами возбудителя бурой ржавчины. Остаточный эффект, выражавшийся в снижении споропродукции, был обнаружен только для гена *Lr2c* при инокуляции лишь некоторыми вирулентными изолятами гриба. Преодоленные гены *Lr1* и *Lr3* не влияли на уровень полигенной устойчивости.

Изучен остаточный эффект неэффективных (преодоленных) генов резистентности мягкой пшеницы к бурой ржавчине в полевых условиях на взрослых растениях [83]. У изогенных линий сорта Thatcher оценивали показатели: площадь под кривой нарастания болезни, число пустул на 1 см<sup>2</sup> листовой поверхности, число спор в пустуле. Наилучший (повышающий) эффект на устойчивость оказывали преодоленные гены *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr21*, *Lr22*; снижающий – *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3b*, *Lr3bq*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr30*. Относительная устойчивость линий с *Lr12*, *Lr13*, *Lr18*, *Lr22*, по-видимому, связана с проявлением генов в фазе взрослых растений. Обнаружили, что *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr15*, *Lr16* повышают восприимчивость в сравнении с сортом Thatcher. Эти гены влияли на эволюцию патогена, так как они имеются у многих сортов, длительно выращивавшихся в странах бывшего СССР. По-видимому, в ходе эволюции патоген преодолел остаточный эффект на устойчивость ряда олигогенов резистентности вплоть до отрицательных значений, т. е. гриб паразитирует на генотипах с конкретными генами устойчивости лучше, чем без генов [4]. Таким образом, гены устойчивости становятся генами восприимчивости.

Показано, что во все фазы онтогенеза (кущения, удлинения стеблей, трубкования, выколашивания, цветения) линия Thatcher с геном *Lr35* (RL6082) имела

на 83% меньшее число пустул на 1 см<sup>2</sup> листовой поверхности и меньшую площадь зоны споруляции в сравнении с рекуррентным родителем [84]. Инокуляцию растений осуществляли дозированно 4 патотипами возбудителя бурой ржавчины.

Samborski и Dyck [85] изучили эффект комбинации генов устойчивости *Lr13* и *Lr16* при инокуляции проростков сорта пшеницы Columbus изолятами возбудителя бурой ржавчины (авирулентными и вирулентными к *Lr16*). Результаты исследования позволили предположить, что повышение устойчивости происходило благодаря остаточному эффекту гена *Lr13*, который является возрастным и неэффективным на стадии проростков. Авторы обнаружили также увеличение устойчивости при комбинировании генов *Lr30* и *Lr3ka* на фоне сорта Thatcher. Однако не было эффекта на устойчивость комбинации генов *Lr30+Lr11* на фоне сорта Neerawa. В связи с отсутствием изолятов, способных преодолевать дигенные комбинации, не представлялось возможным тестировать аддитивный эффект двух преодоленных генов.

Sawhney [86] предположил, что ген *Lr34* в комбинациях с другими генами обеспечивает длительную устойчивость по типу медленного развития болезни. В дальнейшем показано, что длительная устойчивость некоторых индийских сортов обусловлена геном *Lr34* или этим геном, действующим совместно с другими [87]. Возрастная устойчивость ряда сортов в Мексике обусловлена геном *Lr34*, действующим совместно с другими дополнительными генами, в том числе и *Lr13* у сорта Frontana, имеющего длительную устойчивость к бурой ржавчине [88]. Ген *Lr46*, локализованный на хромосоме 1B, наряду с другими генами обуславливает частичную устойчивость к бурой ржавчине сорта Pavon 76 [89].

Kloppers, Pretorius [90] исследовали эффекты комбинаций генов *Lr13+Lr34*, *Lr13+Lr37*, *Lr34+Lr37* в сравнении с эффектами этих одиночных генов и восприимчивым контролем Thatcher. Оценивали тип инфекции в условиях теплицы и поражаемость растений в поле. По этим двум показателям линии с *Lr13+Lr34*, *Lr34+Lr37* имели более высокие уровни устойчивости, чем линии с одиночными генами. При оценке инфекционного типа не обнаружили повышения устойчивости у линии с *Lr13+Lr34* при инокуляции одним из двух использовавшихся патотипов возбудителя бурой ржавчины. Однако линия с комбинацией генов *Lr13+Lr34* имела более длинный латентный период, более мелкие пустулы и оказалась высоко резистентной в поле.

Сходные исследования проведены при инокуляции 67 изолятами возбудителя бурой ржавчины взрослых растений изогенных линий сорта Thatcher с генами *Lr13*, *Lr22a*, *Lr34*, *Lr35* и комбинацией генов *Lr13+Lr35* [5]. Оказалось, что все изоляты имели низкий инфекционный тип на линиях с *Lr22a* и *Lr35*. На линии с *Lr34* наблюдали более низкий инфекционный тип и пораженность в сравнении с Thatcher. Таким образом, этот ген проявлял остаточный эффект на устойчивость. Линия с *Lr13* была сильно восприимчива при заражении некоторыми изолятами. Однако другие патотипы продуцировали очень низкий или промежуточный инфекционный тип. Комбинация генов *Lr13+Lr34* в большей степени, чем одиночные гены, повышала уровень устойчивости к некоторым изолятам

гриба. На стадии проростков также проявлялся остаточный эффект на устойчивость гена *Lr34*. Кроме того, в случае комбинирования гена *Lr13* с проростковыми генами устойчивости наблюдали повышение устойчивости при оценке типа инфекции в сравнении с инфекционным типом у взрослых растений, имеющих *Lr13*. Возможно, у проростков проявлялся остаточный эффект возрастного гена *Lr13*, не эффективного на ранних этапах развития.

Ряд работ были посвящены изучению эффектов преодоленных генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине. Так, Ayers et al. [91] не выявили корреляции между числом неэффективных генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине и уровнем полевой резистентности у линии FKN. Luig [72], напротив, считает, что горизонтальная устойчивость пшеницы к стеблевой ржавчине обусловлена остаточными эффектами генов резистентности, утратившими эффективность. По их мнению, горизонтальная устойчивость действует на основе «ген на ген» взаимоотношений растения-хозяина и патогена и специфична.

Brodny et al. [92] исследовали остаточный эффект генов устойчивости *Sr6*, *Sr8*, *Sr9a* и их всевозможных парных комбинаций у линий, созданных на основе сорта Chinese Spring. Для инокуляции использовали один изолят расы RKQQ. На семи линиях, имеющих 1–2 гена, формировались пустулы меньшего размера, чем на Chinese Spring. Линии также отличались от рекуррентного сорта более низкой споруляцией. Было установлено повышение устойчивости у линий с двумя генами в сравнении с имеющими один *Sr*-ген. По размеру пустул линия с *Sr8* была более устойчива, чем с *Sr6* или *Sr9a*. Таким образом, ген *Sr8* имел больший остаточный эффект на резистентность. Однако в дигенных комбинациях этот ген не обнаруживался.

Представленный обзор свидетельствует о возможности повышения уровня полигенной устойчивости за счет остаточных эффектов главных генов резистентности пшеницы к биотрофным грибным патогенам. Не все преодоленные гены вносят вклад в увеличение полигенной устойчивости. Некоторые из них являются нейтральными, другие – снижают уровень резистентности. Кроме того, установлен специфический характер взаимодействия преодоленных генов с патогеном. То есть остаточный эффект на устойчивость конкретного преодоленного гена может проявляться только при взаимодействии растения-хозяина с определенными генотипами гриба. В отношении других изолятов патогена эффект может отсутствовать или иметь отрицательное значение. Такой дифференциальный характер взаимодействия растения-хозяина и патогена при полигенной устойчивости, обусловливаемой эффектами преодоленных генов, является доказательством возможности преодоления уровня этой резистентности. То есть преодоленный ген, имеющий некоторый остаточный эффект на устойчивость, может в ходе коэволюции растения-хозяина и возбудителя болезни превратиться в ген восприимчивости. Следует отметить, что некоторые исследования были посвящены анализу возможностей пирамидирования преодоленных генов для повышения уровня полигенной устойчивости. В ряде случаев комбинации некоторых преодоленных генов резистентности были более эффективны, чем одиночные гены. Однако не исключена адаптация патогена и к комбинациям преодоленных генов устойчивости.

#### **8.4. Наследование устойчивости мягкой пшеницы к возбудителям грибных болезней. Символы главных генов резистентности**

Одним из главных направлений в генетике иммунитета является изучение числа и характера наследования генов резистентности с помощью гибридологического анализа, а также идентификация этих генов. Большинство работ связано с выявлением природы олигогенной (вертикальной) устойчивости злаков к отдельным расам (биотипам, клонам, изолятам, генотипам) патогена. Как было описано выше, при взаимодействии аллелей устойчивости *RR* с аллелями восприимчивости *AA* формируется пять типов реакций (см. раздел 8.1). При проведении гибридологического анализа эти типы реакций группируют, как правило, в два класса – устойчивых растений (0, 1, 2-й тип) и восприимчивых (3, 4-й тип).

При изучении числа генов, определяющих устойчивость зерновых культур к ржавчинным, мучнистосоросным, септориозным, головневым и другим патогенам, были обнаружены различные типы расщепления. Выявлен как доминантный, так и рецессивный контроль признака устойчивости. Число генов варьировало от 1 до 3–4. Кроме однотипного характера наследования устойчивости к разным расам в пределах одной гибридной комбинации установлены факты различного взаимодействия генов устойчивости в зависимости от изолята патогена.

Генетическая природа устойчивости сорта зависит от генотипа не только культуры патогена, но и восприимчивого родителя, т. е. от генетического фона гибридного потомства. Так, например, ген резистентности *Lr11* проявляется на генетическом фоне сорта Sonalika как рецессивный, а на генетической основе сорта Hussar – как доминантный [93].

Генетика олигогенной (вертикальной) устойчивости изучается главным образом на ранних этапах онтогенеза растения-хозяина. Оценка резистентности обычно проводится в лабораторных условиях на отрезках листьев проростков. Однако особую важность имеют исследования устойчивости на протяжении всего онтогенеза растения, что позволяет выявлять образцы с генами, функционирующими в определенный период развития растения-хозяина, и использовать полученные сведения для разновозрастной защиты при селекции на иммунитет. Так, если патоген попадает на растение на ранних этапах развития, в селекционной работе следует применять доноры устойчивости с проростковыми генами. В случае распространения болезни в более поздний период необходимы доноры с генами возрастной резистентности.

Фитопатологическая оценка устойчивости к заболеваниям в онтогенезе растений не раскрывает генетическую основу действия генов резистентности на той или иной стадии развития. Только сочетание визуальной оценки проявления болезни с данными гибридологического анализа позволяет определить генетический контроль устойчивости. Показано, что признак устойчивости может контролироваться одними и теми же или разными генами в определенные стадии онтогенеза растений. Результаты генетического анализа зависят от фенотипического проявления генов устойчивости и могут варьировать в зависимости от условий



окружающей среды. Так, например, рецессивный ген *Pm5*, имеющийся у сортов Норе и Repown, является температурозависимым [94]. Он обеспечивает устойчивость против соответствующих рас *Blumeria graminis* DC при температуре до 20 °C.

Полигенная (частичная) устойчивость злаков к болезням определяется влиянием аддитивных и доминантных генных эффектов, а также является результатом взаимодействия, включая аддитивный × аддитивный и доминантный × доминантный эпистаз. Этот тип устойчивости контролируется полигенами со слабым фенотипическим эффектом или единичными генами. Например, у мягкой пшеницы было обнаружено 35 генов слабой реакции к бурой ржавчине, локализованных в 13 хромосомах всех трех геномов [95]. Длительная устойчивость к стеблевой ржавчине сорта Selkirk контролируется пятью генами [96]. Медленное поражение пшеницы этим возбудителем может определяться 2–14 генами [97]. С использованием моносомного анализа установлено, что устойчивость к мучнистой росе верхних листьев растений сорта Diplomat контролируется генами, локализованными в 14 хромосомах [98].

Главные гены устойчивости злаков к возбудителям болезней в отличие от малых имеют обозначения, и, как правило, это первые буквы названий патогена. Например, гены устойчивости пшеницы к мучнистой росе обозначаются *Pm* (powdery mildew), к бурой ржавчине – *Lr* (leaf rust), к пыльной головне – *U* (*Ustilago tritici*), к септориозу – *Snb* (*Septoria nodorum* blotch). Гены, для которых установлена хромосомная локализация и выявлено, что они отличны от ранее описанных, обозначаются символами, за которыми следует номер арабскими цифрами и буквенное обозначение аллеля (в случае генов, имеющих множественные аллели). Для менее исследованных генов за символами следует две (иногда более) буквы названия сорта, у которого ген впервые был выявлен. Для малоизученных генов резистентности пшеницы к возбудителю мучнистой росы вводятся временные обозначения через символ *M1*, за которым следует аббревиатура из двух букв названия сорта, у которого ген впервые был обнаружен, а также цифра, показывающая число генов устойчивости к мучнистой росе у данного сорта. Например, у сорта Cornette выявлен ген *MiCo3*, который является третьим геном резистентности к патогену (кроме него выявлены также *Pm3d* и *Pm4b*).

Гены устойчивости можно классифицировать по срокам их проявления в онтогенезе на ювенильные, или проростковые, проявляющиеся во всех фазах, начиная с первого листа, и гены взрослых растений, которые проявляются только после выхода в трубку и учитываются в фазе флаг-листа. Большинство генов устойчивости относится к ювенильным. Для пшеницы генами взрослых растений являются только *Sr2*, *Yr11*, *Yr12*, *Yr13*, *Yr14*, *Yr16*, *Yr29*, *Yr30*, *Yr36*, *Lr 12*, *Lr22a*, *Lr22b*, *Lr48*, *Lr49* и *LrTb*.

Идентификация главных генов устойчивости осуществляется путем анализа родословных сортов и с использованием фитопатологического теста, основанного на инокуляции исследуемых сортообразцов набором клонов, охарактеризованных по генам вирулентности. Однако фитопатологического тестирования часто бывает недостаточно, чтобы сделать однозначный вывод, какие гены устойчивости имеются у сорта. Окончательную идентификацию, особенно если речь идет о новом

гене, проводят после анализа расщепления у гибридов от скрещивания сорта с изогенными линиями и формами, имеющими определенные гены резистентности. Хромосомную локализацию новых генов у пшеницы устанавливают методом моносомного анализа или молекулярно-генетическим исследованием.

Моносомным анализом нами была установлена хромосомная локализация генов устойчивости у австралийского образца SUN69A. Этот образец является высокорезистентным к популяции возбудителя бурой ржавчины северо-западного региона европейской части СНГ, в том числе и на территории Республики Беларусь. Полученные данные показали, что расщепление в  $F_2$  поколении дисомной комбинации Chinese Spring  $\times$  SUN 69A соответствовало доминантному моногенному наследованию при инокуляции растений клоном № 36 и доминантному дигенному (13:3) – клоном № 19. Однако результаты скрещивания с моносомными линиями свидетельствовали о более сложной генетической природе устойчивости исследуемого образца. Было установлено, что SUN69A имеет ген устойчивости в хромосоме 3D и ген-супрессор в хромосоме 1D. Оба гена экспрессировались при взаимодействии растений как с клоном гриба № 19, так и № 36. Эти гены, вероятно, являются основными в контроле устойчивости к бурой ржавчине образца мягкой пшеницы SUN69A. Кроме того, при заражении клоном № 19 проявлялись еще два гена-ингибитора, находящиеся на хромосомах 1A и 6A. Молекулярным анализом установлено отличие выявленного гена устойчивости от известного гена *Lr24*, также локализованного в хромосоме 3D. Таким образом, обнаруженный высокоэффективный ген устойчивости у образца SUN69A является новым и может быть использован в селекции мягкой пшеницы с целью увеличения генетической разнородности сортов по этому признаку.

Совокупные данные по идентификации генов устойчивости в сортах пшеницы, их хромосомной локализации и сцеплению приводятся в специальных каталогах [99, 100].

К настоящему времени у мягкой пшеницы описано 62 гена устойчивости к возбудителю мучнистой росы *Blumeria graminis* DC., в том числе 51 ген *Pm*. Из них 4 гена (*Pm10*, *Pm11*, *Pm14*, *Pm15*) обуславливают устойчивость пшеницы к форме мучнистой росы, специализированной к пырею – *Blumeria graminis* DC. *agropyri*. Эти гены не представляют интереса для практического использования в селекции пшеницы. Гены *Pm1*, *Pm3*, *Pm4a*, *Pm 5b*, *Pm5d*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm14*, *Pm15*, *Pm23*, *Pm24*, *Pm28*, *Pm29*, *Pm30*, *MIAd*, *MIbr*, *MIga*, *mljy*, *mlsy*, *MIrd30*, *Mlxbd* являются собственно пшеничными и встречаются у сортообразцов вида *Triticum aestivum* L. Некоторые гены имеются не только у *Triticum aestivum* L., но и у других видов: у *T. spelta duhamelianum* – *Pm10*, *Pm11*; у *T. macha subletschumicum* – *Pm10*, *Pm15*; у *T. compactum* – *Pm11*, *Pm15*. Остальные гены интрогрессивные. Они привнесены от *Aegilops squarrosa* (*Pm2*), *Ae. taushii* (*Pm19*) *T. carthlicum* (*Pm4b*, *Pm33*), *T. dicoccum* (*Pm5a*, *MIre*), *T. sphaerococcum* cv. Kolandi (*Pm5c*), *T. timopheevii* (*Pm6*, *Pm27*), *Ae. speltoides* (*Pm12*, *Pm32*), *Ae. longissimum* (*Pm13*), *T. dicoccoides* (*Pm16*, *Pm31*, *MITd1055*, *MIzec*), *Haynaldia villosa* (*Pm21*), *T. monococcum* (*Pm25*), *T. turgidum* var. *dicoccoides* (*Pm26*), *T. durum* (*Mld*). От культурной ржи *Secale cereale* были привнесены гены *Pm7*, *Pm8*, *Pm17*, *Pm20*.

Из 69 генов устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss., из них 63 с постоянным символом, 29 генов перенесено в *Triticum aestivum* от других видов злаков. Например, ген *Lr9* привнесен от *Aegilops umbellulata*; *Lr19*, *Lr24*, *Lr29* – *Thinopyrum elongatum*; *Lr21*, *Lr32*, *Lr40*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr43* – *Aegilops tauschii*; *Lr 22a* – *Ae. squarrosa* var. *strangulata*; *Lr25*, *Lr26*, *Lr45* – *Secale cereale*; *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* – *Ae. speltoides*; *Lr37* – *Ae. ventricosa*; *Lr38* – *Th. intermedium*; *Lr44* – *T. spelta*; *Lr50* – *T. armeniacum*; *Lr53* – *T. dicoccoides*; *Lr54* – *Ae. kotschyi*; *Lr55* – *Elymus trachycaulis*; *LrTm* – *T. monococcum*; *LrTr* – *T. triuncialis*; *LrTt1* – *T. timopheevii* ssp. *viticulosum*.

Из 4 известных генов устойчивости к *Septoria nodorum* (*Phaeosphaeria nodorum*) только один *SnbTM* привнесен от чужеродного вида *T. timopheevii*.

Известно 57 генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis* Pers., из них 5 с временным обозначением. Гены *Sr2*, *Sr9e*, *Sr9d*, *Sr9g*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr13*, *Sr14*, *Sr17* привнесены в мягкую пшеницу от вида *T. turgidum*; *Sr9d*, *Sr36*, *Sr37* – *T. timopheevii*; *Sr21*, *Sr22*, *Sr35* – *T. monococcum*; *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr43* – *Th. elongatum*; *Sr27*, *Sr31* – *S. cereale*; *Sr32*, *Sr39* – *Ae. speltoides*; *Sr33* – *Ae. squarrosa*; *Sr34* – *Ae. comosa*; *Sr38* – *Ae. ventricosa*; *Sr40* – *T. araraticum*; *Sr44* – *Th. intermedium*; *Sr45* – *Ae. tauschii*.

Из 63 генов устойчивости к желтой ржавчине *Puccinia striiformis* Westend. 23 имеют временное обозначение. Гены резистентности *Yr7*, *Yr26* привнесены в мягкую пшеницу от вида *T. turgidum* var. *durum*; *Yr8* – *Ae. comosa*; *Yr9* – *S. cereale*; *Yr15*, *Yr35*, *Yr36*, *YrH52* – *T. dicoccoides*; *Yr17* – *T. ventricosum*; *Yr28* – *T. tauschii*; *Yr37* – *Ae. kotschyi*. Ген резистентности *Yr10* кроме мягкой пшеницы обнаружен у *T. spelta*, *T. vavilovii*.

## 8.5. Роль цитоплазмы растения-хозяина в формировании устойчивости к грибным патогенам

В истории растениеводства известны факты значительных потерь урожая возделываемых культур вследствие недооценки роли цитоплазмы в устойчивости. Так, например, массовое поражение гибридных растений кукурузы с Т-типом цитоплазмы было обусловлено появлением новой расы *Helminthosporium maydis* [101]. Было выявлено, что раса Т гриба образует специфический токсин, вызывающий набухание Т-митохондрий растений, что приводит к нарушению их функции при окислительном фосфорилировании и дыхании вплоть до гибели клеток [102, 103]. Обнаружено также, что митохондриальный ген *urf 13-T*, специфичный только для цитоплазмы Т-типа, кодирует полипептид URF 13, являющийся рецептором токсина, связывание которого с белком меняет проницаемость мембраны [104]. Предполагается, что олигомерная структура, состоящая из 2–4 отдельных молекул URF 13, образует в присутствии токсина канал внутри мембраны митохондрий. В дальнейшем были показаны цитоплазматические эффекты на резистентность кукурузы не только к *H. maydis*, но и к желтой пятнистости листьев *Phyllosticta maydis* [49, 105, 106]. В этом случае токсин гриба вызывает сходный эффект на кукурузу с Т-типом стерильности, заключающийся в повреж-

дении митохондрий и подавлении дыхания [107]. Установлена роль цитоплазмы в устойчивости кукурузы к возбудителю фузариоза *Fusarium moniliforme* [108], пыльной головне *Ustilago reiliana* [109], пузырчатой головне *Ustilago maydis* [110], к ложной мучнистой росе *Peronosclerospora sorgi* [111].

В большинстве работ описаны цитоплазматические эффекты, обнаруженные при анализе наследования устойчивости в реципрокных скрещиваниях. Так, диаллельный анализ признака устойчивости к пирикулярриозу *Piricularia oryzae* реципрокных гибридов риса выявил достоверное материнское влияние [112, 113]. При оценке реципрокных гибридов яблони обнаружены различия по резистентности к мучнистой росе в пяти комбинациях скрещивания [114].

Цитоплазматические эффекты отмечены для признака устойчивости пшеницы к спорынье *Claviceps purpurea* [115], на полевую и зародышевую резистентность ячменя к пыльной головне [116]. Пораженность реципрокных гибридов  $F_1$  от скрещивания устойчивых сортов пшеницы с восприимчивыми к *Drechslera tritici* была ниже при использовании в качестве материнского родителя резистентных форм [117]. В  $F_1$  поколении прямой комбинации скрещивания установлено неполное доминирование устойчивости к двум штаммам сетчатой пятнистости ячменя, а в обратной – полное доминирование признака резистентности [118]. Показана зависимость цитоплазматического эффекта от направления гибридизации при изучении устойчивости ячменя к возбудителю мучнистой росы [119, 120]. Анализ  $F_4 - F_6$  гибридных поколений пшеницы показал достоверные реципрокные различия в наследовании устойчивости к мучнистой росе [121].

На устойчивость *Triticum aestivum* L. к бурой ржавчине в некоторых случаях также влияло направление скрещивания. Так, например, показано увеличение процента резистентных растений в гибридных поколениях при использовании восприимчивой формы в качестве отцовского родителя [122–124], выявлена смена доминирования признака устойчивости в реципрокных комбинациях [125, 126]. Благоприятным для повышения резистентности оказалось использование материала, обладающего горизонтальной устойчивостью, в качестве материнского партнера по скрещиванию, причем эффект проявлялся только в  $F_3$  [127]. Показано влияние цитоплазмы сорта Саратовская 29 на тип реакции к популяции бурой ржавчины, которое выражалось в снижении его у растений  $F_1$  реципрокных гибридов, полученных с участием линий этого сорта [128].

Для выявления эффектов цитоплазмы растения на резистентность к различным патогенам удобной моделью являются аллоплазматические линии, имеющие ядро одного вида на фоне цитоплазм других видов. Число работ с использованием таких моделей значительно меньше, чем по изучению устойчивости у реципрокных гибридов. Это связано со сложностью создания таких коллекций, так как аллоплазматические линии получают путем замены ядерных геномов чужеродных видов на геном культурного сорта, выступающего при беккроссировании в качестве отцовского родителя. Впервые исследования такого рода были проведены Michaelis в 1948 г. [129]. Согласно его данным, устойчивость к мучнистой росе аллоплазматических форм кипрея с геномом *Epilobium hirsutum* и цитоплазмой вида *Epilobium luteum* зависела не только от ядра, но и от цитоплазмы.

Позже было показано, что некоторые стерильные аналоги слабовосприимчивого к черной корневой гнили сорта табака Дюбек 566, включавшие 13 доноров цитоплазм, высокоустойчивы к болезни [130]. При исследовании резистентности семи аллоплазматических линий индийской горчицы с ядерным геномом *Brassica juncea* cv. RLM 198 установлено модифицирующее действие чужеродной цитоплазмы на степень полевой устойчивости к *Alternaria brassicae* [131]. Цитоплазмы *B. napus* и *B. carinata* достоверно повышали устойчивость к альтернариозу в сравнении с эуплазматическим контролем. Замещение цитоплазмы культурного табака *Nicotiana tabacum* на цитоплазму *N. debney* приводило к увеличению устойчивости к ряду заболеваний [132]. Установлено, что аллоплазматические линии подсолнечника с цитоплазмой *Helianthus petiolaris* более резистентны к пепельной гнили и мучнистой росе [133].

Увеличение резистентности пшеницы к двум расам стеблевой ржавчины выявлено у аллоплазматических линий с цитоплазмами видов *Aegilops ovata*, *Ae. caudata* и *Triticum timopheevii* [134]. Однако исследования коллекции сорта Chinese Spring к расе стеблевой ржавчины не показали различий по типу реакции между аллоплазматическими линиями [135]. Анализ аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядерными геномами сортов Chris и Selkirk и твердой пшеницы с геномом Selection 56-1 показал, что сорт Chris устойчив к трем расам бурой ржавчины на стадии колошения и восприимчив в фазе проростка [136]. Однако аллоплазматические линии с ядерным геномом этого сорта и цитоплазмами *T. araraticum*, *T. timopheevii*, *T. beoticum*, *T. macha*, *Ae. ovata*, *Ae. speltoides* восприимчивы на поздних этапах онтогенеза к одной или нескольким расам. Сорт Selkirk и аллоплазматические линии с этими и некоторыми другими цитоплазмами были устойчивы на протяжении всего онтогенеза растений. Сорт Selection 56-1 и его аллоплазматические линии показали промежуточную реакцию по устойчивости: наличие на листовых пластинках пустул устойчивого (0, 1) и восприимчивого (3) типов реакции.

Отмечена зависимость типа реакции растения от используемой расы мучнистой росы у аллоплазматических линий с геномом сорта Chinese Spring [135]. Однако при исследовании 12 других серий аллоплазматических линий к 15 расам возбудителя мучнистой росы не обнаружено различий по типу реакции за счет цитоплазм. Влияние чужеродной цитоплазмы показано при изучении устойчивости аллоплазматических линий мягкой пшеницы к корневой гнили – офиоболезу и церкоспореллезной гнили корневой шейки [137], септориозу [138]. Устойчивость аллоплазматических линий пшеницы к ржавчине, мучнистой росе и фузариозу различна и изменялась в зависимости от условий [139]. Было установлено, что аллоплазматические линии с цитоплазмами *Ae. mutica*, *Ae. speltoides*, *Ae. triuncialis*, *Ae. ovata*, *Ae. biuncialis* сравнительно устойчивы к популяции возбудителя мучнистой росы. Показано, что аллоплазматические линии с ядерным геномом Chinese Spring и цитоплазмами от видов *Ae. squarrosa*, *Ae. variabilis*, *Ae. mutica* были более восприимчивы к пыльной головне, чем эуплазматический сорт.

Появились работы, свидетельствующие о внутривидовых цитоплазматических эффектах на болезнеустойчивость, выполненные на сериях внутривидовых



замещенных линий культурных растений. Эти линии имеют одинаковый ядерный геном одного сорта и различные цитоплазмы одного вида. Так, при изучении процента поражения внутривидовых замещенных линий ячменя гельминтоспориозом и септориозом колоса обнаружено достоверное влияние цитоплазмы растения на устойчивость к этим заболеваниям [140]. На замещенных линиях овса показан эффект цитоплазмы на устойчивость к корончатой ржавчине [141].

В большинстве научных и селекционных учреждений изучение и использование цитоплазматических эффектов в устойчивости сельскохозяйственных растений к болезням не является основной задачей и обычно ограничивается анализом реципрокных гибридов с целью выбора наиболее удачного направления скрещивания. Основные исследования по этой проблеме проводятся в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси. На протяжении более 20 лет они были связаны с выяснением генетической природы ядерно-цитоплазматического взаимодействия в устойчивости растений к биотическим факторам среды посредством использования модельных объектов, позволяющих вычленить роль цитоплазмы растения в защитных реакциях против патогенов. Большинство исследований имеют мировую новизну. Результаты этой работы представлены далее.

Дисперсионный анализ признаков полигенной устойчивости к клону бурой ржавчины коллекций аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядерными геномами сортов Chinese Spring (японского ученого К. Цуневаки), Белорусская 12, Белорусская 80, Ленинградка и Нева, созданных А. Н. Палиловой и Т. А. Силковой, обнаружил достоверный эффект цитоплазмы на признаки число пустул на 1 см<sup>2</sup> листа (ЧП) и средняя спороносящая способность с единицы (1 см<sup>2</sup>) листовой поверхности (СССЕЛП) (табл. 8.4). Доля взаимодействия ядра и цитоплазмы была наибольшей для признаков репродуктивности патогена СССЕЛП и СССРП (средняя спороносящая способность пустулы). Однотипности действия цитоплазм, привнесенных от чужеродных видов, на различные ядерные геномы изученных линий обнаружено не было.

При изучении аналогичных показателей полигенной устойчивости аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядерными геномами Penjamo 62 (болгарского

**Таблица 8.4. Доля влияния [66] факторов и их взаимодействий на признаки полигенной устойчивости аллоплазматических линий мягкой пшеницы с геномами сортов Chinese Spring, Белорусская 12, Белорусская 80, Ленинградка и Нева к клону бурой ржавчины**

Фактор	ЧП	СССП	СССЕЛП
Ядро	3,72**	1,79**	4,62**
Цитоплазма	0,90**	0,42	2,36**
Условия среды	82,05**	65,66**	8,25**
Взаимодействие ядра и цитоплазмы	1,54**	5,27**	7,30**
Взаимодействие ядра и условий среды	2,07**	3,97**	24,39**
Взаимодействие цитоплазмы и условий среды	0,88**	1,06**	2,90**
Взаимодействие ядра, цитоплазмы и условий среды	1,23	10,30**	16,81**

Примечание. См. табл. 8.2.



ученого И. Панайотова) и Chinese Spring к различным клонам возбудителя мучнистой росы было обнаружено, что наибольшее влияние плазмон оказывал на признак СССЕЛП. Оказалось, что защитный эффект чужеродных цитоплазм проявлялся при определенном уровне инфекционной нагрузки. Была обнаружена изменчивость цитоплазматических эффектов в зависимости от генотипа клона возбудителя мучнистой росы, что доказывает специфичность полигенной устойчивости к этому патогену и участие в специфических взаимодействиях плазмона растения.

Проведена оценка устойчивости проростков аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядерными геномами сортов Chinese Spring, Белорусская 12, Белорусская 80, Ленинградка, Penjamo 62 и Siete Cerros 66 (оригинатор И. Панайотов) к трем изолятам *Septoria nodorum* Berk. с различной агрессивностью. Показано, что устойчивость мягкой пшеницы к септориозу контролируется не только ядерной, но и цитоплазматической генетическими системами, а также их взаимодействием. Обнаружена специфичность проявления эффектов чужеродных цитоплазм на степень резистентности пшеницы к септориозу.

Оценка влияния заражения септориозом на компоненты продуктивности аллоплазматических линий мягкой пшеницы сортов Белорусская 12 и Белорусская 80 показала, что проявление модифицирующего действия чужеродных цитоплазм на показатели толерантности в значительной степени зависит от ядерного генома и условий года испытания. Цитоплазмы от видов *Aegilops juvenalis*, *Triticum polonicum* и *T. dicoccoides* var. *spontaneonigrum* достоверно снижают потери урожая от болезни у аллоплазматических линий с геномами сортов Белорусская 12 и Белорусская 80. Две последние цитоплазмы имеют наибольшую селекционную ценность, так как не оказывают негативного влияния на продуктивность здоровых растений. Кроме того, показано, что цитоплазма растения может выступать как генетический фактор в формировании определенного уровня чувствительности пшеницы к фитотоксичным экзометаболитам возбудителя септориоза.

Изучение полигенной устойчивости 29 внутривидовых замещенных линий мягкой пшеницы сорта Ленинградка, созданных О. Г. Давыденко, при заражении 5 разновирулентными клонами бурой ржавчины и их смесью показало высокодостоверный эффект цитоплазмы растения-хозяина на репродуктивность патогена. Доля ее влияния на изменчивость этого признака в зависимости от используемых клонов гриба составила от 3,5 до 12%. Неидентичность абсолютных показателей СССЕЛП различных клонов на замещенных линиях сорта Ленинградка подтверждает известный факт дифференциального взаимодействия хозяина и патогена в горизонтальной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине, выявленный Одинцовой [4].

Нами было обнаружено, что клоны с меньшим числом генов вирулентности (K5 и № 37) являются и менее агрессивными на сорте Ленинградка, чем три других (№ 23, № 24, K4), несущих больше генов вирулентности и составляющих группу высокоагрессивных. Таким образом, наблюдалась положительная зависимость между числом генов вирулентности и агрессивностью клонов, отмеченная другими исследователями. Однако не исключено, что использованные нами

клоны могли распределиться по числу генов вирулентности иначе, если бы для их идентификации применили другие тестеры.

Одной из возможных причин снижения репродуктивности высокоагрессивных клонов гриба на замещенных по цитоплазме линиях мягкой пшеницы может быть внутривидовое замещение цитоплазм. Известно, что замена цитоплазмы при создании линии приводит к несоответствию ядерной и цитоплазматической генетических систем, вследствие чего наблюдается неполная экспрессия генов и плазмогенов в процессе развития. Такой дисбаланс ядерно-цитоплазматических взаимодействий обнаружен не только у аллоплазматических [142], но и внутривидовых замещенных линий мягкой пшеницы [140]. В нашем случае он может приводить к изменению степени доступности растений как питательного субстрата для патогена. При этом чем выше потребности патогена в «пище», как, например, у высокоагрессивных клонов гриба, наращивающих большую массу спор, тем сильнее этот дисбаланс проявляется. Вероятно, именно поэтому такие клоны не могут достичь на замещенных линиях уровня репродуктивности, свойственного сбалансированному генотипу исходного сорта Ленинградка. В то же время для низкоагрессивных клонов при взаимодействии с большинством замещенных линий проблемы с «пищей» не возникает. Исключение составила лишь линия с цитоплазмой от образца К-31085, на которой СССЕЛП клона № 37 была ниже контроля, а также линии с цитоплазмами сортов Полтавка, 10Д2, НР 1102, Грекум 114 при взаимодействии с клоном К5.

Очевидно, у этих форм при инокуляции указанными клонами проявилась наиболее сильная степень ядерно-плазменного разобщения, отражающаяся на синтезе веществ, необходимых для развития гриба, или веществ, оказывающих тормозящее влияние на рост патогена. В то же время, как уже указывалось, замещенная линия с цитоплазмой от мутанта 10Д3 превышала контроль по уровню репродуктивности обоих низкоагрессивных клонов. Аналогичным оказалось и взаимодействие клона № 37 с линией на фоне цитоплазмы от сорта Кубанка и образцов 17Н2 и К-22000 при инокуляции низкоагрессивным клоном К5. По-видимому, питательный баланс этих линий оказался более благоприятным, чем у других и исходного сорта в том числе.

Серова с соавторами [143] считают, что в результате взаимодействия генетических систем хозяина и паразита устанавливается определенный питательный баланс, регулирующий патогенность. Учитывая широкий спектр веществ, участвующих в формировании восприимчивости растений к ржавчинному грибу, разнообразие метаболических реакций реализации этого процесса, становится понятной роль в патогенезе и цитоплазматической генетической системы растения. Таким образом, вследствие некоторой разобщенности в действии ядра и цитоплазмы в процессе развития растений замещенных по цитоплазме линий изменяется экспрессия как ядерных генов, так и плазмогенов растения. У исходного сорта Ленинградка взаимодействие ядерной и цитоплазматической генетических систем сбалансировано в большей степени, чем у созданных на его основе линий. Отличие некоторых из них от исходного сорта, в частности по признаку репродуктивности клонов патогена, как уже отмечалось, может быть обусловлено

изменением сопряженности в функционировании ядерного генома и плазмона замещенных растений. Это, по-видимому, связано с особенностями цитоплазм и, как было показано, может проявляться различно при взаимодействии с отличающимися по агрессивности клонами патогена. Именно поэтому внутривидовая замена цитоплазмы растения может приводить к модификации уровня количественной устойчивости к конкретному клону гриба, свойственному исходному сорту.

Явление цитоплазматической специфичности может реализоваться следующим образом. Прежде всего, как уже отмечалось, количественная (полигенная) устойчивость контролируется малыми генами, локализованными в различных хромосомах ядерного генома растения. Показано, что число этих генов и их дисперсия в геноме могут варьировать в зависимости от клона гриба [39]. Не исключено, что при взаимодействии с низкоагрессивными клонами меньшее число локусов хозяина оказывается функционально активным. Взаимодействие с высокоагрессивными клонами осуществляется при участии многих генов и многих хромосом. Таким образом, при взаимодействии растения с высокоагрессивными клонами влияние цитоплазмы будет осуществляться при большем разнообразии ядерных полигенов. Напротив, если признак контролируется меньшим числом генетических факторов, то действие конкретной цитоплазмы в сравнении с другой может оказаться менее заметным. В этом случае только некоторые цитоплазмы могут проявить специфический эффект, отличающийся от контроля или какой-либо другой замещенной линии. Кроме того, не исключено также, что в процессе создания внутривидовых замещенных по цитоплазме линий могла происходить «селекция» некоторых малых генов. Рядом авторов уже показано влияние цитоплазм аллоплазматических линий пшеницы на трансмиссию хромосом, выживаемость определенных гамет или зигот при исследовании других признаков растений [140, 144–146]. Аналогичный процесс мог привести к отсутствию полной идентичности ядерных геномов замещенных линий, в том числе и по генам, участвующим в горизонтальной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. Однако и это явление также осуществляется в результате влияния цитоплазмы и может носить специфический характер, обусловленный конкретными плазмонами.

На основании полученных данных была выделена группа цитоплазм, характеризующихся сходными эффектами на специфичность взаимодействия с изученными клонами патогена:

1) тринадцать цитоплазм (сортов Саратовская 27, Саратовская 29, Саратовская 52, Альбидум 1616, Нива, Альбидум 147, Линия 19 (Ростов) и образцов К-26931, К-34689, К-34305, К-31362, К-29908, К-35426) обуславливали более высокую, чем у исходного сорта, степень устойчивости к агрессивным клонам № 23, № 24 и К4. Устойчивость к менее вирулентным клонам № 37 и К5 была идентична контролю;

2) в присутствии цитоплазм сортообразцов 10Д2, НР 1102 и сорта Грекум 114 наблюдалось повышение количественной устойчивости при взаимодействии со всеми клонами гриба, за исключением № 37, при инокуляции которым устойчивость замещенных линий была на уровне контроля.

Наряду с оценкой репродуктивности индивидуальных клонов гриба проанализировали также устойчивость исследуемых линий к модельной популяции, составленной из равных пропорций уредоспор пяти исходных клонов. Оказалось, что относительная к контролю СССЕЛП смеси клонов на 22 замещенных линиях была близка соответствующим показателям высокоагрессивных клонов, которые представлены в модельной популяции тремя частями из пяти. Можно предположить, что и в этом случае у замещенных линий наблюдалась большая разобщенность ядерной и цитоплазматической генетических систем, чем у исходного сорта, которая проявлялась в меньшей сопряженности взаимодействия хозяина и патогена. Вместе с тем более низкая, чем у высоковирулентных клонов, средняя спороносящая способность модельной популяции может быть связана с конкурентной борьбой между ними и супрессированием одних клонов другими. В результате этого общая репродуктивность смеси (в абсолютных значениях) занимала уровень, промежуточный между показателями СССЕЛП исходных высоко- и низкоагрессивных клонов гриба. Полученные результаты доказали факт специфичности цитоплазматических эффектов на полигенную устойчивость, которая имеет место не только при инокуляции индивидуальными клонами гриба, но сохраняется и в случае взаимодействия с популяцией патогена.

Значительный интерес представляет изучение возможности патогенов преодолевать цитоплазматический барьер устойчивости. С этой целью были изучены адаптационные возможности 5 клонов бурой ржавчины на 6 внутривидовых замещенных линиях мягкой пшеницы сорта Ленинградка. Клоны гриба различались по вирулентности на изогенных линиях Thatcher и по агрессивности к исходному сорту Ленинградка. Изоляты перезаражали на индивидуальных внутривидовых замещенных линиях на протяжении 19 генераций. Была проанализирована репродуктивность первоначальных и полученных нами субкультур патогена в сравнении с сортом Ленинградка (см. табл. 8.5). Для 20-го пассажа высокоагрессивных клонов патогена фактов снижения спороношения в сравнении с исходными клонами обнаружено не было. Однако спороношение субкультуры 20-го пассажа низкоагрессивного клона К5 на линии с цитоплазмой от мутанта 10Д3 было на уровне контроля, в то время как репродуктивность первого пассажа превышала его в 1,5 раза. Два аналогичных случая были выявлены для субкультур второго низкоагрессивного изолята № 37 после пересевов на линиях с цитоплазмами от мутанта 10Д3 и сорта Кубанка. Интересно отметить, что в сравнении с контролем ни одна из субкультур не смогла адаптироваться до плазмона, привнесенного от сорта Кубанка.

Методом дисперсионного анализа показан высокодостоверный эффект фактора «цитоплазма растения» на СССЕЛП как исходного (0-го) пассажа каждого клона гриба, так и субкультур 20-го пассажа. При инокуляции растений исходными высокоагрессивными клонами гриба № 23, № 24, К4 (0-й пассаж) была выявлена небольшая дифференциация замещенных линий по уровню полигенной устойчивости (табл. 8.5). Оказалось, что репродуктивность этих клонов на большинстве линий была ниже, чем на сорте Ленинградка. Только на двух из них показатель СССЕЛП был аналогичным уровню контроля: на линии с цитоплазмой

**Таблица 8.5. Характеристика устойчивости внутривидовых замещенных линий пшеницы при длительном пассировании на них клонов бурой ржавчины**

Сорт – донор цитоплазмы	Репродуктивность с 1 см <sup>2</sup> листа исходного (0-го) и 20-го пассажей клона									
	№ 23 (0)	№ 23 (20)	№ 24 (0)	№ 24 (20)	№ 37 (0)	№ 37 (20)	K4 (0)	K4 (20)	K5 (0)	K5 (20)
Лютесценс 62	0,78*	1,13	0,92	1,30*	0,98	1,36*	0,71**	0,97	0,94	1,84**
10ДЗ	0,86	0,9	0,66**	4,01**	1,42*	1,19	0,74**	0,79*	1,50**	1,09
НР1102	0,53**	1,04	0,41**	1,01	0,69	1,27*	0,44**	0,80*	0,56*	0,73*
Кубанка	0,55**	0,72**	0,63**	1,21	1,79**	1,11	0,74**	0,89	0,93	0,89
Саратовская 27	0,73**	0,77**	0,69**	1,30*	0,80	1,32*	0,73**	0,66**	0,92	1,03
K-31085	0,65**	0,74**	0,54**	1,12	0,50*	1,26*	0,56**	0,70**	0,96	0,75
Ленинградка	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
F-критерий	8,11 <sup>xx</sup>	9,22 <sup>xx</sup>	22,42 <sup>xx</sup>	118,1 <sup>xx</sup>	9,30 <sup>xx</sup>	2,33 <sup>x</sup>	11,09 <sup>xx</sup>	4,04 <sup>xx</sup>	5,27 <sup>xx</sup>	16,38 <sup>xx</sup>
HCP-05	0,167	0,149	0,123	0,28	0,407	0,229	0,145	0,178	0,337	0,262
HCP-01	0,22	0,196	0,163	0,37	0,537	–	0,192	0,236	0,446	0,346
Доля влияния, % [66]	9,42	20,45	17,79	48,1	19,41	6,27	10,47	11,02	4,32	23,4

**П р и м е ч а н и я:** Репродуктивность гриба выражена в относительных единицах к сорту Ленинградка. Достоверные различия между внутривидовой и замещенной линией и сортом установлены при: \*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ . <sup>x</sup> F-критерий достоверен при  $P < 0,05$ ; <sup>xx</sup> при  $P < 0,01$ .

от мутанта 10ДЗ при инокуляции клоном № 23 и линии с цитоплазмой от сорта Лютесценс 62 при заражении клоном № 24. При взаимодействии с низкоагрессивными клонами № 37 и K5 замещенные линии разделились на три группы: снижающие СССЕЛП, равные исходному контролю и достоверно превышающие его по показателю репродуктивной способности.

Приведенные данные показывают, что доля влияния цитоплазмы в общей изменчивости признака СССЕЛП исходных культур (0-й пассаж) колебалась от 4,3 до 19,4% в зависимости от клона. После 20 пересевов этих клонов возбудителя бурой ржавчины на соответствующих внутривидовых замещенных линиях также было показано достоверное участие цитоплазмы растения в определении этого признака у полученных субкультур патогена. Анализ общей картины свидетельствует, что при длительном пассировании доля влияния цитоплазмы растения на репродуктивность трех клонов гриба (№ 23, № 24, K5) увеличивалась в два и более раза в сравнении с подсчитанными для исходных культур. Только для 20-го посева клона № 37 она оказалась ниже изначальной (0-го пассажа). Варианты повышения репродуктивности клонов патогена при длительном их пассировании можно объяснить отбором на фоне цитоплазм соответствующих замещенных линий более приспособленных генотипов гриба, являющихся в то же время и высокоагрессивными. Сохранение спороносящей способности субкультур при адаптации на некоторых замещенных линиях на уровне репродуктивности исходных клонов может быть обусловлено преодолением специфического компонента полигенной устойчивости патогеном до пассирования. Предполагается, что снижение репродуктивности клонов при длительном пассировании связано с отбором растением-хозяином из общего числа спонтанно возникающих генотипов гриба тех, которые имели повышенную выживаемость, не связанную с высокой агрессивностью.

Кроме того, не исключено, что уровень полигенной устойчивости растения, который может быть преодолен за счет приспособления гриба, является только некоторой долей этой устойчивости, ответственной за установление специфических взаимодействий хозяина и патогена. Как было описано ранее, горизонтальная устойчивость сорта состоит из доли устойчивости, которая не проявляет дифференциальных взаимодействий с патогеном и, следовательно, не преодолевается грибом при многократных лабораторных пересевах. Это так называемый компонент неспецифической, или длительной, устойчивости. Для оставшейся доли горизонтальной устойчивости, напротив, свойственны специфические взаимодействия, и поэтому она может преодолеваться патогеном при пассировании. Возможно, в отмеченных нами вариантах сохранения СССЕЛП после 20 пересевов на уровне, свойственном исходному клону (в отношении к соответствующим показателям сорта Ленинградка), специфический компонент полигенной устойчивости оказался преодоленным уже изначально.

Адаптация патогена, по-видимому, идет к компоненту полигенной устойчивости растения, обуславливающему дифференциальное взаимодействие с грибом. Степень экспрессии этого компонента и возможность его преодоления при длительных пересевах патогена зависит от генотипа клонов и цитоплазмы растения-хозяина. Рассмотрим наш модельный эксперимент с этой позиции. Так, например, специфический компонент полигенной устойчивости внутривидовой замещенной линии, имеющей цитоплазму от сорта Лютесценс 62, преодолевался всеми клонами патогена в процессе их адаптации. При этом если СССЕЛП исходного клона была ниже контроля, то в течение 20 генераций возбудителя болезни она достигала его уровня (клоны № 23, К4). Если же СССЕЛП первоначальных культур не отличалась от сорта Ленинградка, то после пересевов они уже были выше его (№ 24, № 37, К5). Для линии с цитоплазмой от мутанта 10Д3 отмечено возрастание репродуктивности гриба только при длительном взаимодействии с клоном № 24, а с клонами № 37 и К5 – снижение их СССЕЛП. Таким образом, можно предположить, что на фоне этой цитоплазмы адаптация к специфическому компоненту полигенной устойчивости замещенной линии проявлялась фенотипически только по СССЕЛП трех клонов (№ 24, № 37, К5). Причем он преодолевался только при пассировании клона № 24.

К линии с цитоплазмой от сорта НР 1102 адаптация шла в направлении повышения репродуктивности клонов гриба № 23, № 24, № 37. Адаптация двух других клонов не привела к заметному изменению СССЕЛП. Следовательно, они не были способны преодолеть ядерно-цитоплазматический дисбаланс внутривидовых замещенных линий и в случае длительной коэволюции с растением.

Таким образом, по адаптационным возможностям исследованных клонов гриба каждая замещенная линия уникальна по-своему. Прежде всего, это обусловлено индивидуальностью эффекта конкретной цитоплазмы на экспрессию так называемого специфического компонента полигенной устойчивости. Вероятно, только цитоплазмы сорта Саратовская 27 и образца К-31085 очень близки в этом отношении.



Второй компонент полигенной устойчивости замещенной линии неспецифичен и одинаков для всех клонов гриба, но может различаться у разных внутривидовых замещенных линий. Очевидно, что он является фактором конституциональной (пассивной) устойчивости растений. Не исключено, что уровень этой устойчивости также модифицируется цитоплазмой хозяина. Если допустить, что сходство СССЕЛП исходного клона и его субкультуры после 20-го пассажа обусловлено изначальным преодолением специфического компонента полигенной устойчивости, то тот уровень устойчивости, который будет проявлять замещенная линия, можно отнести за счет конституциональных факторов. Доля такого неспецифического компонента в общей устойчивости полигенного типа может быть близка для замещенных линий, имеющих цитоплазму от сортов Кубанка, Саратовская 27 и образца К-31085 при сравнении взаимодействия с 0-й и 20-й культурами клонов № 23, К5 и, вероятно, К4.

Таким образом, цитоплазма растения-хозяина может служить фактором адаптации патогена. На используемой модельной серии замещенных линий не удалось выявить цитоплазм, сдерживающих адаптацию всех исследованных клонов в направлении повышения агрессивности. Однако не исключено, что использование других цитоплазм или этих же, но в сочетании с иными ядерными геномами может быть более перспективным для уменьшения эпифитотийного развития гриба.

Итак, цитоплазмы исследованных внутривидовых замещенных линий мягкой пшеницы влияют на полигенную устойчивость растения-хозяина специфическим образом. Вероятно, каждая цитоплазма, привнесенная от культурного сортаобразца, модифицирует экспрессию не всех полигенов устойчивости, а только некоторых, локализованных в определенных хромосомах генома растения и, возможно, ответственных за какие-то индивидуальные показатели устойчивости этого типа. Причем эффекты различных цитоплазм на полигены одной и той же хромосомы, контролирующие какой-то конкретный признак устойчивости хозяина, могут быть и разнонаправленными. Таким образом, не существует «чистого» варианта взаимодействия малых генов устойчивости растения с малыми генами агрессивности патогена по типу «ген на ген». Это взаимодействие подвергается коррекции со стороны цитоплазматической генетической системы-хозяина, в том числе и в процессе адаптации гриба. Возможно, участие цитоплазмы растения не сводится только к изменению экспрессии ядерных полигенов устойчивости. Не исключается и непосредственный генетический контроль некоторой доли полигенной устойчивости со стороны плазмогенов хозяина. Аналогичные эффекты на полигены агрессивности могут быть свойственны и цитоплазматическим компонентам наследственности грибного патогена.

При исследовании полигенной устойчивости коллекции 33 аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядерным геномом сорта Ренжато 62 к клонам бурой ржавчины нами было показано, что модифицирующее действие большинства чужеродных цитоплазм на полигенную устойчивость зависит от стадии онтогенеза растения. Оно может быть связано с изменением механизма регуляции экспрессии ядерных генов по мере роста и развития растений. Возможно,

органельные гены-модификаторы, присутствующие в цитоплазме, вступают во взаимодействие с ядерными генами устойчивости в разные периоды индивидуального развития растений. Не исключено также прямое участие некоторых плазмогенов в устойчивости этого типа, отличающихся в зависимости от фазы онтогенеза растения-хозяина. Показано, что у пятнадцати аллоплазматических линий сорта Ренжато 62 признаки СССЕЛП первого листа проростка и флагового листа не отличались от эуплазматической формы на обеих стадиях онтогенеза растения-хозяина. Стимулировали развитие патогена как на ранней (проросток), так и на поздней (флаг-лист) стадии онтогенеза аллоплазматические линии с цитоплазмами, привнесенными от видов *Aegilops bicornis*, *Ae. kotschy*, *Ae. vavilovii*, *Ae. aucheri* (ЦМС) и *Triticum timopheevii* (ЦМС). Только одна цитоплазма, привнесенная от вида *Haynaldia villosa*, оказывала ингибирующее действие на репродуктивную способность гриба независимо от фазы развития растения. Изменчивость модифицирующего действия цитоплазм различных аллоплазматических линий на экспрессию генов количественной устойчивости может быть связана с неидентичностью цитоплазматических ДНК разных видов злаков [147]. Не исключено также и изменение трансмиссии ядерных полигенов, обусловленное эффектами различных цитоплазм на преимущественный отбор отдельных гамет или избирательную гибель зигот, которые могли иметь место при создании линий или сортов. Раскрытие механизмов модификации цитоплазмами полигенной устойчивости к патогену в ходе онтогенеза растения-хозяина может оказаться полезным для практической селекции на болезнеустойчивость.

В условиях жесткого инфекционного фона изучена количественная устойчивость к популяции возбудителя мучнистой росы в онтогенезе 29 внутривидовых замещенных линий мягкой пшеницы сорта Ленинградка. Дифференцированная реакция по резистентности к мучнистой росе линий, имеющих ядерный геном сорта Ленинградка и цитоплазмы различных культурных сортообразцов мягкой пшеницы, свидетельствует о внутривидовой цитоплазматической изменчивости по этому признаку. Для большинства линий показано достоверное влияние на проявление цитоплазматических эффектов стадии развития растения. Сравнение полигенной устойчивости на ранних и поздних этапах онтогенеза замещенных линий сорта Ленинградка выявило три группы цитоплазм: 1) усиливающие возрастную устойчивость; 2) усиливающие восприимчивость растений на поздних этапах онтогенеза; 3) сохраняющие определенный уровень количественной резистентности на протяжении всего индивидуального развития. Так, цитоплазмы, привнесенные от сортообразцов 10Д3 и Саратовская 42, повышали, а цитоплазмы от Грекум 114 и 17052/52 снижали устойчивость как на ранних, так и на поздних стадиях онтогенеза.

Можно предположить, что цитоплазмы замещенных линий первой группы регулируют проявление возрастных ядерных генов устойчивости, усиливая их экспрессию на поздних этапах онтогенеза. Не исключено также, что они имеют и плазмогены, контролирующие резистентность на поздних этапах онтогенеза. Цитоплазмы линий второй группы, по-видимому, ингибируют экспрессию некоторых возрастных ядерных генов полигенной резистентности исследуемого

генома. Цитоплазмы линий, включенные в третью группу, не оказывают отличающегося модифицирующего действия на гены, контролирующие количественную устойчивость в зависимости от стадии онтогенеза.

Для выяснения механизмов взаимодействия геномов патогена и растения-хозяина важно рассмотреть возможные внутрипопуляционные изменения возбудителя болезни, влияющие на конечный результат патогенеза. Известно, что растение-хозяин является селективным фоном для отбора наиболее приспособленных генотипов гриба. Возможно, по мере развития последовательных генераций патогена на линиях, имеющих цитоплазмы, отнесенные к первой и второй группам, происходит вытеснение одних клонов гриба и размножение других, что приводит к изменению общей спороносящей массы возбудителя болезни. К концу вегетации растений на линиях, повышающих спороносящую способность гриба в ходе онтогенеза, происходит постепенное накопление генотипов возбудителя болезни, отличающихся более высокой репродуктивностью. Цитоплазмы этих линий оказываются фактором давления отбора и являются фоном, на котором происходит не только накопление огромного количества инокулюма, вероятно, ограниченного числа клонов патогена, но и осуществляются специфические взаимодействия генов устойчивости с генами вирулентности.

В случае снижения развития мучнистой росы по мере роста растений также вероятно выживание только некоторых генотипов гриба, по-видимому, более приспособленных, но менее спороносящих. Именно поэтому общая репродуктивность сохранившихся генотипов оказывается более низкой. На линиях третьей группы, вероятно, не происходит заметного отбора клонов патогена, а поддерживается сходное с контролем их соотношение в популяции, что может приводить к стабилизации уровня частичной устойчивости на протяжении вегетационного периода. Если это имеет место в действительности, то создание такого цитоплазматического фона у производственных сортов позволит сохранить долговременную резистентность полигенного типа в случае невысокого уровня развития на них возбудителя болезни.

Полученные данные можно рассмотреть и с другой позиции. На стадии флаг-лист сорт Ленинградка имеет очень большую репродуктивность патогена. На большинстве внутривидовых замещенных по цитоплазме линий патоген не может достичь такого уровня или превысить его, возможно, вследствие разобщенности в функционировании ядерного и цитоплазматического геномов. Это приводит к неполной экспрессии генов восприимчивости и в результате степень устойчивости этих линий повышается.

Цитоплазмы, уменьшающие развитие гриба на одной или обеих стадиях онтогенеза, в сравнении с другими также предпочтительны для использования в практической селекции. Особую ценность могут иметь цитоплазмы, ингибирующие развитие гриба в течение всей вегетации. Сорта с такими цитоплазмами, возможно, будут служить барьером для накопления огромной массы инокулюма весной и, следовательно, будут сдерживать летнее распространение спор на другие органы растений. К концу вегетации яровых зерновых они уменьшат попадание конидий на всходы озимых, создав преграду для накопления зимующей инфекции.

Таким образом, подбор цитоплазмы сорта может оказаться одним из путей усиления устойчивости мягкой пшеницы к мучнистой росе.

Наряду с модельными экспериментами нами были проведены четырехлетние испытания устойчивости 30 аллоплазматических линий сорта Penjamo 62 к белорусской популяции мучнистой росы. Оценивали процент поражения болезнью и СССЕЛП на ранней и поздней стадиях развития растений. Обнаружена изменчивость эффектов большинства цитоплазм на исследуемые показатели в зависимости от стадии онтогенеза растения и условий года испытания. Однако выявлены цитоплазмы, которые проявляют стабильное действие на показатели количественной устойчивости. Так, процент поражения третьего листа аллоплазматических линий с цитоплазмами, привнесенными от *Ae. longissima* и *T. zhukovskyi* (ЦМС), был равен эуплазматическому сорту на протяжении четырех лет исследования. Цитоплазма от вида *Ae. sharonensis* стабильно снижала этот показатель в сравнении с контролем, а от *Ae. variabilis*, наоборот, повышала его. Спороношение гриба на уровне сорта Penjamo 62 сохранялось на протяжении трех лет на фоне цитоплазм от видов *T. monococcum* (ЦМС) и *T. zhukovskyi* (ЦМС). Последняя цитоплазма, как отмечалось, показала такой же эффект и на процент поражения. На протяжении всех лет исследования была выявлена однонаправленность действия цитоплазм от видов *T. polonicum* и *T. zhukovskyi* (ЦМС) на оба признака устойчивости третьего листа. Не исключено, что у этих линий изученные параметры устойчивости контролируются одними и теми же генетическими факторами как ядерной, так и цитоплазматической природы. Условия года выращивания не оказывают влияния на их экспрессию.

Процент поражения флагового листа аллоплазматических линий в течение трех лет испытания сохранялся на уровне эуплазматической формы в присутствии цитоплазм от видов *Ae. longissima*, *T. vavilovii*, *Ae. biuncialis* (ЦМС) и *T. dicoccoides* (ЦМС). На фоне цитоплазм от *Ae. sharonensis*, *Ae. squarrosa*, *Ae. variabilis* он был стабильно выше контроля. Репродуктивность гриба на протяжении всех лет исследования в фазе молочно-восковой спелости аллоплазматических линий с цитоплазмами от видов *Ae. sharonensis*, *Ae. aucheri* (ЦМС), *Ae. mutica* (ЦМС) и *Ae. biuncialis* (ЦМС) была выше сорта Penjamo 62. Линии с цитоплазмами от видов *Ae. squarrosa* и *T. monococcum* (ЦМС) не отличались от эуплазматического контроля. Оба исследованных признака на стадии флагового листа у аллоплазматической линии с цитоплазмой от вида *Ae. sharonensis* были выше эуплазматического контроля.

Следует отметить, что на обеих стадиях онтогенеза на протяжении всех лет исследования стабильный цитоплазматический эффект на процент поражения, не отличающийся от контроля, был выявлен у линии с цитоплазмой от вида *Ae. longissima*. Постоянно высокая пораженность болезнью третьего и флагового листа была установлена для линии, имеющей цитоплазму от *Ae. variabilis*. Стабильный цитоплазматический эффект на репродуктивность патогена, соответствующий эуплазматической форме, был отмечен на фоне цитоплазмы *T. monococcum* (ЦМС).

Изучена полевая и эмбриональная устойчивость к возбудителю пыльной головни аллоплазматических линий мягкой пшеницы сорта Penjamo 62. Выявлен

достоверный эффект чужеродных цитоплазм на признак резистентности. Большинство чужеродных цитоплазм повышали устойчивость к этому патогену. На протяжении трех лет устойчивость растений к пыльной головне повышали цитоплазмы, привнесенные от видов *Ae. sharonensis*, *Ae. vavilovii*, *Agropyron trichophorum*, *T. dicoccoides*, *T. durum*, *T. polonicum* и *T. turanicum*.

Обнаружена отрицательная корреляция между устойчивостью растений аллоплазматических линий сорта Penjamo 62 к пыльной головне в поле и поражением мицелием гриба частей зародыша (кроме зародышевой почки). Однако для некоторых цитоплазм отмечено несоответствие между устойчивостью в полевых условиях и наличием грибницы в зародышах. Так, для линий с цитоплазмами от видов *Aegilops cylindrica* и *Triticum spelta* показана достаточно высокая степень устойчивости в поле при высоком проценте поражения всех частей зародыша мицелием гриба. Причем процент восприимчивых растений в поле был ниже, чем поражение зародышевых корешков. По-видимому, часть растений, выросших из зараженных зерен, погибла, не образовав колоса. Таким образом, произошло «самоочищение» линий от пораженных растений. Это происходит в результате того, что сильно пораженные завязи бывают либо не в состоянии развиться, вследствие чего наблюдается низкая озерненность, либо продуцируют нежизнеспособные зерновки, что приводит к уменьшению всхожести. Это предположение доказывает и невысокий процент выколосившихся растений из посеянных (41,4% для линии с цитоплазмой от вида *T. spelta* и 52,6% с *Ae. cylindrica*). Снижение озерненности и всхожести у пшеницы от инокуляции пыльной головней отмечали и другие исследователи.

Для исключения погрешности от гибели растений на ранних стадиях развития был проведен анализ эмбриональной устойчивости аллоплазматических линий сорта Penjamo 62. Не было отмечено случаев поражения других частей зародыша без наличия грибницы в щитке. По коэффициентам парной корреляции выявлена связь полевой устойчивости с эмбриональной. Наиболее тесной связью обладают процент пораженности в поле и наличие грибницы в щитке и зародышевых корешках ( $r = 0,80$  и  $r = 0,76$  при  $P < 0,01$  соответственно).

Для проверки гипотезы гибели наиболее зараженных зародышей до образования зерна была проведена искусственная инокуляция колосьев аллоплазматических линий в боксовой теплице. В качестве контролей выступали озерненность изолированных незараженных колосьев и данные по эмбриональной устойчивости инокулированных зародышей. Изученный показатель продуктивности колосьев, подвергшихся инокуляции, был достоверно ниже в сравнении с изолированными на растениях всех аллоплазматических линий. Однако отношение завязываемости зерна изолированных колосьев к зараженным у линий было различным. У 20 линий, в том числе и у эуплазматической, это соотношение было в пределах 2,5 – 4,5. У аллоплазматической линии с цитоплазмой, привнесенной от *Ae. kotschyi*, число зерен в колосе после инокуляции уменьшилось только в 1,8 раза. Интересно отметить, что у пяти линий с цитоплазмами от *Ae. squarrosa*, *T. polonicum*, *Ae. bicornis*, *Ae. sharonensis*, *T. durum* число зерен в инокулированных колосьях уменьшилось в 8 и более раз. Как при заражении, так и без него



завязываемость зерен была достоверно выше у линий с цитоплазмами от *Ae. juvenalis*, *Ae. ventricosa*, *T. dicoccum*, *Ae. vavilovii*, *Haynaldia villosa* в сравнении с линиями, имеющими цитоплазмы от *Ae. sharonensis*, *Ae. squarrosa* var. *typica*, *Ae. squarrosa* var. *strangulata*, *T. aestivum* (Penjamo 62). Показатель продуктивности колоса у линий с цитоплазмами от *T. polonicum* и *Ae. bicornis* без заражения был выше в сравнении с другими линиями, а при заражении – ниже. Для этих линий выявлен и низкий процент инфицирования зародышей, следовательно, часть наиболее зараженных цветков не образовывала зерна.

Влияние чужеродной цитоплазмы растения на устойчивость пшеницы к твердой головне, которая является потенциально опасным заболеванием, изучали, используя коллекции аллоплазматических линий мягкой пшеницы сортов Chinese Spring, Белорусская 12, Белорусская 80, Ленинградка и Нева. Данные двухлетнего эксперимента показали, что резистентность пшеницы к твердой головне контролируется не только ядерным геномом, но и плазмом растении-хозяина. В большинстве случаев замена цитоплазмы на чужеродную приводит к ослаблению экспрессии ядерных генов устойчивости. Однако некоторые цитоплазмы способствовали повышению резистентности. Модифицирующее действие плазмона на устойчивость в значительной степени зависело от условий года испытания.

Исследования на протяжении трех лет устойчивости к твердой головне 29 внутривидовых замещенных линий пшеницы сорта Ленинградка показали зависимость этого признака от цитоплазмы растения-хозяина. При оценке устойчивости этих линий в 1996 г. был установлен низкий коэффициент корреляции между числом растений, выросших из зараженных и чистых семян. Это свидетельствует об отсутствии гибели растений от *Tilletia caries* до учета развития болезни. В 1996 г. 10 цитоплазм культурных сортообразцов снижали устойчивость к твердой головне в сравнении с сортом Ленинградка. Только две цитоплазмы – от сорта Полтавка и мутанта 10Д2 – повышали резистентность. По данным оценки 1993 г., две цитоплазмы – от сортообразцов НР1102 и К-36366 – уменьшали долю устойчивых фенотипов. В 1995 г. обнаружили наибольшее число случаев отличия замещенных линий от контроля – 26. Все они обусловлены снижением устойчивости внутривидовых замещенных линий. Следует обратить внимание на то, что цитоплазма от образца К-36366 уменьшала резистентность во все годы испытания. Можно предположить, что влияние этой цитоплазмы на проявление генов резистентности не зависит от факторов среды. Не исключено, что эта цитоплазма несет плазмогены, ингибирующие экспрессию генов устойчивости в различных условиях. Цитоплазмы 8 культурных сортообразцов снижали резистентность в течение двух лет испытания (в 1995 и 1996 гг.). Однако по данным 1993 г. они не отличались от контроля. По результатам испытания 1995 и 1996 гг. цитоплазма от образца НР1102 ингибировала резистентность. Таким образом, плазмогены культурных сортообразцов, относящиеся к виду *Triticum aestivum*, также участвуют в устойчивости пшеницы к твердой головне. Следовательно, признак резистентности контролируется не только ядерным геномом, но и плазмом растении-хозяина. В большинстве случаев генетические системы ослабляли экспрессию генов устойчивости. Однако имеются факты повышения



экспрессии генов резистентности на фоне определенных цитоплазм. Модифицирующее действие цитоплазм на устойчивость зависит также от условий среды.

Таким образом, полученные данные позволяют заключить, что устойчивость пшеницы к твердой головне контролируется генетическими системами ядра и цитоплазмы. Немаловажное значение на экспрессию генов устойчивости на фоне внутривидовых и чужеродных цитоплазм оказывают и условия внешней среды.

Совместно с сотрудниками лаборатории физиологии больного растения Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси д. б. н. А. П. Волинцом, к. б. н. Л. А. Пшеничной, Г. В. Морозик мы изучили особенности компонентного состава и содержания фенольных конъюгатов у аллоплазматических линий пшеницы сорта Chinese Spring, различающихся по устойчивости к септориозу. Показано, что под влиянием заражения возбудителем септориоза обнаружены существенные сдвиги в компонентном составе флавоноидных гликозидов у проростков аллоплазматических линий пшеницы. В инфицированном растении ряд минорных соединений, присутствующих в здоровых проростках, не обнаруживался. Однако для линий, более устойчивых к болезни, характерно восстановление числа соединений этой группы до уровня незараженного контроля через 6 суток после инокуляции, тогда как для более восприимчивых свойственно снижение количества флавоноидных компонентов в процессе развития болезни. На качественный состав эфиров фенолкарбоновых кислот заражение септориозом не влияло. Кроме того, показано, что цитоплазмы, привнесенные от *Ae. crassa* и *T. dicoccoides* var. *spontaneonigrum*, которые повышают устойчивость сорта Chinese Spring к использованному в эксперименте изоляту *Septoria nodorum*, существенно интенсифицируют функционирование метаболических путей в зараженном растении, направленных на биосинтез фитоалексиноподобных фенольных соединений. Это может быть возможным биохимическим механизмом повышенной резистентности к септориозу аллоплазматических линий с данными цитоплазмами.

Полученные результаты свидетельствуют об участии ядерной и цитоплазматической генетических систем растения в формировании уровня полигенной устойчивости пшеницы к грибным патогенам. Показано, что полигенная устойчивость изменяется под действием условий эксперимента, которые способны влиять на функцию контролирующих ее наследственных факторов. Наблюдаемая в большинстве случаев изменчивость модифицирующего эффекта цитоплазмы в онтогенезе может быть связана с ее различным регуляторным действием на экспрессию полигенов устойчивости. Отмеченная в некоторых случаях стабильность цитоплазматического эффекта может быть обусловлена не только односторонней регуляторной функцией плазмона. Для таких цитоплазм можно предполагать также наличие собственных плазмогенов резистентности, которые проявляются на протяжении всего онтогенеза растения.

Использование в селекции мягкой пшеницы других видов злаков в качестве доноров генов устойчивости к болезням имеет большое практическое значение. В связи с тем что гены устойчивости от доноров важно передать потомству, представляет интерес изучение наследования этих генов. Известно, что чужеродные гены или хромосомы могут передаваться через гаметы гетерозиготного

потомства в 100% случаев. Это происходит из-за стерилизации гамет, не имеющих гаметоцидного гена. Схемы расщепления по маркерным признакам могут изменяться также под действием генов *Sd* (Segregation distortion). Из-за наличия в чужеродной транслокации гена *Sdl* отмечена преимущественная передача гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr19*, который привнесен в мягкую пшеницу от *Thinopyrum ponticum* [148]. Степень нарушения расщепления при этом может детерминироваться генотипом гибрида.

На предпочтительное наследование некоторых чужеродных генов и хромосом может оказывать влияние и цитоплазма. Так, при создании аллоплазматических линий пшеницы иногда сохраняются некоторые гены или хромосомы донора цитоплазмы, несмотря на длительное беккроссирование культурным сортом [146, 149, 150]. Чужеродные гены удерживаются в половых поколениях, если они улучшают ядерно-цитоплазматическую совместимость, фертильность и продуктивность аллоплазматических пшениц. В зависимости от цитоплазмы материнской формы в гибридном потомстве растений может изменяться схема расщепления по ряду признаков [140, 151]. Это может быть обусловлено рядом причин: избирательностью оплодотворения из-за предпочтительного отбора гамет с определенным сочетанием генов, дифференциальной жизнеспособностью зигот, семян, проростков и растений [149, 151].

Для изучения эффектов чужеродных цитоплазм на наследование пшенично-ржаной транслокации T4BS·4BL–2RL с генами устойчивости к грибным болезням пшеницы нами были использованы реципрокные гибриды F<sub>2</sub> поколения, полученные от скрещивания интрогрессивной линии Transec с аллоплазматическими линиями мягкой пшеницы. Был исследован генетический контроль устойчивости к *S. nodorum* у линии мягкой пшеницы Transec. Эта линия несет пшенично-ржаную транслокацию T4BS·4BL–2RL, на которой локализованы гены устойчивости к бурой ржавчине (*Lr25*) и мучнистой росе (*Pm7*) [99]. Анализировали F<sub>2</sub>, полученное от скрещивания линии Transec с восприимчивым к септориозу сортом Chinese Spring и его аллоплазматическими линиями. С использованием метода одновременного заражения растений F<sub>2</sub> возбудителем септориоза и клоном бурой ржавчины, авирулентным к гену *Lr25*, установлено, что высокая степень резистентности этой линии к *S. nodorum* связана с присутствием в ее геноме частично рецессивного гена, который локализован на пшенично-ржаной транслокации T4BS·4BL–2RL либо тесно сцеплен с ней. Частота трансмиссии транслокации у гибридов F<sub>2</sub> существенно снижена. Выявлено, что на фоне цитоплазмы от вида *Ae. kotschy* частота выщепления устойчивых к септориозу гибридов повышается.

Исследовали также устойчивость к клонам возбудителя бурой ржавчины реципрокных гибридов, полученных от скрещивания линии Transec с аллоплазматическими линиями, созданными И. Панайотовым на основе сортов Penjamo 62 и Siete Cerros 66, которые имеют цитоплазмы от видов *Aegilops cylindrica*, *Ae. kotschy*, *Ae. ventricosa*, *Triticum dicoccum*, *T. turanicum* и *Haynaldia villosa*. Для гибридизации использовали по три растения каждой аллоплазматической линии и одно растение линии Transec, предварительно размноженные при стро-гом самоопылении и проверенные на гомозиготность по устойчивости к двум

клонам возбудителя бурой ржавчины. Клоны различались по вирулентности на изогенных линиях сорта Thatcher, сильно поражали аллоплазматические линии, но были авирулентны к линии Transec. С помощью этих клонов проводилась идентификация маркерного гена транслокации *Lr25* у гибридов  $F_2$ .

Анализ полученных результатов показал снижение частоты передачи пшенично-ржаной транслокации с геном *Lr25* в большинстве комбинаций скрещивания. Об этом свидетельствовала более низкая доля резистентных фенотипов, чем следовало бы ожидать в соответствии с законом Г. Менделя, т. е. устойчивых к бурой ржавчине растений в  $F_2$  было менее 75%. Нормальное менделевское наследование, соответствовавшее схеме расщепления 3:1, выявили только в 14 комбинациях скрещивания из 42 изученных.

Рассмотрим для примера гибриды с участием растений аллоплазматических линий, имеющих цитоплазму от вида *Ae. kotschyi*. Как следует из табл. 8.6, были обнаружены два случая достоверного влияния цитоплазмы этого чужеродного вида на частоту трансмиссии транслокации. Такой эффект был выявлен для цитоплазм растений № 2 и № 3 аллоплазматической линии *kotschyi*/11\*Siete Cerros 66. Причем цитоплазма растения № 2 снижала частоту трансмиссии транслокации в сравнении с обратной комбинацией скрещивания. Цитоплазма растения № 3 этой аллоплазматической линии, напротив, увеличивала частоту трансмиссии транслокации в сравнении с реципрочной комбинацией. На фоне чужеродной цитоплазмы доля устойчивых фенотипов при инокуляции клоном № 24 была меньше у гибридов  $F_2$  с участием растения № 1 линии *kotschyi*/12\*Penjamo 62, чем растений № 2 и № 3.

Однако в обратных комбинациях скрещивания, когда гибриды имели цитоплазму линии Transec, не было выявлено достоверных различий. Таким образом, цитоплазма растения № 1 не изменяла частоту трансмиссии транслокации, так как рассматриваемые гибриды не отличались друг от друга при заражении клоном № 12. Можно предположить, что растение № 1 аллоплазматической линии *kotschyi*/12\*Penjamo 62 отличалось от растений № 2 и № 3 специфичным действием своей цитоплазмы на проявление устойчивости при взаимодействии растений с клоном № 24. Не исключено наличие у некоторой части растений  $F_2$  гибридной комбинации *kotschyi*/12\*Penjamo 62 (первое растение) × Transec геном-модификаторов экспрессии гена *Lr25*, чувствительных к цитоплазме растения № 1, которые проявляли свою функцию только при заражении проростков клоном № 24 и распределялись в потомстве независимо от основного гена устойчивости. Цитоплазмы растений № 2 и № 3 аллоплазматической линии *kotschyi*/12\*Penjamo 62 оказывали одинаковое действие на наследование транслокации и имели сходные эффекты на экспрессию гена *Lr25* при инокуляции обоими клонами гриба.

Достоверные различия выявлены между растениями аллоплазматической линии *kotschyi*/11\*Siete Cerros 66. Чужеродная цитоплазма растения № 2 снижала частоту трансмиссии транслокации в большей степени, чем цитоплазмы растений № 1 и № 3. Геном растения № 3 аллоплазматической линии *kotschyi*/11\*Siete Cerros 66 (ядерный генетический фон) уменьшал частоту передачи транслокации с геном устойчивости в сравнении с геномами растений № 1 и № 2. Таким образом,

Таблица 8.6. Наследование устойчивости мягкой пшеницы к клонам возбудителя бурой ржавчины в F<sub>2</sub> реципрокных гибридов линии Transec с аллоплазматическими линиями, имеющими цитоплазму вида *Aegilops kotschy*

Первая родительская форма	Номер растения	Клон гриба	Направ- ление скрещи- вания	Проанализировано растений		Сравнение по критерию $\chi^2$ при инокуляции одним клоном		
				всего	устой- чивых, %	реци- прокных гибридов	однонаправленных комбинаций скрещивания растений	
							№ 3	№ 2
<i>kotschy</i> /12* Penjamo 62	1	12	I×II	320	63,44	0,37	3,09	3,62
			II×I	232	65,95		0,28	0,04
		24	I×II	320	63,13	0,22	4,01 <sup>x</sup>	4,31 <sup>x</sup>
			II×I	232	65,09		0,46	0,31
	2	12	I×II	954	69,18	0,71	0,00	
			II×I	358	66,76		0,13	
		24	I×II	954	69,39	0,52	0,00	
			II×I	358	67,32		0,02	
	3	12	I×II	653	69,07	0,12		
			II×I	369	68,02			
		24	I×II	653	69,53	0,35		
			II×I	369	67,75			
<i>kotschy</i> /11* Siete Cerros 66	1	12	I×II	522	70,11	0,36	0,17	6,20 <sup>x</sup>
			II×I	462	71,86		7,61 <sup>xx</sup>	0,85
		24	I×II	522	70,11	0,36	0,09	6,50 <sup>x</sup>
			II×I	462	71,86		7,61 <sup>xx</sup>	0,48
	2	12	I×II	556	62,95	3,94 <sup>x</sup>	5,19 <sup>x</sup>	
			II×I	423	69,03		3,81 <sup>x</sup>	
		24	I×II	556	62,77	5,19 <sup>x</sup>	6,01 <sup>x</sup>	
			II×I	423	69,74		4,58 <sup>x</sup>	
	3	12	I×II	720	69,03	4,49 <sup>x</sup>		
			II×I	220	61,36			
		24	I×II	720	69,31	4,84 <sup>x</sup>		
			II×I	220	61,36			

<sup>x</sup> Значение достоверно при  $P < 0,05$ ; <sup>xx</sup> – при  $P < 0,01$ .

некоторые индивидуальные растения аллоплазматических линий мягкой пшеницы имели специфические особенности цитоплазматической или ядерной генетических систем, проявлявшиеся при анализе наследования пшенично-ржаной транслокации.

Особый интерес представляют случаи отличия растений алло- или эуплазматических форм по обеим генетическим системам. Так, например, при скрещивании эуплазматических форм обнаружили, что геном растения № 2 сорта Penjamo 62 в сравнении с геномом растения № 1 повышал частоту трансмиссии пшенично-ржаной транслокации. В то же время цитоплазма растения № 2 способствовала снижению частоты передачи гена *Lr25* в сравнении с влиянием на этот процесс цитоплазмы растения № 1. При анализе гибридов с участием алло-

плазматической линии *dicoccum*/12\*Penjamo 62 обнаружили, что ядерный генетический фон растения № 3 снижал частоту трансмиссии транслокации в сравнении с влиянием на наследование гена *Lr25* геномов растений № 1 и № 2. Однако цитоплазма растения № 3, напротив, была более благоприятна для наследования пшенично-ржаной транслокации, чем цитоплазма растений № 1 и № 2.

Полученные данные показали, что индивидуальные растения аллоплазматических линий и эуплазматических сортов могут различаться по ядерным и цитоплазматическим генам. В результате этого может изменяться частота трансмиссии и экспрессия чужеродных генов устойчивости мягкой пшеницы к грибным болезням. Причем на полную передачу транслокации влиял как ядерный генетический фон, так и цитоплазматический, кроме гибридов с линией *villosa*/9\*Siete Cerros 66, где не было отмечено таких эффектов.

При анализе реципрокных гибридов между эу- и аллоплазматическими линиями мягкой пшеницы с ядерным геномом сорта Penjamo 62 и изогенными линиями сорта Thatcher было показано влияние цитоплазмы на наследование главных ядерных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине – *Lr1*, *Lr9*, *Lr15*, *Lr19*. Следует отметить, что скрещивание двух восприимчивых к изученным клонам исходных эуплазматических форм Thatcher и Penjamo 62 приводило к выщеплению в гибридном потомстве  $F_2$  некоторой доли устойчивых фенотипов, по-видимому, за счет наличия комплементарных ядерных генов. Как при инокуляции клоном № 37, так и № 23 выход устойчивых растений в гибридных комбинациях с сортом Thatcher был больше при использовании в качестве материнской формы эуплазматического сорта Penjamo 62.

Обнаруженные эффекты цитоплазм от чужеродных видов *T. dicoccoides* var. *fulvovillosum*, *Ae. squarrosa* var. *typica*, *Ag. trichophorum* и культурных сортов Thatcher и Penjamo 62 на наследование генов *Lr1*, *Lr9*, *Lr15*, *Lr19* свидетельствуют о сложности процессов ядерно-плазменных взаимодействий при формировании ответных реакций растения на патоген. Не всегда они могут быть объяснены с позиции сходства или различия цитоплазм материнских форм или главных генов *Lr*, введенных в гибридный геном. Так, выявленные факты различий гибридов  $F_2$  с идентичным геном *Lr* на однотипной цитоплазме могут быть связаны с различающимися цитоплазмами отцовских родителей, вероятно, изменившимися в некоторой степени их исходные ядерные геномы. Не исключена также и возможность двуродительского наследования цитоплазматических органелл. Сходство доли устойчивых растений у гибридов  $F_2$ , имеющих идентичную цитоплазму и различающиеся гены *Lr*, может быть обусловлено как аналогичным цитоплазматическим механизмом влияния на их защитную функцию, так и индивидуальным для каждого гена *Lr* регуляторным действием специфических плазмогенов этой цитоплазмы, в обоих случаях приводящим к уменьшению различий между генами *Lr*. Не исключено, что такое модифицирующее действие цитоплазмы может изменять классическую схему «ген на ген» взаимодействия хозяина и патогена, предложенную Flor [18]. Варианты дифференцированного проявления генов *Lr* в присутствии некоторых цитоплазм свидетельствуют о более благоприятном цитоплазматическом фоне растения-хозяина для специфических взаимодействий с грибом.

Общая картина действия главных генов устойчивости свидетельствовала о более слабой защитной функции *Lr1* и высокой – гена *Lr19* на фоне большинства изученных цитоплазм. Наблюдавшаяся специфика экспрессии и (или) трансмиссии исследованных генов резистентности на фоне определенной цитоплазмы могла быть обусловлена не только их структурной организацией. Вероятно, имеют место и различия в действии регуляторных механизмов этих генов как со стороны ядерного генома, так и цитоплазматических генетических систем. Не исключено, что регуляторная функция цитоплазм разных видов растений, в том числе и культурных сортов, могла отличаться вследствие особенностей их цитоплазматических ДНК, а следовательно, и плазмогенов, участвующих в процессах взаимодействия с ядром.

Характер ядерно-цитоплазматического взаимодействия в контроле признака устойчивости в ряде случаев зависел также от типа инокулюма патогена. Специфичность реакции к клонам № 37 и № 23 была отмечена только у гибридов с генами *Lr15* и *Lr19*. На цитоплазме от вида *Ag. trichophorum* проявление главных генов *Lr* не было связано с вирулентными особенностями гриба. Интересно отметить, что поведение гена *Lr9* на всех исследованных цитоплазмах также не зависело от генотипа клона патогена.

Таким образом, проявление устойчивости в каждой конкретной комбинации может быть связано с рядом причин. Неидентичность главных ядерных генов растения-хозяина, вирулентные особенности клонов гриба, используемых для анализа, различия в цитоплазмах материнских форм гибридов являются лишь основными компонентами наследования изученного признака. В дополнение к ним можно отнести и предполагаемые цитоплазматические эффекты отцовского родителя, потому что существует некоторая доля вероятности передачи цитоплазматических органелл через пыльцу, которая может приводить к появлению у гибридов митохондриальных и хлоропластных типов ДНК, неидентичных материнскому родителю. Кроме того, возможно также опосредованное действие цитоплазмы отцовской формы, закрепившееся на уровне ядерного генома аллоплазматической линии или эуплазматического сорта в процессе их создания, в частности, благодаря механизму трансмиссии.

По-видимому, частичное несоответствие друг другу ядерных геномов аллоплазматических, а возможно, и изогенных линий может быть обусловлено, во-первых, специфическим влиянием различных материнских цитоплазм на трансмиссию неидентичных малых ядерных генов устойчивости, генов, ее модифицирующих, и генов, способных к комплементарным взаимодействиям с другими неаллельными генами второго компонента скрещивания. Во-вторых, некоторая доля изменчивости аллоплазматических линий сорта Penjamo 62 могла сохраниться в случае неконтролируемого использования при их создании растений опылителя, отличающихся по этим генам.

Не исключена также цитоплазматическая природа гетерогенности индивидуальных растений аллоплазматической линии. Как показали результаты исследований, расщепление в  $F_2$  реципрокных гибридов, полученных от скрещивания сорта Thatcher и его изогенных линий с индивидуальными растениями эу- и ал-



лоплазматических форм сорта Penjamo 62, свидетельствует не только о ядерной, но и о цитоплазматической внутрилинейной гетерогенности последних. Maan [149] предположил, что индивидуальные генотипы (растения) в пределах аллогамных видов (*Ae. mutica*, *Ae. speltoides* и др.) могут отличаться цитоплазматически и иметь различные полиморфные scs аллели или компаунд scs локусов.

Проявление степени выявленной нами гетерогенности, обусловленной ядерной и цитоплазматической генетическими системами, осуществлялось, по-видимому, на уровне специфичности взаимодействия ядерно-цитоплазматического комплекса одного компонента скрещивания (потомство индивидуального растения) с конкретным главным геном *Lr* изогенной линии и другими генами устойчивости, взаимодействующими комплементарно при гибридизации. Характер этого взаимодействия в ряде случаев зависел от вирулентных особенностей клонов патогена, различия между которыми также могли иметь как ядерную, так и цитоплазматическую природу. Не исключено также влияние на устойчивость гибридов цитоплазмы отцовского родителя через измененные под ее влиянием ядерные геномы.

Обнаруженное модифицирующее действие цитоплазмы на наследование главных ядерных генов устойчивости показывает, что взаимоотношения между растением-хозяином и патогеном не ограничиваются взаимодействием только ядерных генов, согласно классической схеме «ген на ген», предложенной Flor [18]. При формировании этих взаимоотношений принимают участие и генетические системы, локализованные в цитоплазме. Явление внутрилинейной ядерной и цитоплазматической гетерогенности эу- и аллоплазматических форм мягкой пшеницы, по-видимому, не случайно и имеет общебиологическое значение в адаптивности растений как к биотическим, так и абиотическим факторам.

Как отмечалось выше, полигенная устойчивость мягкой пшеницы к бурой ржавчине имеет специфический характер. Показано также, что в устойчивости полигенного типа могут принимать участие преодоленные гены. Степень их влияния на уровень развития болезни может варьировать в зависимости от вирулентности или агрессивности изолята патогена. Кроме того, нашими данными показано, что в дифференциальных взаимодействиях с различными генотипами возбудителя болезни при полигенной устойчивости участвует не только геном, но и плазмон растения. В связи с этим для оценки экспрессии преодоленных генов устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине *Lr10* и *Lr23* на фоне различных ядерно-плазменных комбинаций растения-хозяина нами были использованы отличающиеся по вирулентности генотипы гриба. Следует отметить, что в более ранних исследованиях было показано, что ген *Lr10*, будучи преодоленным, имеет остаточный эффект на устойчивость, проявляющийся как на стадии проростков, так и у взрослых растений, снижая ряд показателей развития болезни [4]. Однако автор использовала для исследования этого явления только генетический фон сорта Thatcher. В работе Singh, Rajaram [79], напротив, обнаружено, что ген *Lr10* не вносит вклада в возрастную устойчивость других сортов.

В отношении гена *Lr23* Одинцова и Шеломова провели лабораторный эксперимент по исследованию возможности длительного сохранения устойчивости,

контролируемой этим геном, в случае его преодоления [цит. по 4]. Однако результаты опыта показали, что этот ген не будет участвовать в контроле длительной устойчивости, проявляющейся на количественном уровне развития болезни, что в дальнейшем и было подтверждено при возделывании сортов пшеницы с *Lr23*.

Нами была поставлена цель исследовать возможность повышения экспрессии преодолённых генов *Lr10* и *Lr23* с помощью чужеродных цитоплазм вне зависимости от ядерного генетического фона растения-хозяина. Для этого Е. А. Волуевич и А. А. Булойчик создали серии аллоплазматических линий мягкой пшеницы на основе сортов с генами резистентности *Lr10* и *Lr23*: Lee (*Lr10+Lr23*); Gabo (*Lr10+Lr23*); Crim (*Lr23*) и двух изогенных линий сорта Thatcher: Exchange/6\*Thatcher (*Lr10*) и Lee/6\*Thatcher (*Lr23*). Донорами чужеродных цитоплазм являлись 6 аллоплазматических линий с геномом сорта Penjamo 62, которые любезно предоставил профессор И. Панайотов (Болгария). Аллоплазматические линии были получены путем 10–12-кратного беккроссирования. Исследовали устойчивость полученных линий к 5 разновидностям клонов возбудителя бурой ржавчины по основным показателям полигенной устойчивости (ЧП, СССР, СССРП). Результаты наших исследований показали достоверное влияние генома и плазмона растения-хозяина, генотипа клона патогена и условий среды на формирование признака число пустул (ЧП). Отмечена также специфичность взаимодействия растения и патогена в контроле этого показателя полигенной устойчивости, о чем свидетельствует достоверность фактора «генотип клона гриба × геном растения». В то же время плазмон не принимал участия в дифференциальных взаимодействиях. Признак ЧП зависел также от условий среды (достоверен фактор «ядро × среда»). Это может быть связано с температурной чувствительностью ядерных генов, имеющих малый эффект на устойчивость. Обнаружено влияние на ЧП и взаимодействия факторов «ядро × генотип клона × среда», а также «генотип клона × среда», вклад которых в общую изменчивость признака был по 21%. Доля влияния ядра и цитоплазмы растения-хозяина составляла 6 и 0,5% соответственно, а генотипа клона патогена – 8%.

В отношении двух других признаков устойчивости (СССР и СССРП) установлен достоверный эффект всех исследованных факторов и их взаимодействий. Доля вклада генетических систем растения (ядра и цитоплазмы) в формирование признака СССР была 6 и 1,1% соответственно, а генотипа клона патогена – 16%. В специфичности взаимодействия обоих организмов участвовали геном и плазмон растения. Доля влияния «ядро × генотип клона» составила 8,1%; «цитоплазма × генотип клона» – 0,6%, а взаимодействия всех трех факторов – 3,6% (по признаку СССР) и соответственно 8,5; 0,5 и 2,3% (по показателю СССРП). Кроме того, величина СССРП зависела от генотипа клона гриба в большей степени, чем ЧП. Доля вклада этого фактора в изменчивость СССРП оказалась 10,7%. Влияние взаимодействия генома и плазмона растения, а также этих двух факторов и среды находилось в пределах 2,7 и 2,1% соответственно.

Дисперсионный анализ показал достоверный эффект чужеродного плазмона на признак «число пустул» только в двух случаях из 145 проанализированных.

Лишь на цитоплазмах от видов *Aegilops speltoides* и *Triticum turanicum* в сочетании с геномом сорта Gabo при инокуляции растений клоном № 1 признак ЧП был достоверно выше, чем у эуплазматического контроля. Для показателей СССРП и СССРЛП достоверный эффект влияния плазмона на устойчивость ко всем клонам патогена показан в большинстве случаев. Доля вклада фактора цитоплазмы при формировании признака СССРП колебалась от 1,8% для серии линий с геномом сорта Crim при инокуляции патотипом № 5 до 45,8% у линий сорта Gabo при заражении клоном № 1. Для показателя СССРЛП доля влияния плазмона составляла от 1,1% для серии линий с геномом линии Thatcher (*Lr10*) до 45,9% у линий с геномом сорта Gabo.

Были отмечены как случаи повышения, так и снижения СССРП и СССРЛП в зависимости от ядерно-плазменной комбинации растения-хозяина и взаимодействующего с ним клона патогена. Так, в частности, экспрессия гена *Lr10* при анализе СССРП и СССРЛП повышалась на фоне генома сорта Thatcher и цитоплазмы от вида *Ae. speltoides* при инокуляции клоном № 1 и снижалась в присутствии плазмона *T. polonicum* в сравнении с эуплазматическим контролем. Экспрессия гена *Lr23* по этим признакам полигенной устойчивости была уменьшена на фоне цитоплазм от видов *Ae. sharonensis* и *T. turanicum*. Сравнивая 2 серии линий с геномами изогенных линий сорта Thatcher, можно оценить экспрессию только преодоленного гена *Lr10* или *Lr23*. Анализируя устойчивость других линий, вполне реально предполагать эффекты действия чужеродных цитоплазм не только на комбинацию преодоленных генов *Lr10* и *Lr23* (у Gabo и Lee) или ген *Lr23* (у Crim), но и некоторых малых генов резистентности, по которым могут различаться между собой сорта – доноры ядерных геномов. В целом для всех ядерных геномов (кроме сорта Lee) вне зависимости от типа инокулята были выявлены цитоплазмы как повышающие экспрессию преодоленных генов *Lr* и, возможно, других генов с малыми эффектами на резистентность, так и снижающие их проявление. Только для генома сорта Lee не обнаружили ни одного варианта повышения экспрессии генов при замене собственной цитоплазмы сорта на чужеродную. Таким образом, существует возможность изменения экспрессии конкретных преодоленных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с помощью цитоплазм, привнесенных от других видов злаков. Однако специфика этого изменения зависит от генетических особенностей плазмона, эффекта ядерного фона растения-хозяина и патогенных свойств возбудителя болезни.

В природе растение-хозяин взаимодействует с популяцией патогена, включающей совокупность различных генотипов возбудителя болезни. В этой связи представлялось интересным изучение экспрессии преодоленных генов *Lr10* и *Lr23* при инокуляции аллоплазматических линий пшеницы смесью различных клонов гриба. Модельная популяция была получена путем смешивания уредоспор 5 клонов возбудителя бурой ржавчины, взятых в равной пропорции.

Полученные данные показали достоверный эффект ядерного генома растения-хозяина, условий среды и их взаимодействия на признак ЧП. При этом доля влияния фактора «ядро × условия среды» была наиболее существенной и составляла 42,7% в общей изменчивости признака. Доля вклада генома растения находилась в пределах 9%, а условий проведения эксперимента – 10,2%.

На формирование признаков CCCП и CCСЕЛП достоверный эффект оказывали геном и плазмон растения, а также их взаимодействие. Причем доля влияния ядра на признак CCCП была около 17,8%, цитоплазмы – 1,5%, а их совместного действия – 4,2%. В отношении показателя CCСЕЛП вклад этих факторов составил 22,5, 1,5 и 7,5% соответственно. Достоверен также эффект условий проведения эксперимента и их влияние на экспрессию ядерных и цитоплазматических генов как при формировании признака CCCП, так и CCСЕЛП. Это может быть связано с температурочувствительностью малых ядерных генов устойчивости и плазмогенов, участвующих в генетическом контроле полигенной резистентности.

Как свидетельствуют полученные данные, цитоплазмы различных видов злаков не оказывали специфического действия на экспрессию генов *Lr10* и *Lr23* при формировании признака ЧП. Однако в отношении двух других показателей устойчивости был обнаружен достоверный эффект некоторых чужеродных цитоплазм в сравнении с эуплазматическим контролем. Так, при анализе CCCП у аллоплазматических линий с геномом сорта Thatcher выявлено снижение экспрессии гена *Lr23* в присутствии 4 цитоплазм, привнесенных от таких видов злаков, как *Aegilops speltoides*, *Triticum polonicum*, *Ae. sharonensis*, *T. turanicum*, а также эуплазмы от сорта Penjamo 62. В то же время на проявление гена *Lr10* эти цитоплазмы не оказывали действия, отличающегося от плазмона *T. aestivum* сорта Thatcher. На фоне ядерного генома сорта Crim ингибирующее влияние на экспрессию гена *Lr23* (а возможно, и других генов с малыми эффектами на устойчивость) сохранялось только для цитоплазм от видов *T. polonicum* и *T. turanicum*, а также *T. aestivum* сорта Penjamo 62.

При анализе комплексного показателя устойчивости – CCСЕЛП был выявлен один плазмон (от вида *T. aegilopoides*), который ингибировал экспрессию как гена *Lr10*, так и *Lr23* на ядерном генетическом фоне сорта Thatcher. В отношении гена *Lr23* такой же эффект проявили еще 5 цитоплазм, четыре из которых, как было указано выше, снижали экспрессию этого гена и при оценке CCCП. У аллоплазматических линий с ядерным геномом сорта Crim ингибирующее действие на проявление гена *Lr23* оказывал только плазмон от *T. polonicum* (по признаку CCСЕЛП). При наличии комбинации двух преодоленных генов (*Lr10* + *Lr23*) у серии линий сорта Gabo пять цитоплазм снижали экспрессию генов, участвующих в устойчивости. Причем цитоплазмы от *Ae. speltoides*, *Ag. intermedium*, *T. turanicum* и *T. aestivum* (Penjamo 62) ингибировали проявление генов резистентности при оценке CCCП и CCСЕЛП в сравнении с *T. aestivum* (сорт Gabo). Плазмон от *T. aegilopoides* повышал восприимчивость (при анализе CCCП), а *Ae. sharonensis* – снижал ее (по признаку CCСЕЛП).

Было проведено частичное сравнение результатов оценок, полученных при заражении аллоплазматических линий индивидуальными клонами гриба и их смесью. Оказалось, что для некоторых аллоплазматических линий признаки CCCП и CCСЕЛП при инокуляции смесью были выше, например, у (*turanicum*)/12\*Gabo, (*sharonensis*)/12\*Lee и (*sharonensis*)/12\*Th(*Lr23*) в сравнении с соответствующими эуплазматическими контролями. Такие же результаты оценки этих аллоплазма-

тических линий получили и при заражении каждым из 3–5 использованных в эксперименте клонов. То есть для некоторых линий оценка к смеси изолятов совпадала с результатами, полученными при использовании большинства индивидуальных клонов. Однако в отдельных случаях отмечено несовпадение данных, полученных при анализе признаков количественной устойчивости к смеси и большинству индивидуальных клонов. Так, например, СССРП была выше на аллоплазматических линиях (*turanicum*)/12\*Сrim и (*polonicum*)/12\*Th(Lr23) при заражении смесью изолятов. В то же время не выявили ни одного случая достоверных отличий этих линий от эуплазматического контроля при инокуляции индивидуальными клонами гриба. Таким образом, конкурентные отношения между индивидуальными генотипами бурой ржавчины в модельной популяции (смеси клонов) зависят от специфических особенностей ядерных и цитоплазматических генетических систем растения-хозяина.

В результате проведенных нами исследований была сформулирована новая концепция болезнеустойчивости, основные положения которой сводятся к следующему. Взаимодействие растения-хозяина и патогена является сложным процессом и обусловлено участием не только их ядерных геномов, но и цитоплазматических генетических систем (рис. 8.1). Проявление главных ядерных генов устойчивости пшеницы к грибным патогенам изменяется в зависимости от генетических особенностей цитоплазмы растения-хозяина. Показано влияние плазмона на трансмиссию этих генов. Экспрессия полигенов резистентности также модифицируется цитоплазматическими генетическими факторами. Проявление цитоплазматических эффектов на полигенную устойчивость зависит от стадии онтогенеза растения-хозяина, генотипа клона гриба, дозы инокулюма и условий среды. Цитоплазма растения оказывает влияние и на адаптацию патогена к пшенице. Наряду с регуляторными функциями цитоплазма может являться самостоятельным генетическим фактором, определяющим признак устойчивости растений к патогенам.

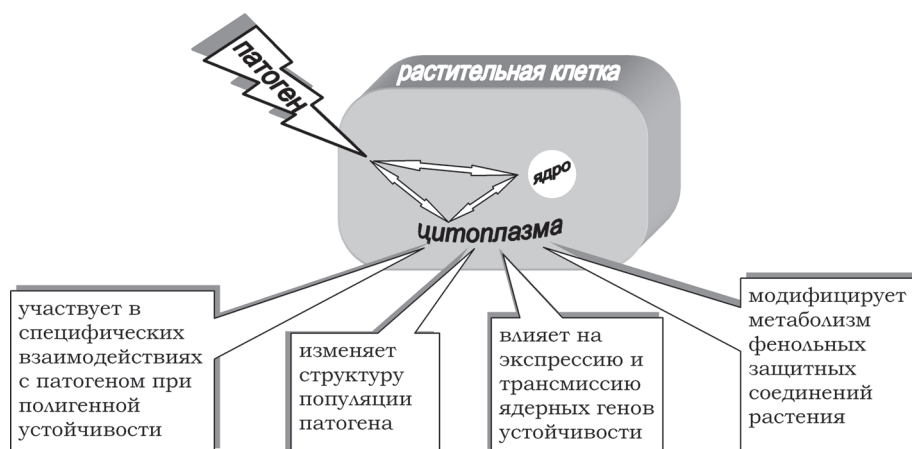


Рис. 8.1. Схема взаимодействия генетических систем ядра и цитоплазмы при патогенезе

## 8.6. Стратегия селекции на устойчивость растений к болезням

Стратегия селекции растений на иммунитет включает два традиционных подхода: селекцию на полную резистентность и селекцию на средний уровень долговременной устойчивости (на толерантность). Первый подход заключается в создании моногенных, конвергентных, многолинейных сортов и возделывании мозаики сортов. Моногенные сорта, защищенные единичными высокоэффективными генами, характеризуются кратковременной устойчивостью. Она эффективна на протяжении 4–5 лет. Например, в США устойчивость пшеницы к стеблевой, бурой и желтой ржавчине сохраняется в среднем 5,3, 5,6 и 5,5 года соответственно [152]. Потеря резистентности связана с размножением до эпифитотийного уровня клонов патогена, способных преодолевать используемый ген устойчивости. Эти клоны либо имеются в популяции возбудителя болезни в небольшом количестве, либо появляются в результате изменчивости патогена. При широком возделывании моногенноустойчивого сорта такие клоны приобретают селективные преимущества перед другими, не способными развиваться на выращиваемых сортах. В итоге наблюдается массовое поражение сортов с ранее эффективными генами резистентности, что, в частности, произошло с сортами Аврора и Кавказ, которые были защищены геном *Lr26*. Преимущества селекции на такую устойчивость состоят в сокращении сроков выведения моногенных сортов и полном подавлении болезни. Иногда моногенная резистентность бывает длительной. Известно более 20 примеров различных взаимоотношений патогенов и сельскохозяйственных культур, в которых устойчивость, обусловленная одним геном, сохранялась в течение 10–60 лет [153]. Предполагается, что в этих случаях имеет место неспецифическая резистентность. Использование сильных генов устойчивости приобретает особое значение также и в тех случаях, когда уровень селекции на полигенную устойчивость недостаточен.

Нами была проверена эффективность сильных генов устойчивости пшеницы к белорусским популяциям возбудителей бурой ржавчины и мучнистой росы.

Анализ вирулентности клонов белорусской популяции возбудителя бурой ржавчины на изогенных линиях сорта Thatcher и сортах-дифференциаторах в 1980–1994 гг. показал, что гены устойчивости *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr2d*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr22*, *Lr23*, *Lr25*, *Lr30*, *Lr6058*, *Lr6061*, *LrEch3* потеряли свою эффективность. При изучении изменчивости по признаку вирулентности популяции патогена эти гены в гистограмму не включены (рис. 8.2).

В популяции бурой ржавчины, проанализированной в 2004 г., встречаемость генов вирулентности *p1* увеличилась в сравнении с данными, полученными в 1998 г. Процент клонов, имеющих в своем генотипе гены вирулентности *p24* и *p25*, увеличился, а *p2a*, *p9*, *p15*, *p19* и *p26* – уменьшился. В популяции бурой ржавчины 2004 г. клоны, имеющие гены вирулентности *p9*, *p19*, *p41*, *p42*, *p43*, не обнаружены.



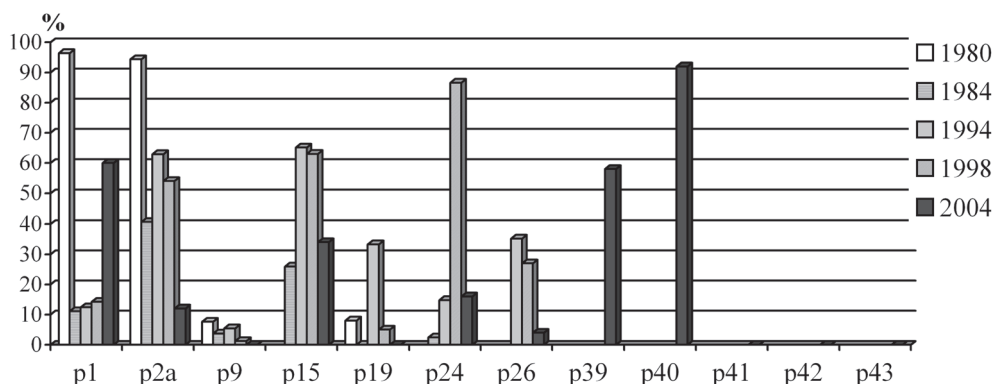


Рис. 8.2. Изменчивость по признаку вирулентности белорусской популяции *Puccinia triticina* Erikss

На основании данных об изменчивости частоты встречаемости генов вирулентности в белорусской популяции возбудителя бурой ржавчины за 24 года можно сделать вывод об эффективности генов устойчивости пшеницы к этому патогену на территории нашей республики. Лучшую резистентность пшеницы к популяции гриба из 37 изученных генов могут обеспечить *Lr9*, *Lr19*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr43*. Анализ изменчивости белорусской популяции бурой ржавчины по признаку вирулентности за 1980–2004 гг. показал, что эффективность этих генов устойчивости пшеницы к данному патогену стабилизировалась, и они обуславливают резистентность к большинству клонов возбудителя болезни.

Изучение развития мучнистой росы на 114 сортаобразцах мягкой пшеницы, имеющих идентифицированные гены резистентности к патогену, показало высокую эффективность к белорусской популяции гриба одиночных генов *Pm7*, *Pm16*, *Pm17*, *Pm20*, *MLAr*, *MLFr* и комбинаций генов *Pm2+3d*, *Pm2+4b*, *Pm2+MLTa2*, *Pm4b+6*, *Pm5+MLTa2*, *Pm8+MLHe2*, *Pm12+MLSo*, *Pm2+3c+6*, *Pm2+4b+8*, *Pm2+5+6*, *Pm3d+4b+U*, *Pm2+4b+6+8*, которые обуславливали устойчивость растений, начиная со стадии «начало колошения» в полевых условиях. Резистентность к болезни проявили сорта Гармония, Микон, Иволга, имеющие по 15 генов устойчивости, а также сорт Виза с неизвестным геном устойчивости к возбудителю мучнистой росы.

Селекция конвергентных сортов, имеющих комплекс сильных генов резистентности, – процесс сложный. Время действия такой устойчивости более продолжительно, так как несколько генов паразиту преодолеть труднее, чем один ген. Однако не исключено появление суперрасы, способной разрушить и эту устойчивость. Только в некоторых случаях такая резистентность является достаточно продолжительной в связи с нежизнеспособностью генотипов паразита, несущих гены вирулентности, комплементарные используемому комплексу генов устойчивости. Нашими исследованиями показано влияние пирамидирования генов резистентности на уровень устойчивости мягкой пшеницы к белорусской популяции мучнистой росы. Например, яровой сорт Sappo с четырьмя генами резистентности *Pm1+2+4b+9* был более восприимчив, чем Nemaqes, у которого кроме этих генов дополнительно имеется ген *Pm6*.

В 50-х годах XX в. начата селекция многолинейных сортов. Впервые эта программа была предложена для защиты овса от стеблевой и корончатой ржавчины [154]. Каждая из линий такого сорта отличается от другой геном устойчивости. Комбинирование линий с различными генами позволяет контролировать популяцию возбудителя болезни. С появлением клонов, вирулентных к какой-то линии, ее заменяют другой с эффективным геном. Недостатком селекции многолинейного сорта является длительность процесса его выведения. В связи с этим при получении линий сокращают число беккроссов, что, в свою очередь, увеличивает запас изменчивости многолинейного сорта. Кроме того, многолинейный сорт создается, как правило, на генетической основе одного образца, который с течением времени начинает уступать новым более продуктивным сортам. В этом заключается консервативность многолинейной селекции. Производство многолинейных сортов затруднено и необходимостью индивидуального семеноводства каждой линии.

При возделывании мозаики сортов на соседних площадях высевают сорта с разными генами устойчивости (пространственная изоляция генов). В таких условиях клоны патогена, обитающие на одном сорте, не могут переходить на другие сорта. В результате на каждом из них накапливается меньше инфекции. Этим обусловлено также введение разных генов устойчивости в озимые и яровые формы сельскохозяйственных культур. Выдвигаются предложения об осуществлении регионального распределения генов устойчивости, что будет препятствовать миграции паразитов на большие расстояния. Примером может являться «развертывание генов устойчивости» поперек «североамериканского ржавчинного коридора» с целью прекращения распространения стеблевой ржавчины пшеницы [155]. Однако районирование генов ограничит инициативу селекционеров.

Выведение частично поражаемых сортов с долговременной устойчивостью более перспективно. Например, сорта мягкой пшеницы Diplomat и Мироновская 808 проявляли полевую устойчивость по типу медленного развития мучнистой росы в течение более 10-летнего периода выращивания в Германии [98, 156]. Сорт мягкой пшеницы Maris Huntsman оказался длительно устойчивым к мучнистой росе в Великобритании, Est Mottin – в Италии, Knox – в США, несмотря на широкое возделывание этих сортов [157]. В странах Северной Европы и Англии длительную устойчивость к желтой ржавчине (более 30 лет) сохранял сорт Capelle Desprez [цит. по 4]. В Канаде более 35 лет был устойчив к стеблевой ржавчине сорт Selkirk и его производные [158, 159]. Длительную устойчивость к стеблевой ржавчине в Австралии имели сорта Timgalen, Timson, Cook, Chlortin, Kite, Jubiru [72, 160]. Из комбинации Riette/Vilchelmina/Akagomughi были получены многие сорта с длительной устойчивостью к бурой ржавчине в Италии, Югославии, Болгарии [161]. Более 15 лет сохранял устойчивость к желтой ржавчине сорт Alcedo в Германии [156]. В странах бывшего СССР длительную частичную устойчивость к бурой ржавчине (более 20 лет) проявлял сорт Безостая 1 [162]. Сорт Frontana сохранял длительную полевую устойчивость к бурой ржавчине в Мексике с 1946 г. [88]. Pavon 76 проявлял частичную возрастную устойчивость к бурой ржавчине в Мексике и других странах, где он выращивался начиная с 1976 г. [89].

Обычно частично резистентные сорта защищены многими генами, не проявляющими сильный фенотипический эффект и не оказывающими значительное давление на популяцию патогена в направлении появления и отбора новых генов вирулентности. Сорт с устойчивостью такого типа не способствует изменчивости популяции возбудителя болезни. Он частично поражается, но не снижает урожай и качество. Сложность выведения такого сорта заключается в отсутствии четких селекционных критериев долговременной устойчивости. В данном случае селекционер должен уметь выявлять небольшие фенотипические отличия, так как имеет дело с количественной устойчивостью. Наилучшей мерой толерантности служит урожайность растения.

Практические рекомендации для селекции толерантных сортов сводятся к одному общему признаку – отбору растений на инфекционном фоне с разнообразной вирулентностью. Растения с высокой степенью вирулентности отбраковываются, так как они имеют сильные гены, контролирующие этот показатель. Из оставшейся группы выбирают фенотипы с меньшей интенсивностью поражения, обладающие высокой урожайностью. Оригинальный метод предложен для отбора растений риса, толерантных к пирикуляриозу [163]. В  $F_2$  отбирают сильные, высокоурожайные растения с высоким качеством зерна. Семьи  $F_3$  –  $F_5$  высевают длинными рядами с большими междурядьями перпендикулярно источнику инфекции (полосе, густо засеваемой различными сортами риса). Выбирают те из них, у которых вдоль рядков и вверх по растению болезнь распространяется медленно. Растения из таких семей можно скрещивать между собой с целью концентрации полигенов устойчивости. Невосприимчивые семьи выбраковывают. Накопление полигенов длительной резистентности можно осуществить при скрещивании разнообразных генотипов растений на жестком инфекционном фоне. Этот метод используется в Кембридже для получения стабильной устойчивости пшеницы к выпреванию, вызываемому *Galuhannohyces tritici* [164].

Некоторые исследователи предлагают сочетать сильные гены устойчивости с полигенной системой. Имеются примеры, когда главный ген в комбинации со второстепенными обеспечивал высокий уровень устойчивости в течение многих лет [40].

Основной тенденцией селекции на иммунитет в будущем должно явиться расширение генетической основы сортов во избежание их генетической однородности. Именно гетерогенный генетический фон устойчивости является основой ее стабильности. Потенциальная угроза однородности сортов признана давно. Хорошо известны случаи массовой гибели посевов сельскохозяйственных культур, обусловленные генетической однородностью как по ядерным генам резистентности, так и по цитоплазматическим. Примером первого является сильнейшая эпифитотия гельминтоспориоза проростков и стеблей овса *Helminthosporium victoriae* в США в 1940-х годах XX в. В этот период более 80% площадей под овсом было занято близкородственными гибридами. С цитоплазматической однородностью связана гибель в США 80% кукурузы в 1970-х годах [40].

Использование сильных генов устойчивости, полигенов или сочетание обоих типов устойчивости должно решаться селекционерами в каждом конкретном

случае. Например, для борьбы с ржавчинными и мучнисторосяными грибами лучше всего создавать гетерогенные популяции. Для заболеваний, передающихся через почву и распространяющихся с меньшей скоростью, применима защита, обусловленная единичными эффективными генами при их наличии.

### 8.7. Источники устойчивости мягкой пшеницы к грибным болезням

Вследствие высокой репродуктивной способности возбудителей грибных болезней (до 10 генераций в год), мутационного процесса и давления отбора, действующего в популяциях патогенов, устойчивость, контролируемая главными генами, преодолевается. Сорта теряют резистентность в среднем за 4–5 лет возделывания в производственных масштабах. В результате возникает необходимость поиска новых эффективных генов устойчивости. Их источниками могут быть не только родственные, но и отдаленные виды злаков. Например, из 255 идентифицированных генов устойчивости мягкой пшеницы к стеблевой, бурой, желтой ржавчине, мучнистой росе и септориозу 105 генов были привнесены от других видов злаков [100]. Проявившие эффективность к белорусской популяции возбудителя мучнистой росы и бурой ржавчины одиночные гены в основном привнесены в геном мягкой пшеницы от других видов злаков. Так, ген *Pm16* привнесен от *Triticum dicoccoides*, *Lr9* – *Aegilops umbellulata*, *Lr19* – *Thinopyrum elongatum*, некоторые переданы от сортов культурной ржи *Secale cereale*: *Pm7* от сорта *Rosen*, *Pm17* – сорта *Insave*, *Pm20* – сорта *Prolific*. Не исключено, что в определении уровня устойчивости, контролируемого комбинациями различных генов, определяющую роль также могут играть интрогрессивные гены, что свидетельствует о перспективности использования других видов злаков в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к биотрофным грибным болезням. Поэтому важным этапом работы по поиску источников резистентности является оценка коллекций чужеродных видов на устойчивость к различным заболеваниям.

Была дана иммунологическая характеристика видов пшеницы к некоторым заболеваниям. Показана устойчивость к бурой ржавчине видов *T. boeoticum* [165–167], *T. timonevum* [165], *T. timopheevii* [165, 168–170], *T. dicoccum*, *T. persicum* [165, 168, 169], *T. militinae* [168], *T. karamyshevii* [166], *T. monococcum* [166, 167, 170, 171], *T. speltoides*, *T. longissimum*, *T. aucheri*, *T. urartu* [167]; к стеблевой ржавчине – *T. timopheevii* [169, 172], *T. turgidum* [173], *T. speltoides*, *T. longissimum*, *T. aucheri* [167]; к мучнистой росе – *T. persicum* [174, 169], *T. dicoccum* [169], *T. timopheevii* [166, 169, 170], *T. monococcum* [166, 175, 170], *T. boeoticum* [166, 175], *T. dicoccoides*, *T. millitinae* [166], *T. carthlicum* [170]; к пыльной головне – *T. monococcum*, *T. timopheevii* [176].

Уровень видового иммунитета мягкой пшеницы к *Septoria nodorum* Berk. не высок. По данным лабораторных и полевых экспериментов, из 205 сортообразцов *T. aestivum* L. только 3% обладали устойчивостью к болезни [177]. При испытании на сильном инфекционном фоне в полевых условиях 296 образцов мягкой яровой пшеницы, происходящих из 27 стран мира, выделено лишь 10 сортов

и линий, у которых в течение двух лет оценки поражение флаг-листа не превышало 30% [178]. Вид *T. durum* также в целом является сильно восприимчивым к септориозу. Из 100 генотипов твердой пшеницы, испытанных на устойчивость к *S. nodorum*, только 4 были относительно резистентными [179]. Установлено, что высокий уровень септориозоустойчивости могут проявлять представители некоторых видов *Triticum* и *Aegilops*. У пшениц он в наибольшей степени сосредоточен у видов с геномом G – *T. timopheevii*, *T. araraticum*, *T. militinae*, *T. zhukovskyi*, *T. fungicidum*, *T. kiharae* [166, 170, 177–181]. Кроме того, резистентные генотипы достаточно часто встречаются среди диплоидных видов пшеницы, а также у *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. spelta* [170, 177, 179, 182]. У эгилопсов наибольший уровень устойчивости присутствует у диплоидных видов с геномом S (в особенности *Ae. speltoides*) и у *Ae. tauschii* (= *Ae. squarrosa*), который несет геном D [177].

Комплексной устойчивостью к стеблевой, бурой ржавчине и мучнистой росе характеризуются виды *Ae. caudata*, *Ae. speltoides*, *Ae. aucheri*, *Ae. heldreichii*, *Ae. variabilis*, *T. aegilopoides*, *T. timopheevii*, некоторые образцы *T. dicoccum* [183]. Выявлено, что *Ae. caudata* из Италии, *Ae. longissima*, *Ae. speltoides*, *Ae. variabilis* из Израиля имеют комплексную устойчивость к мучнистой росе и бурой ржавчине пшеницы. Наиболее ценными источниками устойчивости являются виды *Aegilops* с геномами D и S [184]. Резистентностью к бурой ржавчине и мучнистой росе обладают *T. monococcum* (геном AA); к мучнистой росе, септориозу, стеблевой и бурой ржавчине – *T. carthlicum* var. *fuliginosum* (геном AABB) [185]. Как отмечают авторы, в роде *Triticum* имеется несколько источников комплексной устойчивости к стеблевой и бурой ржавчине, мучнистой росе, головне, септориозу, фузариозу: *T. monococcum* (геном AA), *T. timopheevii* (геном AAGG), *T. turgidum* ssp. *carthlicum* (AABB).

Большинство устойчивых к ржавчинным заболеваниям образцов пшеницы было найдено у диплоидных видов (94%), среди тетраплоидов их меньше – 32%, у гексаплоидных – около 25%. В целом наблюдается обратная зависимость между плоидностью пшениц и их устойчивостью – чем ниже плоидность, тем выше резистентность [186]. Тетраплоидные виды с геномом AABB значительно уступают по устойчивости диплоидам с геномом AAGG. Предполагают, что повышение восприимчивости у первых связано с наличием генома B [186]. Гексаплоидные виды с геномом AABBGG более устойчивы по сравнению с видами, имеющими геном AABBDD, поскольку повышение восприимчивости обусловлено присутствием генома D [186]. Существует также зависимость устойчивости от географического происхождения образцов [187]. Например, в условиях Индии *T. dicoccoides* из Турции, Ирана, Ирака очень чувствительна к бурой ржавчине. Однако образцы этого вида, происходящие из Ливии и Израиля, резистентны.

Нами проведено исследование устойчивости проростков и взрослых растений образцов диких видов злаков к белорусским популяциям септориоза и мучнистой росы в инфекционном питомнике.

При анализе проростковой устойчивости изученных образцов рода *Triticum* установлена высокая восприимчивость к септориозу у видов групп голозерных тетраплоидов (*T. turgidum*, *T. turanicum*, *T. polonicum*, *T. aethiopicum*, *T. durum*) и голо-



зерных гексаплоидов (*T. compactum*, *T. petropavlovskiy*). Среди гексаплоидов относительно резистентные формы обнаружены среди группы видов спельты: *T. spelta* (K-6535, K-1731) и *T. macha* (K-58671). Остальные 7 проанализированных озимых образцов *T. macha* характеризовались промежуточной реакцией к болезни. Оценка образцов диплоидных видов *Triticum* показала высокую степень проростковой устойчивости *T. boeoticum*, *T. sinskayae* и *T. monococcum*, хотя среди образцов последнего вида обнаруживались и восприимчивые формы. Все проанализированные образцы видов пшеницы с геномом G (*T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. zhukovskiy*, *T. araraticum*) оказались высокорезистентными к септориозу на стадии проростков. Среди видов пленчатых тетраплоидов с геномом AABB обнаруживалось разнообразие по устойчивости к болезни. Наиболее резистентными были два образца *T. dicoccoides* (K-5199 и K-5201). Из 14 форм *T. dicoccum* высокий уровень проростковой устойчивости проявляли K-45926 (Румыния), K-35890 (Нидерланды), K-38185 (Латвия). Средняя степень поражения первого листа проростков отмечена для образца *T. dicoccum* (из ботсада БГУ), K-13895 (Эфиопия), K-17990 (Армения), K-7356 (Башкирия), K-24653 (Югославия), K-11398 (Испания). Остальные образцы этого вида, а также *T. ispananicum* (K-43064) и *T. karamyshevii* (K-28162) достаточно сильно поражались септориозом на ювенильной стадии развития.

Наибольший уровень полевой резистентности к септориозу образцов рода *Triticum* был обнаружен у видов секции *Timopheevii* (*T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. araraticum*) и у *T. zhukovskiy*. Образцы этой группы имели поражение листа и колоса не более 30%. Представители диплоидных видов пшеницы значительно варьировали по степени полевой устойчивости. Низкий уровень поражения флаг-листа и колоса отмечен для *T. monococcum* (K-105) и *T. urartu* (K-58502). Относительно высокая степень резистентности флаг-листа отмечена также для озимых образцов *T. boeoticum* (K-18398, K-58513), *T. monococcum* (K-45806). Остальные формы этих видов и *T. sinskayae* в значительной степени поражались болезнью. Тетраплоидные виды группы полбы также проявляли разнообразие по полевой резистентности к септориозу. Наиболее устойчивы по обоим учитываемым признакам были образцы *T. dicoccum*: K-35890 (Нидерланды), K-38185 (Латвия), K-18774 (Беларусь) и образец из ботанического сада БГУ. Низкая степень поражения флаг-листа была характерна для *T. dicoccoides* (K-5201), *T. dicoccum* (K-24653, K-11398). По степени поражения колоса достаточно резистентными оказались образцы *T. dicoccum* (K-7356, K-33226, K-6530) и *T. ispananicum* (K-43064). Среди проанализированных форм гексаплоидных видов *Triticum* наибольший уровень полевой устойчивости к септориозу отмечен для образцов *T. spelta* (K-19092, K-20546) и *T. macha* (K-31688, K-28190). Низкую степень поражения колоса имели образцы *T. macha* (K-28196, K-28198, K-29576, K-58671) и *T. spelta* (K-6535, K-1731).

Изучение полевой устойчивости яровых и озимых форм рода *Triticum* к мучнистой росе показало, что устойчивыми к болезни оказались все изученные образцы диплоидных видов (*T. monococcum*, *T. sinskayae*, *T. boeoticum*, *T. urartu*), за исключением *T. monococcum* (K-31683). Представители видов с геномом G (*T. zhukovskiy*, *T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. araraticum*) также характеризовались



высокой резистентностью. Среди группы видов полбы резистентными были *T. dicoccoides* (K-5199), *T. dicoccum* (K-33226, K-14928, K-7356, K-45926, K-6530, K-31566, K-35890, K-38185, K-18774, K-13895, K-11398 и образец из коллекции ботсада БГУ). Большинство образцов голозерных тетраплоидов являлись восприимчивыми, за исключением *T. persicum* (K-11899 и из БГУ), *T. aethiopicum* и *T. turgidum* (из БГУ), *T. turanicum* (K-31693), *T. polonicum* (K-25344 и из БГУ), *T. durum* (K-33941, K-32450, K-41219, K-43104, K-45906, K-43106, K-44732). Из образцов видов группы пленчатых гексаплоидов высокую резистентность проявляли *T. spelta* (K-1731, K-20546, K-24696), *T. macha* (K-28198, K-58671, K-28196, K-28190, K-29576, K-31688, K-38548). Образцы голозерных гексаплоидов оказались восприимчивыми, за исключением *T. compactum* var. *fetisowii*, яровой формы из ботсада БГУ.

Иммунологическая характеристика представителей рода *Aegilops* показала их существенную гетерогенность по устойчивости к септориозу. При анализе 30 образцов *Ae. tauschii*, диплоидного вида с геномом D, выявлено, что наибольшее количество относительно резистентных форм, поражение верхнего листа которых не превышает 30%, относятся к подвиду *strangulata*. Это образцы K-79, K-412, K-115, K-160, K-376, K-772. Среди подвида *tauschii* низкая степень восприимчивости к септориозу была характерна для образцов K-299, K-54. Полученные нами результаты подтверждают данные Максимова [177], который при анализе 97 образцов *Ae. tauschii* показал, что два подвида существенно различались по устойчивости к септориозу. Среди подвида *strangulata* автор обнаружил 63,3% образцов, слабо поражающихся болезнью в полевых условиях, тогда как у подвида *tauschii* таких образцов было лишь 8,1%. Среди других представителей рода *Aegilops* достаточно высокой резистентностью к септориозу обладали образцы видов секции *Sitopsis* с геномом S – *Ae. speltoides* (K-21), *Ae. aucheri* (K-1591), *Ae. longissima* (K-202), *Ae. sharonensis* (K-203), *Ae. bicornis* (K-1310), *Ae. searsii* (K-2305). Кроме того, относительно устойчивыми являлись *Ae. umbellulata* (K-816), *Ae. triaristata* (K-808), *Ae. biuncialis* (K-1506), *Ae. caudata* (K-1001), *Ae. cylindrica* (K-222). Два исследованных образца *Heteranthelium piliferum* также оказались резистентными к болезни.

Оценка устойчивости к мучнистой росе *Ae. tauschii* показала, что все образцы подвида *strangulata* характеризовались иммунитетом к болезни либо имели небольшой процент поражения листьев. В противоположность этому большинство представителей *ssp. tauschii* весьма сильно поражались патогеном. Тем не менее были выявлены и иммунные формы (K-299, K-310, K-428), а также образцы с низким процентом поражения (K-346, K-415, K-112, K-394). Среди образцов других исследованных видов рода *Aegilops* восприимчивыми к мучнистой росе являлись *Ae. uniaristata* (K-650) и *Ae. crassa* (K-410). Представители других видов, а также образцы *Heteranthelium piliferum* характеризовались иммунной реакцией.

Таким образом, из 121 изученного образца ди-, тетра-, и гексаплоидных видов рода *Triticum* комплексной устойчивостью обладали только 18. Наибольший уровень болезнеустойчивости характерен для видов секции *Timopheevii*. Комплексной устойчивостью к септориозу и мучнистой росе обладали *T. timopheevii* (K-29537 и образец из ботсада БГУ), *T. militinae* (K-46007 и образец из БСХА),

*T. araraticum* (K-30240, K-40121), *T. zhukovskyi* (K-43063). Из образцов других видов пшеницы резистентными к обеим болезням были *T. urartu* (K-58502), *T. monococcum* (K-105), *T. dicoccum* (K-35890, K-38185, K-7356, K-18774 и образец из ботсада БГУ), *T. spelta* (K-1731, K-20546), *T. macha* (K-28190, K-31688).

Высокую устойчивость к мучнистой росе и септориозу сочетали 19 из 57 исследованных образцов рода *Aegilops* и *Heteranthelium*: *Ae. tauschii* (K-299, K-412, K-115, K-160, K-376, K-772), *Ae. umbellulata* (K-816), *Ae. triaristata* (K-808), *Ae. biuncialis* (K-1506), *Ae. caudata* (K-1001), *Ae. cylindrica* (K-222), *Ae. speltooides* (K-21), *Ae. aucheri* (K-1591), *Ae. longissima* (K-202), *Ae. sharonensis* (K-203), *Ae. bicornis* (K-1310), *Ae. searsii* (K-2305), *Heteranthelium piliferum* (PI 401351, PI 401354).

Оценка резистентности к септориозу образцов многолетних видов злаков родов *Elymus*, *Elytrigia*, *Leymus*, *Pseudoroegneria*, *Psathyrostachis*, *Agropyron* показала их неоднородность по реакции к болезни. Высокий уровень резистентности проявили образцы *Elymus lanceolatus*, *Elytrigia batalinii*, *Elytrigia elongata*, *Elytrigia pungens*, *Leymus angustus*, *L. chinensis*, *L. mollis*, *L. multicaulis*, *L. secalinus*, *Pseudoroegneria libanotica*, *Pseudoroegneria spicata*, *Pseudoroegneria strigosa*, *Pseudoroegneria tauri*, *Psathyrostachis juncea*, *Agropyron fragile*, *Ag. desertorum*, *Ag. cristatum*. Достаточно сильно поражались септориозом *Elymus canadensis*, *Elymus dentatus* (за исключением двух образцов подвида *ugamicus* – PI 314200 и PI 314620, которые были относительно устойчивы), *Elymus mutabilis* (за исключением PI 499449, PI 314198, PI 531642), *Elymus trachycaulus* (кроме PI 236715, PI 564994, PI 236675, PI 276712), *Elytrigia caespitosa* (кроме PI 229914, PI 531733).

Анализ поражения мучнистой росой показал, что большинство многолетних видов злаков иммунны к патогену. Тем не менее были выявлены и поражаемые формы. Так, все проанализированные образцы *Elymus mutabilis* (за исключением представителей подвида *praecaespitosus* PI 314622 и подвида *oschensis* PI 531642) были в разной степени восприимчивы к мучнистой росе. Поражались патогеном также исследованные образцы *Agropyron fragile* и *Ag. cristatum*. Кроме того, развитие мучнистой росы наблюдалось на образцах PI 314200 *Elymus dentatus* ssp. *ugamicus*, PI 276712 *Elymus trachycaulus* ssp. *violaceus*, PI 547268 *Elytrigia pungens* ssp. *campestris*, PI 228389 *Pseudoroegneria libanotica*.

Таким образом, оценка иммунологических свойств представителей многолетних видов злаков трибы *Triticeae* показала, что большинство из исследованных образцов *Elymus lanceolatus*, *Elytrigia batalinii*, *Elytrigia elongata*, *Elytrigia pungens*, *Leymus angustus*, *L. chinensis*, *L. mollis*, *L. multicaulis*, *L. secalinus*, *Pseudoroegneria libanotica*, *Pseudoroegneria spicata*, *Pseudoroegneria strigosa*, *Pseudoroegneria tauri*, *Psathyrostachis juncea*, *Agropyron desertorum* обладают комплексной резистентностью к возбудителям септориоза и мучнистой росы. Большая часть образцов других видов были устойчивы к мучнистой росе, но в значительной мере поражались септориозом.

Показано, что интрогрессивные гены не всегда экспрессируются в геноме мягкой пшеницы. Так, ген *Pm8* от сорта культурной ржи *Petkus* не проявляется у некоторых сортов пшеницы из-за наличия у них доминантного супрессора. В некоторых случаях интрогрессивный ген экспрессируется в геноме *Triticum*

*aestivum* L., если привнесен в виде чужеродной транслокации, но не проявляется, если к геному пшеницы добавлена пара чужеродных хромосом с этим геном. Так, ген *Pm8* от сорта культурной ржи Petkus не проявляется у некоторых сортов пшеницы из-за наличия у них доминантного супрессора [188, 189]. В некоторых случаях интрогрессивный ген экспрессируется в геноме мягкой пшеницы, если привнесен в виде чужеродной транслокации. В то же время он не проявляется, если к геному пшеницы добавлена пара чужеродных хромосом с этим геном [190, 191].

В связи с этим была проведена идентификация хромосом различных видов злаков с генами устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе, экспрессирующимися в геноме мягкой пшеницы. Изучена устойчивость к этим болезням 77 дисомных хромосомно-дополненных и хромосомно-замещенных линий мягкой пшеницы, созданных на основе сорта Chinese Spring и имеющих пару хромосом, привнесенных от 13 видов злаков, а также трех амфиплоидов. Обнаружены гены устойчивости к бурой ржавчине в хромосомах 6U *Triticum umbellulatum*, 6R<sup>m</sup> *Secale montanum* и 5S<sup>S</sup> *Aegilops searsii*. Высокую устойчивость проявлял амфиплоид *Triticum aestivum* (cv. Chinese Spring) × *Ae. searsii*.

К белорусской популяции мучнистой росы проростковые гены устойчивости выявлены в хромосомах 2S<sup>S</sup> *Ae. searsii*, 3S<sup>l</sup> *Ae. longissima* (линия 7011), 6S<sup>l</sup> *Ae. longissima* (линия #4), 2R *Secale cereale* (cv. Imperial). Полигенная устойчивость, проявлявшаяся в виде низкой пораженности листа, контролировалась малыми генами резистентности, локализованными в хромосомах 2S<sup>l</sup>, 4S<sup>l</sup>, 5S<sup>l</sup> от вида *Ae. longissima* (линия #4). Эти же линии (кроме имеющих хромосомы 2S<sup>l</sup>, 4S<sup>l</sup> и 2R) оказались устойчивыми на поздних этапах онтогенеза растений при оценке белорусской популяции возбудителя мучнистой росы в полевых условиях. Высокую устойчивость к мучнистой росе на обеих стадиях онтогенеза проявили амфиплоиды *T. aestivum* cv. Chinese Spring × *Ae. searsii*; *T. aestivum* cv. Chinese Spring × *Ae. longissima* (line 7961-1).

Исследования по оценке устойчивости генофонда других видов злаков к грибным болезням мягкой пшеницы позволили выделить источники комплексной устойчивости к септориозу, мучнистой росе и бурой ржавчине. Выделенные высокорезистентные генотипы злаков могут быть рекомендованы для селекционной работы в качестве доноров иммунитета.

## Литература

1. Жученко А. А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция). – Пушино, 1994. – 148 с.
2. Oerke E. C., Dehne H. W., Schonbeck F., Webster A. Crop production and crop protection: Estimated losses a major food and cash crops. – Amsterdam, 1994. – 808 p.
3. Wiese M. V. Compendium of wheat diseases. – MN, St. Paul: American Phytopathological Society, 1991. – 128 p.
4. Одинцова И. Г. Генетика устойчивости пшеницы к бурой ржавчине и стратегия селекции: Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.15 / ЛГУ. – Л., 1988. – 315 с.
5. Kolmer J. A. Virulence in *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* isolates from Canada to genes for adult-plant resistance to wheat leaf rust // Plant Disease. – 1997. – Vol. 81, N 3. – P. 267–271.

6. Nass H. A., Pederson W. L., McKenzie D. R., Nelson R. R. The residual effects of some «defeated» powdery mildew resistance genes in isolines of Chancellor winter wheat // *Phytopathology*. – 1981. – Vol. 71, N 12. – P. 1315–1318.
7. Doussinault G. Parasites necrotrophes: nature des resistances utilisables et selection; points de vue du phytopathologiste et du selectionneur // *Les Colloques de l'INRA*. – 1986. – N 35. – P. 81–90.
8. Rosielle A. A., Brown A. G. P. Selection for resistance to *Septoria nodorum* in wheat // *Euphytica*. – 1980. – Vol. 29, N 2. – P. 337–346.
9. Вавилов Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Теоретические основы селекции растений. – М., 1935. – Т. 1. – С. 893–990.
10. Жуковский П. М. Генетические основы происхождения физиологических рас грибного паразита и поиски устойчивого генотипа растения-хозяина // *Генетика*. – 1965. – Т. 1, № 6. – С. 137–148.
11. Берлянд-Кожевников В. М. Сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита и селекция пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / *Генетика и селекция болезнеустойчивых сортов культурных растений*. – М., 1974. – С. 17–40.
12. Дьяков Ю. Т. Жизненные стратегии фитопатогенных грибов и их эволюция // *Микология и фитопатология*. – 1992. – Т. 26, вып. 4. – С. 309–318.
13. Левитин М. М. Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. – Л., 1986. – 208 с.
14. Михайлова Л. А. Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в Дербенте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1973. – 22 с.
15. Воронкова А. А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине. – М., 1980. – 191 с.
16. Parlevliet J. E., Zadoks J. C. The integrated concept of disease resistance: A new view including horizontal and vertical resistance in plants // *Euphytica*. – 1977. – Vol. 26, N 1. – P. 5–21.
17. Lejerstam B. Studies in powdery mildew in Sweden. III. Variability of virulence in *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* due to gene recombination and mutation // *Nat. Swed. Inst. Plant Prot.* – 1972. – Vol. 15, N 144. – P. 231–248.
18. Flor H. H. The complementary genetic systems in flax and flax rust // *Adv. Genet.* – 1956. – Vol. 8, N 1. – P. 29–54.
19. Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. – М., 1981. – 238 с.
20. Eskes A. B. Expression of incomplete resistance to pathogens // *Durable Resist. Crops: Proc. NATO Adv. Study Inst. Martina Franca (Italy, 30 Sept. – 11 Okt. 1981)*. – N. Y.–L., 1983. – P. 169–195.
21. Vanderplank J. E. Durable resistance in crops: should the concept of physiological races die? // *Durable Resist. Crops. Proc. NATO Adv. Study (Inst. Martina Franca, Italy, 30 Sept. – 11 Okt. – 1981)*. – N. Y.–L., 1983. – P. 41–44.
22. Day P. R., Barrett J. A., Wolfe M. S. The evolution of host-parasite interaction // *Genet. Eng. Plants Agr. Perspect.: Proc. Symp.* – N. Y.–L., 1983. – P. 419–430.
23. Sidhu G. S., Webster J. M. Genetics of simple and complex host-parasite interaction // *Induc. Mutat. Plant Disease: Proc. symp. (Vienna, 31 Jan. – 4 Febr., 1977)*. – Vienna, 1977. – P. 59–79.
24. Ellingboe A. H. Genetical aspects of active defense // *Active Def. Mech. Plants: Proc. NATO Adv. Study Inst. Cape Sounion*. – N. Y.–L., 1982. – P. 179–192.
25. Michelmore R. W., Norwood J. M., Ingram D. S. et. al. The inheritance of virulence in *Bremia lactucae* to match resistance factors 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 and 11 in lettuce (*Lactuca sativa*) // *Plant Pathol.* – 1984. – Vol. 33, N 3. – P. 301–315.
26. Дьяков Ю. Т. Генетическое регулирование сверхчувствительности у растений // *Цитология и генетика*. – 1967. – Т. 1, № 3. – С. 81–90.
27. Щербаков В. К. Генетические основы иммунитета растений (эволюционно-генетическая теория иммунитета) // *Итоги науки. Биол. основы растениеводства. Генетика, селекция, интродукция и защита с/х растений*. – М., 1970. – С. 9–77.
28. Будашкина Е. Б., Дьяков Ю. Т., Жуковский П. М., Лекомцева С. Н., Одинцова И. Г., Хвостова В. В., Щербаков В. К. Генетические основы селекции на иммунитет. – М., 1973. – 232 с.

29. Щербаков В. К. Генетические системы устойчивости растений // Генетические основы селекции на иммунитет. – М., 1973. – С. 11–64.
30. Vanderplank J. E. Plant disease: epidemics and control. – N. Y.–L., 1963. – 349 p.
31. Щербаков В. К. Проблемы гена и эволюционно-генетические основы взаимоотношений растений-хозяев с их паразитами и симбионтами // Иммунитет с.-х. растений к болезням и вредителям. – М., 1975. – С. 195–206.
32. Caldwell R. M. Breeding for general and/or specific plant disease resistance // Proc. 3<sup>rd</sup> Int. Wheat Genet. Symp. – Canberra, Australia, 1968. – P. 263–272.
33. Мокрицкая М. С., Одинцова И. Г. О вертикальной и горизонтальной устойчивости различных видов пшеницы к 77 расе возбудителя бурой ржавчины *Puccinia recondita* // Генетика. – 1972. – Т. 8, № 9. – С. 5–9.
34. Robinson R. A. Horizontal resistance // Rev. Plant Pathol. – 1973. – Vol. 52, N 8. – P. 483–501.
35. Johnson R. Practical breeding for durable resistance to rust disease in self-pollinating cereals // Euphytica. – 1978. – Vol. 27, N 2. – P. 529–540.
36. Johnson R. Genetic background of durable resistance // Durable Resist. Proc. NATO Adv. Study (Inst. Martina Franca, Italy, 30 Sept. –11 Oct., 1981). – N. Y.–L., 1983. – P. 5–24.
37. Nelson R. R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases // Annu. Rev. Phytopathology. – 1978. – Vol. 16. – P. 359–378.
38. Luthra J. K., Rao M. V. Multiline cultivars – how their resistance influence leaf rust diseases in wheat // Euphytica. – 1979. – Vol. 28, N 1. – P. 137–144.
39. Rapilly F., Richard H., Skajennikoff M., Cauderon Y. et Roussel J. Pression de selection exercees par le noyau on le cytoplasme de l'hote sur l'agressivite d'un parasite necrotrophe du ble: *Septoria nodorum* Berk. // Agronomie. – 1989. – Vol. 9, N 7. – P. 703–718.
40. Рассел Г. Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. – М., 1982. – 421 с.
41. Щербаков В. К. Полигенная и количественно-наследуемая устойчивость к патогенам у растений // Сельское хозяйство за рубежом. Сер. «Растениеводство». – 1974. – № 10. – С. 38–44.
42. Щербаков В. К. Развитие представлений об иммунитете и стратегии селекции устойчивых форм // Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям: Тез. докл. – Новосибирск, 1981. – С. 66.
43. Rowel J. B. The relationship between slow rusting and a specific resistance gene for wheat stem rust // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71, N 11. – P. 1184–1186.
44. Parlevliet J. E. Plant pathosystems: an attempt to elucidate horizontal resistance // Euphytica. – 1977. – Vol. 26, N 3. – P. 553–556.
45. Kiraly Z. Developing concepts of plant resistance to infections // Acta Phytopathology Acad. Hung. – 1973. – Vol. 8, N 3-4. – P. 381–390.
46. Ellingboe A. H. Changing concepts in host-pathogen genetics // Annu. Rev. Phytopathology. – 1981. – Vol. 19. – P. 125–143.
47. Sidhu G. S. Genetic resistance and disease complex // Proc. Symp. 9 Int. Congr. Plant Prot. (Washington. D. C., Aug. 5–11, 1979). – Minneapolis, Minn., 1981. – Vol. 1. – P. 182–185.
48. Person C., Sidhu G. Genetics of host-parasite interrelationships // Mutat. Breed. Disease Resistance. – Vienna, 1971. – P. 31–38.
49. Nelson R. R., McKenzie D. R., Scheifele G. L. Interaction of genes for pathogenecity and virulence in *Trichometasphaeria turcica* with different numbers of genes for vertical resistance in *Zea mays* // Phytopathology. – 1970. – Vol. 60, N 8. – P. 1250–1254.
50. Caldwell R. M., Schaffer J. F., Compton L. E., Patterson F. L. Tolerance to cereal leaf rusts // Science. – 1958. – Vol. 128, N 3326. – P. 714–715.
51. Umaerus V. Race specific and non race specific resistance // Sver. Utsadesforen Tidskr. – 1971. – P. 40–43.
52. Kramer T., Gildemacher B. N., Vander M. S., Parlevliet J. E. Tolerance of spring barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei* // Euphytica. – 1980. – Vol. 29. – P. 209–216.
53. Алексеева Т. П., Смирнова Л. А. Влияние неспецифической устойчивости сорта Безостая 1 на проявление патогенных свойств гриба *Puccinia triticina* Erikss. // Микол. и фитопатол. – 1978. – Т. 12, № 4. – С. 301–305.



54. Aslam M., Khurshid-Burney, Munir A., Burney K. Preliminary evidence for specificity between factors controlling latent period in wheat cultivars and brown rust isolates // Pakistan. J. Bot. – 1992. – Vol. 24, N 2. – P. 183–186.
55. Rouse D. I., Nelson R. R., MacKenzie D. R., Armitage C. R. Components of rate-reducing resistance in seedlings of four wheat cultivars and parasitic fitness in six isolates of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* // Phytopathology. – 1980. – Vol. 70. – P. 1097–1100.
56. Scott P. R., Johnson R., Wolfe M. S., Lowe H. J. B., Bennett F. G. A. Host-specificity in cereal parasites in relation to their control // Appl. Biol. – 1980. – Vol. 5. – P. 349–393.
57. Parlevliet J. E., Van Ommeren A. Rase-specific effects in major genic and polygenic resistance of barley to barley leaf rust in the field: identification and distinction // Euphytica. – 1985. – Vol. 34, N 3. – P. 689–695.
58. Parlevliet J. E. Modern concepts in breeding for resistance to rust diseases // Groundnut Rust Disease: Proc. Discuss. Group. Meet. (Patancheru, 24–28 Sept., 1984). – Patancheru, 1987. – P. 177–182.
59. Johnson R., Taylor A. J. Isolates of *Puccinia striiformis* collected in England from the wheat varieties Maris Beacon and Joss Cambier // Nature. – 1972. – Vol. 238. – P. 105–106.
60. Fouchard M. Problemes rencontres pour l'evolution des varietes dans le cas de l'etude de la resistance du ble tendre d'hiver a la roille jaune (*Puccinia striiformes* West.) // Resist. Genet. Syst. Prot. Cult. Cerealier Contre Champignons, Virus et Nematodes: C. R. Symp. (Versailles, 23–24 Jan., 1986). – Paris, 1986. – P. 126–136.
61. Одинова И. Г., Шеломова Л. Ф. Горизонтальная устойчивость: генетика и возможность преодоления паразитом // Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов. – М., 1983. – С. 51–60.
62. Одинова И. Г., Шеломова Л. Ф. Пути селекции на устойчивость в связи с миграцией возбудителя бурой ржавчины // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – 1977. – Т. 58, вып. 3. – С. 41–44.
63. Монастырский О. А., Кузнецова Е. В. Оценка долговременной устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // 9 Всесоюз. совещ. по иммунитету раст. к болезням и вредителям: Тез. докл. – Минск, 1991. – Т. 2. – С. 197–198.
64. Jenks A. E., Leonard K. J., Moll R. H. Stability analysis for estimating relative durability of quantitative resistance // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol. 63, N 2. – P. 183–192.
65. Дмитриев А. П. Природа эволюции типов устойчивости растений к облигатным паразитам как теоретическая основа прогнозирования и оценки стабильности признака // Сельскохозяйственная биология. – 1986. – № 3. – С. 36–45.
66. Плохинский Н. А. Показатели силы влияния // Генетика. 1966. – Т. 2, № 5. – С. 161–172.
67. Li W. L., Faris J. D., Chittoor J. M., Leach J. E., Hulbert S. H., Liu D. J., Chen P. D., Gill B. S. Genomic mapping of defense response genes in wheat // Theor. Appl. Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 226–233.
68. Slesinski R. S., Ellingboe A. H. Transfer of 35S from wheat to the powdery mildew fungus genotypes // Can. J. Bot. – 1971. – Vol. 49, N 2. – P. 303–310.
69. Ellingboe A. H. Genetics and physiology of primary infection by *Erysiphe graminis* // Phytopathology. – 1972. – Vol. 62, N 3. – P. 401–406.
70. Clifford B. C., Clothier R. B. Physiologic specialisation of *Puccinia hordei* on barley host with non-hypersensitive resistance // Transact. Brit. Mycol. Soc. – 1974. – Vol. 63, N 3. – P. 421–430.
71. Martin T. J., Ellingboe A. H. Differences between compatible parasite/host genotypes involving the Pm4 locus of wheat and the corresponding genes in *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* // Phytopathology. – 1976. – Vol. 66, N 12. – P. 1435–1438.
72. Luig N. H. A survey of virulence genes in wheat stem rust, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* // Z. Pflanzenzucht. – 1983. – Bd. 90, N 11. – P. 199 s.
73. Royer M. H., Nelson R. R., McKenzie D. K., Diehle D. H. Partial resistance of near-isogenic wheat lines compatible with *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* // Phytopathology. – 1984. – Vol. 74, N 8. – P. 1001–1006.
74. Modavi R. S., Browder L. E., Heyne E. G. Reduced receptivity to infection associated with wheat gene Lr2c for low reaction to *Puccinia recondita* // Phytopathology. – 1985. – Vol. 75, N 5. – P. 573–576.
75. Nelson R. R. The evolution of parasitic fitness // Plant disease. An advanced treatise. Vol. IV. – N. Y., 1979. – P. 23–46.
76. Anderson M. G. Interpreting residual effects of «defeated» resistance genes // Phytopathology. – 1982. – Vol. 72, N 11. – P. 1383–1384.



77. Wolfe M. S. Changes and diversity in populations of fungal pathogens // Ann. Appl. Biol. – 1973. – Vol. 75. – P. 132–136.
78. Nelson R. R., Pedersen W. L., MacKenzie D. R. The effect of pyramiding «defeated» wheat powdery mildew resistance genes on components of «slow mildewing» (Abstract) // Phytopathology. – 1982. – Vol. 72. – P. 932.
79. Singh R. P., Rajaram S. Genes for low reaction to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in fifty Mexican *Triticum aestivum* cultivars // Crop Sci. – 1991. – Vol. 31. – P. 1472–1479.
80. Sharma S. C., Vidya-Parkash, Basandrai A. K., Aulakh K. S., Parkash V. Residual resistance in wheat to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* // Plant Disease Research. – 1991. – Vol. 6, N 2. – P. 70–74.
81. Pederson W. L. Pyramiding major genes for resistance to maintain residual effects // Ann. Rev. Phytopathology. – 1988. – Vol. 26. – P. 369–378.
82. Chantret N., Pavoine M. T., Doussinault G. The race-specific resistance gene to powdery mildew MIRE has a residual effect on adult plant resistance of winter wheat line RE714 // Phytopathology. – 1999. – Vol. 89, N 7. – P. 533–539.
83. Одинцова И. Г., Михайлова Л. А. Горизонтальная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, связанная с неэффективными генами вертикальной устойчивости. Сообщение 1. Устойчивость моногенных линий пшеницы серии Thatcher // Генетика. – 1988. – Т. 24, № 6. – С. 1041–1047.
84. Brink E. G., Pretorius Z. A., Kloppers F. J. The influence of Lr35 on the dimension of wheat leaf rust uredinia // Abstr. 13<sup>th</sup> Congr. South African Soc. for Plant Pathol. Cints, East London. Phytophyllactica. – 1992. – Vol. 24, N 2. – P. 122.
85. Samborski D. J., Dyck P. L. Enhancement of resistance to *Puccinia recondita* by interactions of resistance genes in wheat // Can. J. Plant. Pathol. – 1982. – Vol. 4. – P. 152–156.
86. Sawhney R. N. The role of Lr34 in imparting durable resistance to wheat leaf rust through gene interaction // Euphytica. – 1992. – Vol. 61, N 1. – P. 9–12.
87. Sawhney R. N., Joshi B. C. Genetic research as the valid base of strategies for breeding rust resistant wheats // Genetica. – 1996. – Vol. 97, N 3. – P. 243–254.
88. Singh R. P., Rajaram S. Genes for low reaction to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in fifty Mexican *Triticum aestivum* cultivars // Crop Sci. – 1991. – Vol. 31. – P. 1472–1479.
89. Singh R. P., Mujeeb-Kazi A., Huerto-Espino J. Lr46: a gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat // Phytopathology. – 1998. – Vol. 88. – P. 890–894.
90. Kloppers F. J., Pretorius Z. A. Effects of combinations amongst genes Lr13, Lr34 and Lr37 on components of resistance in wheat to leaf rust // Plant Pathol. – 1997. – Vol. 46. – P. 737–750.
91. Ayers J. E., Southern J. W., Roelfa A. P., Wilcoxson R. D. Inheritance of slow rusting in the relationship of Sr-genes to rusting in the wheat line FKN // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71, N 8. – P. 573–576.
92. Brodny U., Nelson R. R., Gregory L. V. The residual and interactive expressions of «defeated» wheat stem rust resistance genes // Phytopathology. – 1986. – Vol. 76, N 5. – P. 546–549.
93. Gupta A. K., Saini R. G., Gupta S., Malhotra S. Genetic analysis of two wheat cultivars 'Sonalika' and 'WL71' for resistance to leaf rust (*Puccinia recondita*) // Theor. and Appl. Genet. – 1984. – Vol. 67, N 2-3. – P. 215–217.
94. Futrell M. C., Dickson J. G. The influence of temperature on the development of powdery mildew on spring wheats // Phytopathology. – 1954. – Vol. 44, N 3. – P. 363–366.
95. Browder L. E. A compendium of information about named genes for low reaction to *Puccinia recondita* in wheat // Crop Sci. – 1980. – Vol. 20, N 6. – P. 775–779.
96. Johnson R. Durable resistance: definition of, genetic control, and attainment in plant breeding // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71, N 6. – P. 567–568.
97. Wilcoxson R. D. Genetics of slow rusting in cereals // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71, N 9. – P. 989–993.
98. Chae Y. A., Fischbeck G. W. Genetic analysis of powdery mildew resistance in wheat cultivar «Diplomat» // Z. Pflanzenzucht. – 1979. – Vol. 83, N 3. – P. 277–280.
99. McIntosh R. A., Willings C. R., Park R. F. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. – Victoria, Australia: CSIRO Publications, 1995. – 200 p.
100. McIntosh R. A. et al. Catalogue of gene symbols for wheat. – 2005. – <http://www.grs.nig.ac.ip/wheat/komugi/genes>.

101. Grogan C. O. Multiplasm, a proposed method for the utilization of cytoplasm in pest control // Plant Dis. Rep. – 1971. – Vol. 55. – P. 400–401.
102. Miller R. J., Koeppe D. E. Southern corn leaf blight: susceptible and resistant mitochondria // Science. – 1971. – Vol. 173. – P. 67–69.
103. Gregory P., Matthews D. E., York D. W. et al. Southern corn leaf blight disease: studies on mitochondrial biochemistry and ultrastructure // Mycopathology. – 1978. – Vol. 66, N 1-2. – P. 105–112.
104. Levings C. S. The Texas cytoplasm of maize: Cytoplasmic male sterility and disease susceptibility // Science. – 1990. – Vol. 250, N 4983. – P. 942–947.
105. Shah D. M., Levings C. S. Mitochondrial DNA from maize hybrids with normal and Texas cytoplasm // Crop Sci. – 1974. – Vol. 14, N 6. – P. 852–853.
106. Berville A., Paillard M. Aspects physiologiques et genetiques de la sensibilité des mitochondries de maïs Texas a des drogues spécifiques: toxine d' *Helmithosporium maydis* rase T, toxine *Phyllosticta maydis* et methomyl // Bul. Soc. France. Act. Bot. – 1982. – Vol. 129, N 2. – P. 99–106.
107. Comstock J. S., Martinson C. A., Gengenbach B. G. Host-specificity of a toxin from *Phyllosticta maydis* for Texas cytoplasmically male-sterile maize // Phytopathology. – 1973. – Vol. 63, N 11. – P. 1357–1361.
108. Lunsford J. N., Futrell M. S., Scott G. E. Maternal influence on response of corn to *Fusarium moniliforme* // Phytopathology. – 1975. – Vol. 65, N 3. – P. 318–322.
109. Кузьминская Т. П. Изучение иммунологических свойств разных форм кукурузы к пыльной головне: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.11 / УкрНИИЗР. – Киев, 1982. – 20 с.
110. Hooker A. L. Cytoplasmic susceptibility in plant disease // Annu. Rev. Phytopathology. – 1974. – Vol. 12. – P. 167–179.
111. Borges F., Orangel L. Diallel analysis of maize resistance to sorghum downy mildew // Crop. Sci. – 1987. – Vol. 27, N 2. – P. 178–180.
112. Akazawa T., Ramakrishnan L. Change in chloroplast proteins of the rice plant infected by the blast fungus, *Piricularia oryzae* // The dynamic role of molecular constituents in plant-parasite interaction. – Minneapolis, 1967. – P. 329–341.
113. Mohanty C. R., Gangopadhyay S., Sahu K. Diallel analysis of blast resistance in rice-nature of gene action // Indian Phytopathol. – 1985. – Vol. 38, N 1. – P. 54–59.
114. Misic P. D. An investigation of the inheritance of resistance to apple powdery mildew // Hortic. Res. – 1969. – Vol. 9, N 2. – P. 85–92.
115. Darlington L. C., Mathre D. E. Resistance of male sterile wheat to ergot as related to pollination and host genotype // Crop Sci. – 1976. – Vol. 16, N 5. – P. 728–730.
116. Зубкович А. А. Резистентность ярового ячменя к *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. для селекции головнеустойчивых сортов в условиях Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.05, 06.10.11 / БелНИИЗиК. – Жодино, 1994. – 23 с.
117. Shabeer A., Bockus W. W. Evidence for cytoplasmic of maternal determinants in the reaction of the wheat cultivars to tan spot // Phytopathology. – 1989. – Vol. 79, N 10. – P. 1184.
118. Афанасенко О. С., Коновалова Г. С., Войлоков А. В., Воронова М. С. Проблема дифференциации популяций возбудителя сетчатой пятнистости у ячменя // Теор. основы иммунитета растений к болезням. – Л., 1988. – С. 39–44.
119. Иванова Н. В., Гусева К. А. Устойчивость гибридов ярового ячменя к мучнистой росе // Создание новых сортов зерновых культур и технология их возделывания в Сев.-Зап. зоне РСФСР. – Л., 1984. – С. 79–81.
120. Кузнецова Т. Е., Калядина Т. Т., Юрченко Е. Н. Наследование гибридами озимого ячменя устойчивости к мучнистой росе в реципрокных скрещиваниях // Селекция и генетика зерновых и зернобобовых культур. – Краснодар, 1988. – С. 4–8.
121. Зеленский М. А., Губернатор Ф. Ф., Мова Н. С. Оценка форм озимой пшеницы по устойчивости к мучнистой росе // Селекция и семеноводство. – 1971. – № 6. – С. 33–34.
122. Глуховцева Н. И. Формирование устойчивости к бурой ржавчине у гибридов яровой пшеницы в процессе селекции сорта (в условиях Среднего Поволжья) // Тр. ВИЗР. – Л., 1966. – Вып. 26. – С. 43–54.
123. Каширская Е. Г. Селекция озимой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине // Селекция и семеноводство. – 1979. – № 2. – С. 22–23.

124. Черняева И. Н., Капустина Т. В., Дунаевский А. Г. Изучение наследования устойчивости к бурой ржавчине некоторых сортов озимой пшеницы // 9 Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям: Тез. докл. – Минск, 1991. – С. 17–18.
125. Гуриели О. А. Наследование устойчивости к бурой ржавчине у форм мягкой пшеницы, производных от *Triticum timopheevii* // Бюл. ВНИИР. – 1979. – Т. 89. – С. 11–13.
126. Тищенко В. Н. Изучение типа генетического контроля устойчивости некоторых сортов озимой пшеницы к 77 расе бурой ржавчины в различные фазы онтогенеза // IV съезд генет. и селекционеров Украины: Тез. докл. – Киев, 1981. – Ч. 3. – С. 58–60.
127. Kruse B. Untersuchungen zur Vetterung der Horizontalen Resistenz am Wirt – Weizenbraunrost (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm.) // Tagungsber Akad. Landwirtschaftswiss (Germany). – 1988. – N 271, teil 1. – P. 235–238.
128. Одинцова И. Г., Гуриели О. А., Скурыгина Н. А. Влияние цитоплазмы на устойчивость пшеницы к бурой ржавчине // Сб. науч. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции ВНИИР. – 1985. – Вып. 92. – С. 11–15.
129. Michaelis P. Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon der hirsutum-Sippe Jena und der ihm ähnlichen Plasmone // Z. Indukt. Abstamm. und Vererb. Lehre. – 1948. – Bd. 82. – S. 343–383.
130. Гребенкин А. П., Стацевич В. А. Анализ устойчивости к черной корневой гнили у стерильных аналогов сорта Дюбек 566, различающихся по цитоплазме // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции: Тез. докл. Всесоюз. конф. – Л., 1981. – Ч. 4. – С. 64–65.
131. Banga S. S., Labana K. S., Medhi B. N. Alternaria incidence in some alloplasmic lines Indian mustard (*Brassica juncea* (L.) Coss.) // Theor. and Appl. Genet. – 1984. – Vol. 67, N 2/3. – P. 195–196.
132. Иванчева-Габровская Т., Кутова И. Отношение на межкостерильни гибриды прямо некои болести по тютюна // Почвозн. агрохим. и раст. защита. – 1986. – Т. 21, № 4. – С. 102–106.
133. Петров П. Д., Шиндрова П., Пенчев Е. Влияние на цитоплазма *Helianthus petiolaris* върху устойчивоста към сина китка // Растениевъд. науки. – 1985. – Т. 22, № 8. – С. 38–41.
134. Sanchez-Monge E., Salazar J., Branas M. Cytoplasmic influence in specific wheat stem rust resistance // Cereal Rusts Bull. – 1973. – Vol. 1. – P. 16–18.
135. Tsunewaki K., Mayama S., Furusawa I., Kawai A. Effects of alien plasmons on the pest and stress tolerance of common wheat // Wheat Breed: Prospects and Future Approaches: Proc. Intern. Symp. (June 4–8 1990). – Albena, 1990. – P. 147–152.
136. Washington W. J., Maan S. S. Disease reaction of wheat with alien cytoplasm // Crop Sci. – 1974. – Vol. 14, N 6. – P. 903–905.
137. Allan R. E. Potential for practical exploitation of alloplasm in winter wheat breeding // Nuclear and Organellar Genomes of Wheat Species: Proc. of Dr. Kihara Memorial Intern. Symp. on Cytopl. Eng. in Wheat. – Yokohama, 1991. – P. 270–280.
138. Keane E. M., Jones P. W. Effects of alien cytoplasm substitution on the response of wheat cultivars to *Septoria nodorum* // Annu. Appl. Biol. – 1990. – Vol. 117, N 2. – P. 299–312.
139. Xu Naiyu, Yi Zili, He Ruifeng. A preliminary study on the effects of alien cytoplasm on the resistance to the major diseases of wheat (in Chinese) // Acta Agr. Sin. – 1991. – Vol. 17, N 5. – P. 326–339.
140. Давыденко О. Г. Цитоплазматическая изменчивость сельскохозяйственных растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.15 / Институт физиологии растений и генетики АН УССР. – Киев, 1989. – 33 с.
141. Кадырова М. С. Селекционный эффект замещенных цитоплазм у сортов овса // VI съезд БелОГиС им. Н. И. Вавилова (Горки, 2–4 июля 1992): Тез. докл. – Горки, 1992. – С. 40.
142. Палилова А. Н. Генетические системы у растений и их взаимодействие. – Минск, 1986. – 160 с.
143. Серова З. Я., Юшко Л. С., Подчуфарова Г. Н. Функции белков в фитопатогенезе. – Минск, 1992. – 269 с.
144. Matsubara S., Ohtsuka T. Transmission of D genome chromosome in alloplasmic penthaploid wheat // Wheat Inf. Serv. – 1981. – N 50. – P. 34–36.
145. Tsuji S., Maan S. S. Differential fertility and transmission of male and female gametes in alloplasmic wheat hybrids // Canad. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 2. – P. 337–348.
146. Tsujimoto H., Panayotov I., Tsunewaki K. Behavior of an extra chromosome carried by alloplasmic common wheat lines having *Agropyron trichophorum* cytoplasm // Jap. J. Genet. – 1987. – Vol. 62, N 4. – P. 291–299.

147. Tsunewaki K. Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops* // Proc. of the 7th Intern. Wheat Genet. Symp. – Cambridge, 1988. – P. 53–62.
148. Prins R., Marais G. F., Pretorius Z. A., Janse B. J. H., Marais A. S. A study of modified forms of the Lr19 translocation of common wheat // Theor. Appl. Genet. – 1997. – Vol. 95. – P. 424–430.
149. Maan S. S. Nucleo-cytoplasmic genetics of wheat // Nuclear and organellar genomes of wheat species: Proc. of Dr. Kihara Memorial Int. Symp. on Cytopl. Eng. in Wheat. – Yokohama, 1991. – P. 175–194.
150. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal genes in wheat and its relatives. III. Chromosome location and effects of two *Aegilops speltoides* – derived gametocidal genes in comon wheat // Genome. – 1988. – Vol. 30, N 2. – P. 239–244.
151. Созинов И. А., Козуб Н. А., Хохлов А. И. Реципрокные различия предзиготических процессов по локусам запасных белков у растений F<sub>1</sub> пшеницы // Цитология и генетика. – 1994. – Т. 28, № 2. – С. 30–35.
152. Kiyosawa S. Genetics and epidemiological modeling of breakdown of plant disease resistance // Ann. Rev. Phytopathology. – 1982. – Vol. 20. – P. 93–117.
153. Eenink A. H. Genetics of host-parasite relationships and the stability of resistance // Induced Mutations Against Plant Diseases: Proc. Symp. (Vienna, 31 Yanuary – 4 February 1977). – Vienna, 1977. – P. 47–57.
154. Jensen N. F. Inter-varietal diversification in oat breeding // Agron. J. – 1952. – Vol. 44. – P. 30–34.
155. Фишбек Дж. Новые направления в селекции на резистентность к патогенам // Генетические ресурсы и селекция растений на устойчивость к болезням и абиотическим факторам среды: Материалы IX конгр. ЕУКАРПИА (Ленинград, 16–20 сент. 1980). – Л., 1981. – С. 37–48.
156. Meinel A., Unger O. Breeding aspects of partial resistance to airborne pathogens in wheat // Chech. J. Genet. Plant Breed. – 1998. – Vol. 34. – P. 103–106.
157. Bennett F. G. A., Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes // Plant Pathol. – 1984. – Vol. 33, N 3. – P. 279–300.
158. Green G. J., Campbell A. B. Wheat cultivars resistant to *Puccinia graminis tritici* in Western Canada: their development, performance and economic value // Can. J. Plant. Pathol. – 1979. – Vol. 1. – P. 3–11.
159. Hare R. A., McIntosh R. A. Genetic and cytogenetic analysis of durable adult plant resistance in Hope end related cultivars to wheat rust // Z. Pflanzenzucht. – 1979. – Bd. 83, N 2. – P. 350–367.
160. Johnson R. A critical analysis of durable resistance // Ann. Rev. Phytopathology. – 1984. – Vol. 22. – P. 309–330.
161. Donchev N. On the origin, genetic diversity and importance of the adult-plant resistance in wheat towards leaf rust // VI Europ. Medit. Cereal Rust Conf. France. – 1984. – P. 55–59.
162. Смирнова Л. А. Влияние неспецифической устойчивости сорта Безостая 1 на проявление патогенных свойств гриба *Puccinia triticina* Erikss. // Микология и фитопатология. – 1978. – Т. 12, № 4. – С. 301–305.
163. Бадденхаген И. У. Теоретические и практические аспекты селекции на толерантность // Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость. – М., 1984. – С. 209–224.
164. Scott P. R., Hollins T. W. Take – all // Plant Breed. Inst. Cambridge Annual. Rep., 1978. – 1979. – P. 153–154.
165. Луканчева А. Г. Видовая специфичность рода *Triticum* L. По отношению к бурой ржавчине и другим грибным болезням в условиях Пензенской области // Сб. науч. работ Саратовского сельскохозяйственного института. – 1978. – Вып. 110. – С. 101–108.
166. Ямалеев А. М., Долотовский И. М., Хайруллин Р. М. Устойчивость разных видов пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе // Селекция и семеновод. – 1991. – № 2. – С. 17–18.
167. Tomar S. M. S., Kochumadhavan M., Nambisan P. N. Evaluation and utilization of diploid species of wheat // Wheat Inf. Serv. – 1988. – N 67. – P. 9–10.
168. Пеуша Х., Шнайдер Т. Скрещиваемость мягкой пшеницы с близкородственными видами // Известия АН ЭССР. Биол. науки. – 1983. – Т. 32, № 4. – С. 241–244.
169. Скурыгина Н. А. Пополнение запаса генов устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе за счет интрогрессивной гибридизации с тетраплоидными видами (*T. timopheevii*, *T. dicoccum*, *T. persicum*) // Роль отдаленной гибридизации и эволюции в селекции пшеницы: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Тбилиси, 16–20 июня 1985). – Тбилиси, 1985. – С. 54.
170. Tomerlin J. R., El-Morshidy M. A., Moseman J. G., Baenziger P. S., Kimber G. Resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, and *Septoria nodorum* in wild *Triticum* species // Plant Dis. – 1984. – Vol. 68, N 1. – P. 10–13.

171. Anker C. C., Buntjer J. B., Niks R. E. Morphological and molecular characterisation confirm that *Triticum monococcum* s. s. is resistant to wheat leaf rust // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 103, N 6/7. – P. 1093–1198.

172. Sawhney R. N., Goel L. B. Stem rust resistance in accesions of *Triticum timopheevii* and *Triticum aestivum* lines with resistance from timopheevii // Wheat Inf. Serv. – 1979. – N 50. – P. 56–58.

173. Knott D. R. The transfer of chromosome 2D to an A or B genome chromosome in wheat (*Triticum aestivum*) // Canad. J. Genet. Cytol. – 1981. – Vol. 23, N 4. – P. 655–669.

174. Кривченко В. И. Селекция растений на устойчивость к болезням и проблема доноров // Генетические ресурсы и селекция растений на устойчивость к болезням и абиотическим факторам среды: Материалы IX конгр. ЕУКАРПИА (Ленинград, 16–20 сент. 1980). – Л., 1981. – С. 85–97.

175. Blüthner W. D., Foltys E., Schuster M. Characterisation of wheat lines with mildew resistance from diploid wheat // Eighth European and Mediterranean Cereal Rusts and Mildew Conference (Weihenstephan, 8–11 Sep. 1992). Vortraege fuer Pflanzenzüchtung. – 1992. – Bd. 24. – S. 207.

176. Страхов Т. Д., Ярошенко Т. В., Федосеева З. Н. Вопросы патогенеза и иммуногенеза головневых заболеваний зерновых культур. – Харьков, 1981. – 176 с.

177. Максимов И. В. Изучение факторов устойчивости пшеницы и эгилонса к септориозу // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1994. – 21 с.

178. Шаймярдянов Н. А., Коновалов Ю. Характеристика исходного материала для селекции мягкой яровой пшеницы на устойчивость к септориозу // Изв. Тимирязев. с.-х. акад. – 1990. – № 2. – С. 39–45.

179. Ma H., Hughes G. R. Resistance to *Septoria nodorum* blotch in several *Triticum* species // Euphytica. – 1993. – Vol. 70, N 1-2. – P. 151–157.

180. Шаймярдянов Н. А. Устойчивость видов пшеницы к *Septoria nodorum* Berk. // Изв. Тимирязев. с.-х. акад. – 1989. – № 6. – С. 188–192.

181. Scharen A. L., Eyal Z. Measurement of quantitative resistance to *Septoria nodorum* in wheat // Plant Dis. – 1980. – Vol. 64, N 5. – P. 492–496.

182. Krupinsky J. M., Craddock J. C., Scharen A. L. Septoria resistance in wheat // Plant Dis. Rep. – 1977. – Vol. 61, N 8. – P. 632–636.

183. Панайотов И., Тодоров И. Проучване на източниците за устойчивост на кафяра и черна ръжда и брашнеста мана в подсемейство *Triticinae* // Генет. и селекция (Болгария). – 1979. – Т. 12, № 5. – С. 366–377.

184. Gill B. S., Sharma H. S., Raupp W. J., Browder L. E., Hatchett J. H., Harvey T. L., Moseman J. G., Weines J. G. Evaluation of *Aegilops* species for resistance to wheat powdery mildew, wheat leaf rust, Hessian fly and greenbug // Plant Diseases. – 1985. – Vol. 69, N 4. – P. 314–316.

185. Negulescu F., Ionescu-Cojocaru M., Tusa C., Piryn T., Capetti E., Gheorgies C., Schmidt E. Cercetari privind comportarea unor specii ale genului *Triticum* la principalele boli // Probl. genet. tear. si apl. – 1978. – Vol. 10, N 6. – P. 549–570.

186. Григорьева О. Г. Источники иммунитета видов пшеницы к возбудителям ржавчинных заболеваний [бурая и стеблевая ржавчины] // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. – 1977. – Т. 58, вып. 3. – С. 68–71.

187. Dhaliwal H. S., Gill K. S. Screening and utilization of wild – wheat germplasm for rust resistance // Wheat Inf. Serv. – 1982. – N 54. – P. 39–42.

188. Hanusova R. Powdery mildew resistance of wheat cultivars with 1B/1R translocation/substitution // Vort. Pflanzenzüchtg. – 1992. – Bd. 24. – S. 237–238.

189. Ren S. X., McIntosh R. A., Lu Z. J. Genetic suppression of the cereal rye-derived gene Pm8 in wheat // Euphytica. – 1997. – Vol. 93. – P. 353–360.

190. Littlejohn G. M., Pienaar R. de V. Thinopyrum distichum addition lines: production, morphological and cytological characterisation of 11 disomic addition lines and stable addition-substitution line // Theor. Appl. Genet. – 1995. – Vol. 90. – P. 33–42.

191. Marais G. F., Marais A. The assignment of a *Thinopyrum distichum* (Thunb.) Love – derived translocation to the long arm of chromosome 7D using endopeptidase polymorphisms // Theor. Appl. Genet. – 1990. – Vol. 79. – P. 182–186.



## Глава 9

### АНЕУПЛОИДИЯ В ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ПШЕНИЦЫ

Анеуплоидия – явление, при котором клетки организма содержат число хромосом, не кратное типичному гаплоидному (одинарному) набору. Как правило, анеуплоиды возникают в результате таких нарушений мейоза, как потеря отдельных хромосом в анафазе, нерасхождение одной или нескольких хромосом, ведущее к образованию ядра с гипо- либо гетероплоидным числом хромосом, многополюсные митозы с неправильным расхождением хромосом по дочерним клеткам, что приводит к возникновению множественных анеуплоидных ядер.

Впервые анеуплоидные растения стали объектом исследования, когда были обнаружены трисомики у дурмана (*Datura stramonium*). Первые моносомные линии были созданы у *Nicotiana tabacum* [1]. Но еще до получения первых моносомных линий многие исследователи обратили внимание на то, что у гексаплоидной пшеницы появляются растения с числом хромосом, отклоняющимся от нормы [2–4].

В 1936 г. американский ученый Э. Сирс начал работу по получению ржано-пшеничных гибридов. В своей работе он использовал мягкую пшеницу Чайниз Спринг, которая характеризовалась хорошей скрещиваемостью с рожью. Он получил два пшеничных гаплоида. В потомстве одного из них при опылении пшеницей возникли моносомики и трисомики. Хорошим источником получения моносомиков и трисомиков стал возникший нуллисомик по хромосоме 3В, обладающий частичным асинаписом. Это и послужило началом создания серий анеуплоидных линий у данного сорта. Э. Сирс создал и подробно описал полные нули-, моно-, три- и тетрасомные серии у пшеницы сорта Чайниз Спринг, которые стали стандартом для цитогенетических исследований мягкой пшеницы [5, 6].

Успешное развитие исследований с использованием анеуплоидов способствовало созданию моносомных серий у овса, моносомных, трисомных и тетрасомных серий у хлопчатника и различных типов анеуплоидов у томатов, картофеля, подсолнечника и др. [7–11].

В 1967 г. в Кембридже в Институте селекции растений состоялась конференция, посвященная созданию Европейского объединения по анеуплоидии пшеницы (EWAC), главная задача которого заключалась в определении состояния работы по анеуплоидии пшеницы с целью дальнейшей ее координации. Было принято решение о создании полных моносомных серий и серий с межсортовым замещением хромосом у лучших адаптированных современных сортов пшеницы.

К 1984 г. в 17 странах Европы более чем у 45 сортов пшеницы были созданы серии анеуплоидных линий и проведена большая работа по межсортовому и чужеродному замещению хромосом.



Применение методов анеуплоидного анализа, разработанных Э. Сирсом, сделало мягкую пшеницу одной из наиболее исследованных в генетическом отношении культур. Эти методы оказались более эффективными в изучении частной генетики пшеницы, чем применение обычного гибридологического анализа, поскольку позволили проводить установление генетической функции отдельных хромосом, локализовывать гены, контролирующие развитие различных признаков. Общий каталог локализации генов пшеницы создан и ежегодно пополняется [12]. Генетический фонд анеуплоидов пшеницы в настоящее время сохраняется в трех основных коллекциях: Institute of Plant Science Research (IPSR, Norwich), Cambridge Laboratory of IPSR (Cambridge), Institute of Genetics and Crop Plant Research (Gatersleben).

Создание анеуплоидных линий открыло новый путь в изучении и целенаправленном преобразовании генотипов, что имело огромное значение для практической селекции [13, 14]. Наибольшее распространение в генетических исследованиях получили моносомы, которые обладают достаточно высокой жизнеспособностью и фертильностью по сравнению с нуллисомными растениями [15]. Использование моносомных линий позволяет получать информацию о генетическом вкладе в развитие определенного признака отдельных хромосом с учетом доминантных и ингибирующих эффектов генов [16–19]. Исключение определенной части генетической информации в цепи ген–признак вызывает изменения в протекании физиолого-биохимических реакций и тем самым приводит к различиям в характере проявления признака. Если моносомия вызывает снижение показателя признака – следовательно, в отсутствующей хромосоме расположены гены с доминантными и дозовыми эффектами. Плюс-эффект в фенотипическом проявлении признака у моносомного растения предполагает наличие в отсутствующей хромосоме генов с ингибирующим эффектом.

Многочисленные исследования, проведенные с помощью анеуплоидного анализа, посвящены локализации генов, контролирующих формирование хозяйственно важных признаков [12, 20–22]. Использование моносомного анализа способствовало получению данных о генах, контролирующих восстановление фертильности, устойчивость к заболеваниям; генетическом контроле хозяйственно ценных признаков и передаче желаемых свойств от одного сорта к другому [23–27]. Благодаря анеуплоидии были разработаны методы межсортового и чужеродного замещения хромосом, что послужило основой направленной хромосомной инженерии растений.

### **9.1. Создание серии моносомных линий пшеницы Опал**

Новые серии моносомных линий создаются для наиболее приспособленных к определенным климатическим условиям сортов, а также для тех, по которым в дальнейшем предполагается создание замещенных линий. В 1967 г. сотрудниками лаборатории гетерозиса и генетики количественных признаков Института генетики и цитологии НАН Беларуси от Эрнеста Сирса была получена полная серия моносомных линий Ч. Спринг и начата работа по созданию собственной серии моносомных линий у яровой короткостебельной пшеницы Опал [28, 29].

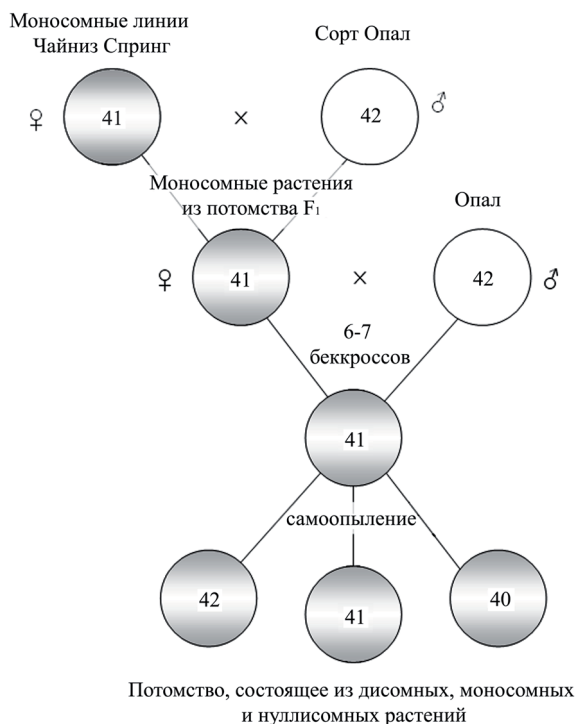


Рис. 9.1. Схема создания новой серии моносомных линий у яровой пшеницы Опал на основе моносомиков Чайниз Спринг

генотипа. Полученное в 6-м беккроссе потомство теоретически на 98% идентично отцовскому сорту. Унивалентная хромосома, как правило, остается идентичной материнскому сорту, поскольку она была лишена возможности конъюгировать в мейозе, и кроссинговер в ней не имел места.

Работа по созданию новой серии моносомных линий Опал (рис. 9.2) проходила под постоянным цитологическим контролем количества хромосом в клетках каждого растения, так как моносомные растения при благоприятных условиях выращивания не отличаются от дисомных по фенотипу. В некоторых случаях при создании моносомных или замещенных линий удастся определить маркерные гены, которые облегчают выделение анеуплоидных растений [30], однако их статус также должен подтверждаться путем подсчета хромосом в метафазной стадии митоза.

**Смена и «переключение» унивалента.** При использовании методов анеуплоидии первостепенное значение имеет сохранение идентичности специфического унивалента от поколения к поколению. Поэтому работа по созданию новых моносомных серий и замещенных линий должна сопровождаться не только постоянным цитологическим контролем для выделения моносомных растений, но и тщательным цитологическим изучением мейоза у гибридов F<sub>1</sub> и поколений беккроссов. Это вызвано нарушениями в протекании мейоза – образованием

Моносомные линии сорта Опал получали путем возвратных скрещиваний с каждым из моносомиков Чайниз Спринг. Работа велась по схеме (рис. 9.1):

1. Растения Ч. Спринг, моносомные по каждой из 21 хромосом, скрещивали с сортом Опал. Моносомные растения использовали в качестве материнской формы. В потомстве получили растения 2 типов – моносомные ( $2n - 1 = 41$ ) и дисомные ( $2n = 42$ ) по данной хромосоме.

2. Отобранные путем цитологического анализа моносомные растения всех линий скрещивали вновь с сортом Опал, т. е. осуществили первое возвратное скрещивание, или первый беккросс. Потомство – смешанное.

3. Моносомные растения в каждом поколении скрещивали повторно с тем же сортом не менее 6 раз до воссоздания отцовского



Рис. 9.2. Серия моносомных линий у яровой пшеницы Опал

десинаптических клеток, палочковидных бивалентов, уменьшением числа хиазм на бивалент, отставанием хромосом и др., в результате которых могут возникать дополнительные униваленты, приводящие к «смене» унивалента (*univalent shift*) или к его переключению (*univalent switch*) [31].

Хотя частоты смены и переключения унивалента невелики, пренебрегать ими не следует, поскольку это может привести к искажению результатов и потере отдельных линий.

Возможность смены унивалента впервые подтверждена и описана С. Person [32]. Он обнаружил в мейозе у некоторых моносомных гибридов  $F_1$  образование более чем одного унивалента. Большинство метафазных пластинок у моносомных растений из  $F_1$  вместо ожидаемых 20 бивалентов и 1 унивалента содержали 19 бивалентов и 3 унивалента. Случайное распределение этих трех унивалентов приводило к тому, что у некоторых 41-хромосомных потомков  $F_1$  в моносомном состоянии оказывалась иная хромосома.

Другими исследователями также были обнаружены факты *univalent shift* и *univalent switch*, которые приводили не только к смене унивалентной хромосомы, но и возникновению новых типов анеуплоидов (двойных моносомиков) [33].

Впоследствии было установлено, что нарушения мейоза возникают чаще на гетерозиготном уровне. По мере снижения гетерозиготности в системе возвратных скрещиваний мейоз становится более регулярным [34, 35]. Стабилизация в мейозе также в значительной степени зависит от генотипа исходного материала [36, 37]. Если кариотип сорта Чайниз Спринг считать неизменным, то по отношению к нему некоторые сорта имеют ряд отклонений (транслокации, инверсии). При использовании таких сортов в работе по получению моносомных или замещенных линий восстановление генетической гомозиготности будет задерживаться.

Проверку на смену унивалента проводят путем скрещивания моносомных растений с соответствующими дителоцентриками. Наличие в потомстве такого

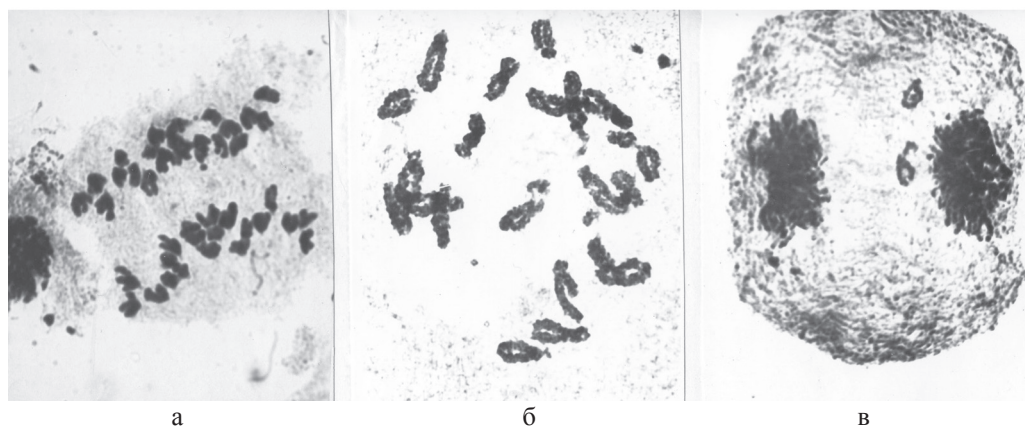


Рис. 9.3. Поведение хромосом в мейозе: а – нормальное расхождение; б, в – образование гетероморфного бивалента (есть смена унивалента)

скрещивания растений, имеющих в мейозе 19 бивалентов, один унивалент и одну гетероморфную пару вместо 20 бивалентов и одной телоцентрической хромосомы, свидетельствует о смене унивалента (рис. 9.3).

Скрещивать сорта с моносомными линиями следует в достаточном количестве, чтобы в случае обнаружения смены унивалента иметь резерв семян. Если при создании моносомных линий идентификация моносом проводится в мейозе, следует строго выбраковывать все сомнительные растения.

Причиной переключения унивалента является участие в образовании 41-хромосомной зиготы 20-хромосомной отцовской гаметы при использовании моносомных донорских растений. В результате 41-хромосомная зигота по количеству хромосом не отличается от зиготы, образованной при оплодотворении 20-хромосомной яйцеклетки нормальным спермием с 21 хромосомой. Но у такого моносомика замещающая хромосома принадлежит не к донорской, а к реципиентной форме.

Чтобы избежать переключения унивалента, в качестве отцовского компонента при беккроссах используют не моносомные гибриды, а дисомные от самоопыления моносомиков. В таком случае удастся избежать переключения унивалента, но вдвое удлинится время выполнения программы по замещению, так как после каждого поколения насыщения следует самоопыление выделенных моносомных гибридов и отбор дисомных растений [27].

При создании серии моносомных линий у сорта Опал проведено изучение всех линий на смену унивалента путем анализа процесса мейоза у гибридов  $F_1$ , полученных в беккроссах с дителоцентрическими линиями Чайниз Спринг. В результате смена унивалента была обнаружена среди отдельных растений четырех линий – 5А, 3В, 5D и 6D, у которых в метафазе 1 мейоза наблюдались 19 нормальных бивалентов, один гетероморфный бивалент и целая унивалентная хромосома вместо 20 нормальных бивалентов и одного телоцентрического унивалента. Данные растения были исключены из работы.

**Частота функционирующих 20- и 21-хромосомных мужских и женских гамет.** Работа с использованием моносомиков осложняется тем, что при раз-

множении путем самоопыления у моносомиков формируется два типа мужских и женских гамет (с 20 и 21 хромосомами), а потомство расщепляется на 40-, 41- и 42-хромосомные растения. Выход анеуплоидных растений зависит от частоты функционирующих 20- и 21-хромосомных как женских, так и мужских гамет. Процент передачи мужских и женских гамет с нехватками (20-хромосомных) можно определить по самоопыляющимся моносомикам либо по результатам реципрокных скрещиваний с дисомиками.

Э. Сирс в ранних исследованиях по получению и изучению анеуплоидов у пшеницы установил, что у пяти различных моносомных линий сорта Чайниз Спринг через материнское растение передавалось от 70 до 81% 20-хромосомных гамет. Среднее арифметическое этой величины было принято за стандарт и использовалось при оценке ожидаемого потомства при самоопылении моносомика. На основании данных о частоте возникновения нуллисомиков в различных моносомных линиях подсчитано, что передача моносомического состояния через отцовскую форму в среднем составляет 4%, а частота появления моно-, ди- и нуллисомиков в потомстве самоопыленного моносомика – 73, 24, 3% соответственно [5, 38]. Однако дальнейшие исследования показали, что передача моносомического состояния может значительно отклоняться от теоретически ожидаемого.

В нашем эксперименте для изучения частоты функционирующих 20- и 21-хромосомных мужских и женских гамет у анеуплоидов Чайниз Спринг были проведены реципрокные скрещивания моносомных линий Ч. Спринг с яровой пшеницей Опал [39, 40, 41]. Исследования показали, что процент передачи моносомического состояния через материнскую форму неодинаков в различных линиях и колеблется *при самоопылении* от 51 (4A) до 75,9% (3A), а в *реципрокных скрещиваниях* – от 41,7 (6D) до 90,9% (3A) (табл. 9.1). Моносомные линии 7A, 4B, 7B, 3D, 6D дали после самоопыления более высокую частоту моносомиков, чем при использовании их в качестве материнских форм в межсортовых скрещиваниях, что и следовало ожидать, поскольку при самоопылении в формировании зародыша участвуют кроме материнских 20-хромосомные отцовские гаметы. Однако в линиях 2A, 3A, 4A, 6A, 1B, 2B и 4D частота появления моносомиков была ниже при самоопылении.

Частоту функционирующих 20-хромосомных мужских гамет определяли путем скрещивания сорт Опал × моносомная линия, где в образовании моносомиков принимали участие только отцовские 20-хромосомные гаметы (табл. 9.1). Полученные данные свидетельствуют о довольно высоком проценте передачи моносомического состояния – в отдельных линиях его величина достигает 20–26% (4A, 1B, 3B, 5B, 6B, 3D, 6D).

О частоте функционирующих 20-хромосомных отцовских гамет в некоторой степени свидетельствуют данные по выходу нуллисомиков в потомстве самоопыленных моносомиков. В некоторых линиях этот показатель достигает 7–11% (2A, 7A, 1B, 5B, 5D), но эти цифры, вероятно, занижены, так как 40-хромосомные зародыши имеют пониженную жизнеспособность. В общем, по геномам наибольшая частота появления нуллисомных растений наблюдалась у D-линий (11,2%).



**Таблица 9.1. Частота нулли-, моно- и дисомиков в потомстве  
самоопыленных моносомиков и реципрокных скрещиваний с сортом Опал**

Линия	Вариант скрещивания	40-хромосомные	41-хромосомные	42-хромосомные	43-хромосомные
1А	Моно-ЧС × Опал	—	72,7	27,3	—
	Опал × Моно-ЧС	—	14,3	85,7	—
	Самоопыление Моно-ЧС	—	72,7	27,3	—
2А	Самоопыление Моно-ЧС	—	81,0	14,3	4,7
	Опал × Моно-ЧС	9,5	66,7	23,8	—
3А	Моно-ЧС × Опал	—	90,9	9,1	—
	Опал × Моно-ЧС	3,4	—	100,0	—
	Самоопыление	—	75,9	20,7	—
4А	Моно-ЧС × Опал	—	85,7	14,3	—
	Опал × Моно-ЧС	2,0	21,4	78,6	—
	Самоопыление	—	51,0	45,0	2,0
5А	Моно-ЧС × Опал	—	70,0	30,0	—
	Опал × Моно-ЧС	2,1	4,8	95,2	—
	Самоопыление	—	70,2	27,7	—
6А	Моно-ЧС × Опал	—	75,0	25,0	—
	Опал × Моно-ЧС	2,9	8,7	91,3	—
	Самоопыление	—	61,8	35,3	—
7А	Моно-ЧС × Опал	—	43,8	56,2	—
	Опал × Моно-ЧС	7,5	8,3	91,7	—
	Самоопыление	—	72,5	20,0	—
<i>В среднем по геному А</i>					
	Моно-линии × Опал	—	73,2	26,8	—
	Опал × Моно-линии	—	11,7	88,3	—
	Самоопыление	3,3	66,0	30,3	0,4
1В	Моно-ЧС × Опал	—	66,7	33,3	—
	Опал × Моно-ЧС	—	21,4	78,6	—
	Самоопыление	9,1	59,1	31,8	—
2В	Моно-ЧС × Опал	—	60,0	40,0	—
	Опал × Моно-ЧС	—	14,3	85,7	—
	Самоопыление	2,0	51,0	45,0	2,0
3В	Моно-ЧС × Опал	—	61,5	38,5	—
	Опал × Моно-ЧС	—	20,5	79,5	—
	Самоопыление	5,7	65,7	28,6	—
4В	Моно-ЧС × Опал	—	60,0	40,0	—
	Опал × Моно-ЧС	—	9,3	91,7	—
	Самоопыление	2,6	69,2	28,2	—
5В	Моно-ЧС × Опал	—	66,7	33,3	—
	Опал × Моно-ЧС	—	26,1	73,9	—
	Самоопыление	7,9	66,7	25,4	—
6В	Моно-ЧС × Опал	—	68,8	31,2	—
	Опал × Моно-ЧС	—	26,1	73,9	—
	Самоопыление	3,1	67,7	29,2	—



Продолжение табл. 9.1

Линия	Вариант скрещивания	40-хромо- сомные	41-хромо- сомные	42-хромо- сомные	43-хромо- сомные
7В	Моно-ЧС × Опал	–	60,0	40,0	–
	Опал × Моно-ЧС	–	8,7	91,3	–
	Самоопыление	3,8	71,2	25,0	–
<i>В среднем по геному В</i>					
	Моно-линии × Опал	–	63,7	36,3	–
	Опал × Моно-линии	–	15,7	84,3	–
	Самоопыление	4,6	64,8	30,3	0,3
1D	Моно-ЧС × Опал	–	64,3	35,7	–
	Опал × Моно-ЧС	–	10,0	90,0	–
	Самоопыление	–	68,0	32,0	–
2D	Моно-ЧС × Опал	–	57,1	42,9	–
	Опал × Моно-ЧС	–	14,3	85,7	–
	Самоопыление	2,3	61,4	36,3	–
3D	Моно-ЧС × Опал	–	47,6	52,4	–
	Опал × Моно-ЧС	–	26,3	73,7	–
	Самоопыление	11,9	64,3	23,8	–
4D	Моно-ЧС × Опал	–	63,2	36,8	–
	Опал × Моно-ЧС	–	5,3	94,7	–
	Самоопыление	1,8	56,4	41,8	–
5D	Моно-ЧС × Опал	–	60,	40,0	–
	Опал × Моно-ЧС	–	–	100,0	–
	Самоопыление	–	55,0	45,0	–
6D	Моно-ЧС × Опал	–	41,7	58,3	–
	Опал × Моно-ЧС	–	25,0	75,0	–
	Самоопыление	6,6	60,7	32,7	–
7D	Моно-ЧС × Опал	–	66,7	33,3	–
	Самоопыление	5,2	62,1	32,7	–
<i>В среднем по геному D</i>					
	Моно-линии × Опал	–	56,7	43,3	–
	Опал × Моно-линии	11,7	11,7	88,3	–
	Самоопыление	3,8	60,8	35,4	–

Таким образом, частота функционирующих 20-хромосомных материнских и отцовских гамет неодинакова, зависит от генотипа линии и может значительно отклоняться от стандартной 75%-ной передачи через материнское и 4%-ной через отцовское растение.

## 9.2. Генетическая функция отдельных хромосом в проявлении хозяйственно ценных признаков

Наиболее полно у пшеницы изучены качественные признаки, поскольку каждый ген, контролирующей такой признак, обладает видимым фенотипическим проявлением. Анализ количественных признаков осложняется полигенным характером их наследования. Многочисленные данные свидетельствуют о том,

что почти все хромосомы включаются в определение большинства количественных признаков. Вследствие аллоплоидной генетической структуры гексаплоидной пшеницы часто основные количественные признаки контролируются главными генами и генами с незначительным эффектом, различающимися по числу и локализации в хромосомах [42, 43]. Кроме того, на проявление таких признаков, как урожайность, высота растения и др., могут оказывать влияние эффект генных взаимодействий и специфические условия внешней среды. Хотя фенотипические изменения у моносомных растений по сравнению с дисомными должны быть в первую очередь отнесены непосредственно на счет генов отсутствующей хромосомы, они могут быть обусловлены также теми последствиями, которые косвенно возникают в клетке в результате исключения целой хромосомы, несущей значительную генетическую информацию.

Изучение серии моносомных линий Опал в контрастных условиях различных лет выращивания позволило выявить влияние каждой хромосомы на проявление ряда хозяйственных признаков.

**Высота растения.** Значимый вклад в формирование урожая вносит стебель как фотосинтетически активный орган, а также орган временного запаса веществ. Изучение характера проявления этого признака важно, поскольку позволяет характеризовать генотипы на устойчивость к полеганию [44], так как при высокой густоте стояния в условиях орошения длинностебельные пшеницы обладают слабостью тканей в нижнем междоузлии. Лелли [45] отмечал, что с укорочением стебля нагрузка на нижнее междоузлие уменьшается, поэтому очень высокая устойчивость к полеганию может быть получена только у короткостебельных пшениц. Принято считать, что полукарликовые сорта используют большую часть питательных веществ на образование зерна в колосе, чем длинностебельные пшеницы, а их продуктивность остается эффективной даже в условиях орошения при густом стеблестое за счет устойчивости к полеганию, поэтому урожай таких форм возрастает по сравнению с урожаем длинностебельных сортов. С другой стороны, в результате уменьшения длины стебля и междоузлий уменьшается и ассимиляционная поверхность, размер которой не может быть безразличен с точки зрения урожайного потенциала. Однако большая биомасса зерновок у высокорослых пшениц часто компенсируется увеличением их числа у полукарликов.

Моносомный анализ высоты растения осложняется тем, что отсутствие одной из хромосом может само по себе приводить к значительному снижению величины признака, поэтому трудно определить, чем в большей степени в каждом конкретном случае обусловлена низкорослость – аллельными различиями или моносомным состоянием как таковым. Эффект дозы хромосом может быть столь же значительным, а иногда даже большим, чем изучаемые межаллельные взаимодействия. Это накладывает определенные ограничения на метод моносомного анализа.

Анализ высоты растения у серии моносомных линий Опал и моносомный анализ  $F_2$  (Моно-ЧС  $\times$  Опал) подтвердили полигенный характер наследования этого признака – гены почти всех хромосом оказывают влияние на высоту рас-

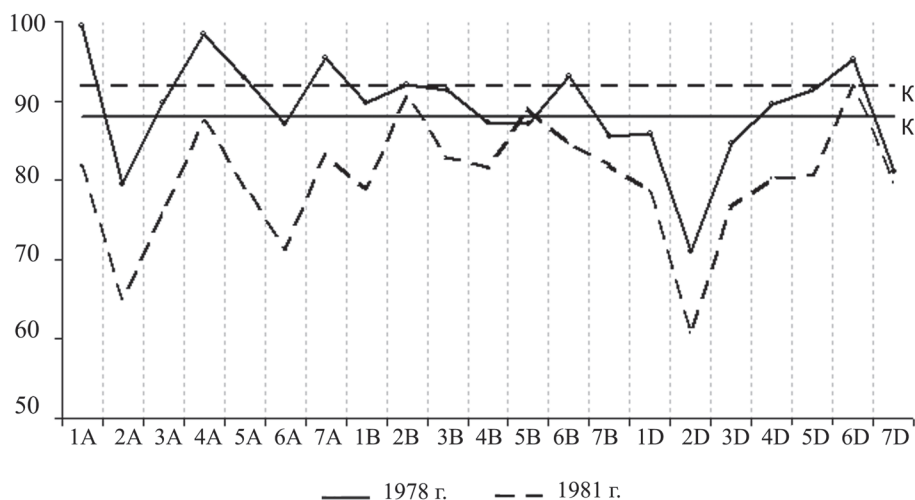


Рис. 9.4. Характеристика моносомных линий Опал по признаку высота растения (К – контроль)

тения сорта Опал. При этом влияние генов модифицируется условиями выращивания (рис. 9.4). Наиболее сильный «–» – эффект выявлен для хромосом 2А, 6А, 4В, 7В, 2D, 3D и 7D. Гены, локализованные на вышеперечисленных хромосомах, необходимо отнести к генам-промоторам высоты растения, поскольку, независимо от условий выращивания, нехватка одной из этих хромосом, приводящая к уменьшению дозы гена-промотора, вызывает резкое сокращение высоты у моносомных растений. Самым сильным эффектом обладают гены, локализованные на хромосомах 2А и 2D. Отсутствие одного из гомологов этих хромосом вызывало в разные годы сокращение высоты на 15,3 – 29,6% (2А) и 24,4 – 31,3% (2D).

Действие хромосом 3А, 5А, 1В, 3В, 6В, 5D модифицируется условиями выращивания.

**Число и длина междоузлий.** Ряд исследователей установили, что короткостебельность – следствие укорочения междоузлий, и в меньшей степени – уменьшение их числа. Значительные изменения роста в длину касаются отдельных междоузлий в разной степени. Изменение длины стебля происходит в основном за счет трех верхних междоузлий [46, 47].

В наших исследованиях, независимо от года, достоверное уменьшение числа междоузлий вызвала моносомия по хромосоме 3D. В условиях 1978 г. выявлено также существенное влияние хромосом 2В и 2D, а в 1981 г. – 3А, 6А, 6В и 6D. Нехватка по остальным хромосомам не сказалась на выраженности этого признака.

Гемизиготное состояние по большинству хромосом приводило к уменьшению длины верхнего междоузлия. И только у моносомиков 4А, 2В, 6D наблюдалось его незначительное увеличение.

Достоверный минус-эффект моносомии по признаку длина верхнего междоузлия проявился по хромосомам 2А, 3А, 6А, 6В, 2D, 3D, 4D, 5D (рис. 9.5). Можно предположить, что эти хромосомы являются носителями генов-промоторов данного признака.

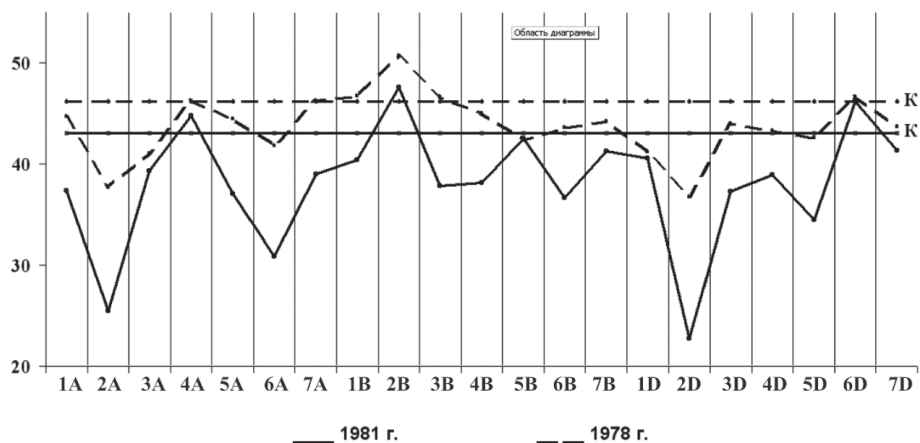


Рис. 9.5. Характеристика моносомных линий Опол по признаку длина верхнего (первого) междоузлия (К – контроль)

На длину второго междоузлия выявлено достоверное влияние хромосом 2A, 2D, 3D, 7D (уменьшение) и 6B (увеличение). Значительные различия по длине 3-го междоузлия установлены у линий 7B, 2D, 3D, 7D. Все эти линии имели более короткое междоузлие относительно контроля и ряда линий, что свидетельствует о локализации в данных хромосомах генов-промоторов этого признака.

Анализ данных показал, что в линиях 2A, 6A, 7B, 2D, 3D, 4D, 7D изменение длины отдельных междоузлий приводит к изменению общей высоты растения.

**Продуктивная кустистость.** Важным компонентом, слагающим урожай, является продуктивная кустистость, которая определяет число продуктивных колосьев и зависит от площади питания. Считается, что одной из причин снижения урожайности пшеницы является низкий уровень образования и выживания дополнительных побегов. Нормальный ход кущения способствует восстановлению стеблестоя при гибели главного побега. Однако образование поздних непродуктивных подгонов – негативная сторона кущения, так как боковые побеги конкурируют с главным за влагу и питание. Исходя из этого, важно характеризовать селекционный материал по признакам кустистости для определения их вклада в формирование продуктивности растения [48].

У всех моносомных линий, за исключением 4B, 5B, 6B и 6D, продуктивная кустистость была ниже контроля. Моносомные линии В генома, независимо от условий выращивания, стабильно характеризуются повышением продуктивной кустистости по сравнению с линиями А и D геномов.

Двухлетние испытания серии моносомных линий Опол позволили локализовать гены с наиболее сильным влиянием на данный признак на хромосомах 5A, 1B, 7B и 1D. Обнаружено также модифицирующее влияние хромосом 1A, 2A, 3A, 4A, 6A, 2B, 3B, 4B, 5B, 6B, 2D, 3D, 5D, 6D и 7D.

**Длина и ширина флагового листа.** Многочисленными исследованиями установлено, что способность растения развивать мощную листовую поверхность и иметь высокую фотосинтетическую активность является важным фак-

тором повышения продуктивности. Флаговый лист наряду с другими морфологическими структурами, расположенными выше верхнего узла, по мнению некоторых исследователей, играет важнейшую роль в накоплении и передаче максимального количества продуктов фотосинтеза к колосу. По данным F. S. Lupton [49], в определении веса зерна форма колоса участвует на 25%, в то время как верхняя часть стебля, флаг-лист и его влагалище – примерно на 75%. Высказывается мнение, что отбор по площади флагового листа в сочетании с другими компонентами урожая может привести к более полной реализации потенциала урожайности [50].

Исследование характера проявления признаков флаг-листа позволило выявить достоверные различия среди моносомных линий Опал [51, 52]. По длине флагового листа моносомики 1A, 5A, 2B, 5B, 6B, 5D существенно отличаются не только от сорта, но и от ряда других линий (рис. 9.6). Моносомик 1A высокодостоверно превосходит 14 линий, 5A – девять. Это дает основание считать, что в хромосомах 1A, 5A, 2B, 5B, 6B, 5D локализованы основные гены, контролирующие длину листовой пластинки у сорта Опал.

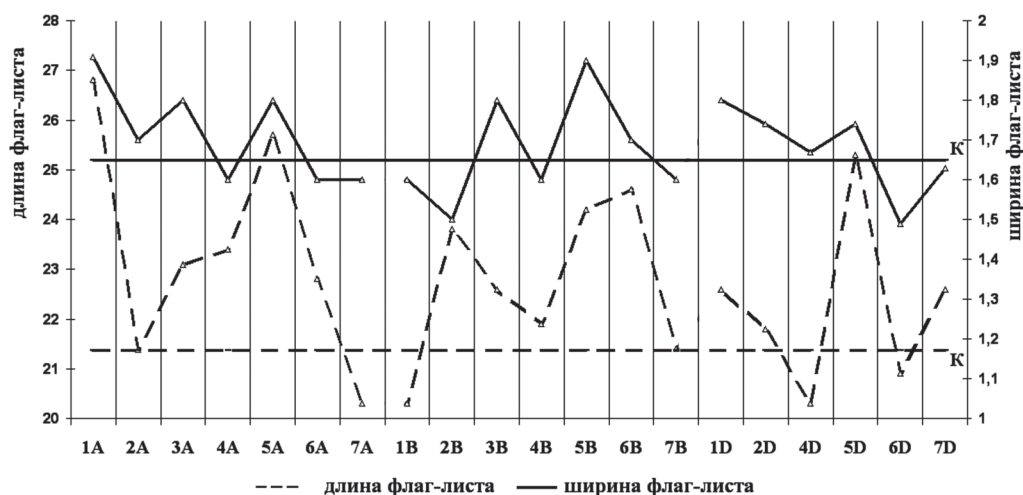


Рис. 9.6. Характеристика моносомных линий Опал по ширине и длине флагового листа (горизонтальные линии – контроль)

По ширине флагового листа достоверные различия с контролем отмечены для линий 1A, 3B, 5B (превышение), 6A, 2B, 6D (уменьшение). Моносомные растения 1A и 5B имели самую широкую листовую пластинку – 1,91 см, что достоверно шире по сравнению с 9 другими линиями.

Анализ длины и ширины листа показал, что гены хромосом 1A, 2B, 5B влияют как на длину, так и на ширину флагового листа. У моносомиков 1A, 5B наблюдается увеличение обоих показателей.

**Устьичный аппарат** играет важную роль в жизнедеятельности растений, поскольку обеспечивает эффективность транспирации и процесса фотосинтеза. Исследования позволили установить, что наибольший эффект на частоту и размеры

**Таблица 9.2. Характеристика моносомных линий Опал  
по частоте и размерам устьиц в сравнении с исходным сортом**

Линия	Частота		Длина		Ширина	
	$x \pm s_x$	$\pm d$	$x \pm s_x$	$\pm d$	$x \pm s_x$	$\pm d$
1A	35,98±1,05	-1,9	2,6±0,04	-0,15*	1,41±0,05	-0,09
2A	39,59±1,38	+1,7	2,66±0,07	-0,09	1,36±0,03	-0,14
3A	38,63±1,22	+0,7	2,45±0,09	-0,3**	1,42±0,04	-0,08
4A	39,43±1,24	+1,5	2,61±0,04	-0,14*	1,38±0,03	-0,12*
5A	38,18±1,74	+0,2	2,53±0,1	-0,22*	1,49±0,08	-0,01
6A	39,43±1,85	+1,5	2,72±0,06	-0,03	1,40±0,05	-0,10
7A	41,13±1,26	+3,3*	2,62±0,08	-0,13	1,28±0,02	-0,22**
1B	38,41±1,59	+0,5	2,53±0,05	-0,22**	1,44±0,04	-0,06
2B	37,63±0,6	-0,3	2,75±0,01	0	1,5±0,11	0
3B	35,74±2,17	-2,2	2,56±0,1	-0,19	1,53±0,04	+0,03
4B	37,91±1,41	0	2,71±0,07	-0,04	1,4±0,04	-0,10
5B	35,63±1,54	-2,3	2,59±0,05	-0,16*	1,43±0,03	-0,07
6B	34,07±1,4	-3,8*	2,64±0,07	-0,11	1,48±0,04	-0,02
7B	36,58±2,24	-1,3	2,6±0,07	-0,15	1,5±0,05	0
1D	35,7±1,63	-2,2	2,62±0,06	-0,13	1,56±0,05	+0,06
2D	36,3±1,14	-1,9	2,62±0,11	-0,13	1,59±0,13	+0,09
4D	41,99±1,18	+4,1**	2,68±0,09	-0,07	1,37±0,03	-0,13*
5D	36,91±0,95	-1,0	2,65±0,12	-0,10	1,49±0,03	-0,01
6D	39,93±0,38	+2,0	2,58±0,06	-0,17*	1,31±0,04	-0,19**
7D	40,48±1,37	+2,6	2,36±0,07	-0,39**	1,48±0,08	-0,02
Контроль	37,92±0,82		2,75±0,05		1,5±0,04	

\*  $P < 0,05$ .

\*\*  $P < 0,01$ .

устьиц оказывают гены хромосом 7A, 6B, 4D, так как частота устьиц у моносомиков этих линий с высокой достоверностью отличается от контроля (табл. 9.2) [53].

Кроме того, линии 5B и 7D достоверно отличаются от многих других линий. Гены этих хромосом, вероятно, также контролируют частоту устьиц. В линиях 4D и 7D наблюдалось значительное увеличение частоты устьиц по сравнению с другими линиями и контролем, а у моносомика 5B – уменьшение.

По длине замыкающих клеток линии 5A, 5B, 7D достоверно отличались от контроля, имея значительно меньшую длину устьиц. Наибольший эффект проявляют гены хромосомы 7D. Гены, локализованные на хромосомах 1A, 3A, 4A, 1B, 6D, также оказывают опосредованное влияние на характер проявления данного признака.

При анализе ширины устьиц определены хромосомы 4A, 7A, 4D и 6D, гены которых оказывают значительное влияние на этот признак – соответствующие моносомики имеют более узкие устьица.

Сравнительная оценка моносомных линий Опал позволила выделить хромосомы 3B и 1D, гены которых также контролируют ширину устьиц, обеспечивая увеличение последних в сравнении с контролем и другими линиями.



*Длина колоса* относится к признакам с высокой наследуемостью. Высказывается мнение об эффективности отбора по этому признаку в ранних поколениях [54].

В нашем эксперименте в условиях 1978 г. большинство линий имели главный колос достоверно длиннее контроля, а в 1981 г., напротив, короче (табл. 9.3, рис. 9.7). Почвенные и климатические условия двух лет испытаний были контрастными, что объясняет реакцию моносомиков.

При различных условиях вегетации достоверный минус-эффект по данному признаку проявился у линий 7A, 1B, 4B, 6B, 1D, 2D, 4D. Максимальное отклонение от контроля наблюдалось у линии 4B. Видимо, в вышеперечисленных хромосомах расположены главные гены, определяющие длину колоса. Действие хромосом 2A, 3A, 4A, 5A, 6A, 2B, 5B, 3D, 5D находится под влиянием условий.

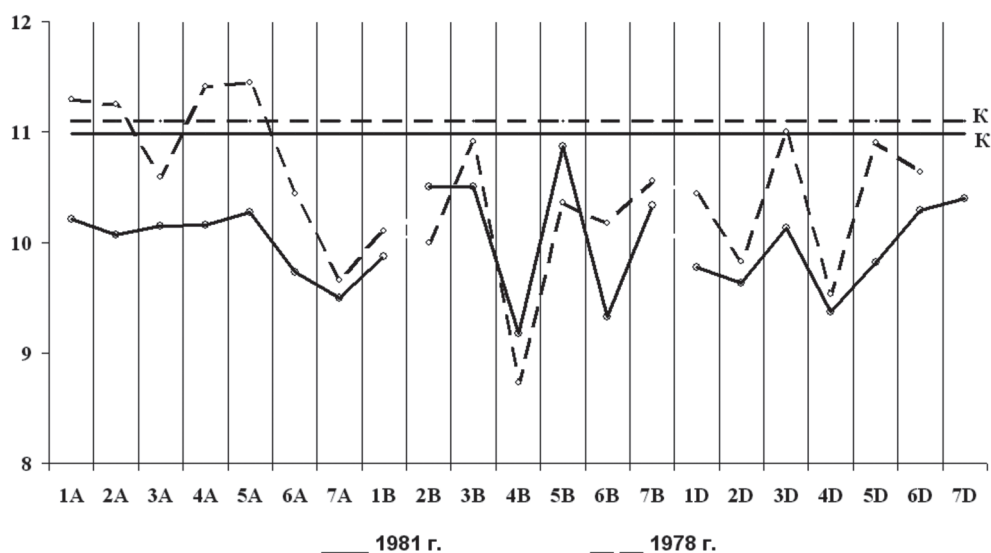


Рис. 9.7. Характеристика моносомных линий Опал по признаку длина колоса (К – контроль)

Таблица 9.3. Отклонения моносомных линий Опал от исходного сорта по длине главного колоса, см

Линия	1978 г.		1981 г.		Разница по годам
	$x \pm s_x$	$\pm d$	$x \pm s_x$	$\pm d$	
1A	11,3 $\pm$ 0,4	+1,5***	10,2 $\pm$ 0,4	-1,0*	1,1
2A	11,3 $\pm$ 0,1	+1,5*	10,1 $\pm$ 0,4	-1,1*	1,2*
3A	10,9 $\pm$ 0,3	+1,1***	10,2 $\pm$ 0,3	-1,0**	0,7
4A	11,4 $\pm$ 0,2	+1,6***	10,2 $\pm$ 0,3	-1,0*	1,2***
5A	11,4 $\pm$ 0,5	+1,6***	10,3 $\pm$ 0,3	-0,9*	1,1
6A	10,4 $\pm$ 0,4	+0,6	9,7 $\pm$ 0,5	-1,5**	0,7
7A	9,7 $\pm$ 0,3	-0,1	9,5 $\pm$ 0,2	-1,7***	0,2
1B	10,1 $\pm$ 0,3	+0,3	9,9 $\pm$ 0,2	-1,3***	0,2
2B	10,0 $\pm$ 0,3	+0,2	10,5 $\pm$ 0,4	-0,7	0,5

Линия	1978 г.		1981 г.		Разница по годам
	$\bar{x} \pm s_x$	$\pm d$	$\bar{x} \pm s_x$	$\pm d$	
3B	10,9 $\pm$ 0,3	+1,1**	10,5 $\pm$ 0,4	-0,7	0,4
4B	8,7 $\pm$ 0,3	-1,1***	9,2 $\pm$ 0,2	-2,0***	0,5
5B	10,4 $\pm$ 0,2	+0,6*	10,9 $\pm$ 0,2	-0,3	0,5
6B	10,2 $\pm$ 0,3	+0,4	9,3 $\pm$ 1,5	-1,9**	0,9
7B	10,6 $\pm$ 0,5	+0,8	10,3 $\pm$ 0,4	-0,9*	0,3
1D	10,4 $\pm$ 0,3	+0,6	9,8 $\pm$ 0,2	-1,4***	0,6
2D	9,8 $\pm$ 0,6	0	9,6 $\pm$ 0,3	-1,6***	0,2
3D	11,0 $\pm$ 0,2	+1,2	10,1 $\pm$ 0,2	-1,1**	0,9
4D	9,7 $\pm$ 0,2	-0,1	9,4 $\pm$ 0,2	-1,8***	0,3
5D	10,9 $\pm$ 0,3	+1,1*	9,8 $\pm$ 0,4	-1,3**	1,1*
6D	10,6 $\pm$ 0,4	+0,8*	10,3 $\pm$ 0,3	-0,9*	0,3
7D	10,9 $\pm$ 0,9	+1,1**	10,4 $\pm$ 0,3	-0,8*	0,5
Опал	9,8 $\pm$ 0,1		11,2 $\pm$ 0,2		1,4***

\*  $P < 0,05$ .\*\*  $P < 0,01$ .\*\*\*  $P < 0,001$ .

**Число колосков в колосе** является одним из основных компонентов продуктивности колоса и характеризуется относительной стабильностью. Исследования моносомных линий Опал показали, что гемизиготное состояние приводит в основном к уменьшению числа колосков у моносомиков в сравнении с контролем (рис. 9.8).

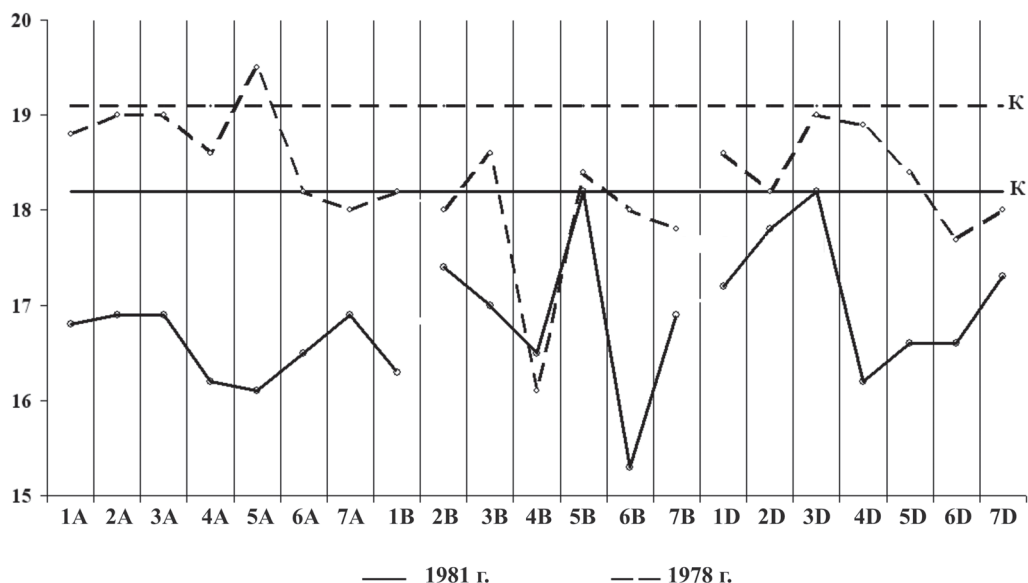


Рис. 9.8. Характеристика моносомных линий Опал по числу колосков в главном колосе (К — контроль)

В условиях дождливого и холодного лета 1978 г. стадии органогенеза были растянуты, сформировались колосья с большим числом колосков, чем в условиях сухого и жаркого лета 1981 г.

Достоверные различия по этому признаку установлены между дисомным контролем и моносомными линиями 4В и 6D, что свидетельствует о влиянии генов этих хромосом на выраженность данного признака. Сопоставление данных по локализации сильных генов, влияющих на длину главного колоса и число колосков в нем у сорта Опал, показало, что гены хромосомы 4В одновременно влияют на оба признака и подтверждают результаты, свидетельствующие о наличии у мягкой пшеницы генов, контролирующих одновременно длину колоса и число колосков в нем.

**Плотность колоса** представляет собой сложный полигенный признак, выраженность которого зависит от длины колоса, длины члеников колосового стержня и числа колосков в нем.

Изучение генетического контроля плотности колоса у сорта Опал с использованием моносомных линий показало, что разные почвенные и климатические условия 1978 г. и 1981 г. не сказывались на выраженности этого признака у сорта. Разница по годам составила 0,1.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что основные гены плотности колоса у сорта Опал локализованы на хромосоме 2D, поскольку данный признак у соответствующего моносомика остается неизменным (17,6), независимо от условий, а его значение достоверно выше контроля и некоторых других линий (рис. 9.9). Установлено действие генов-модификаторов, локализованных на хромосомах 4A, 5A, 7D (минус-эффект), 7A, 4B и 4D (плюс-эффект).

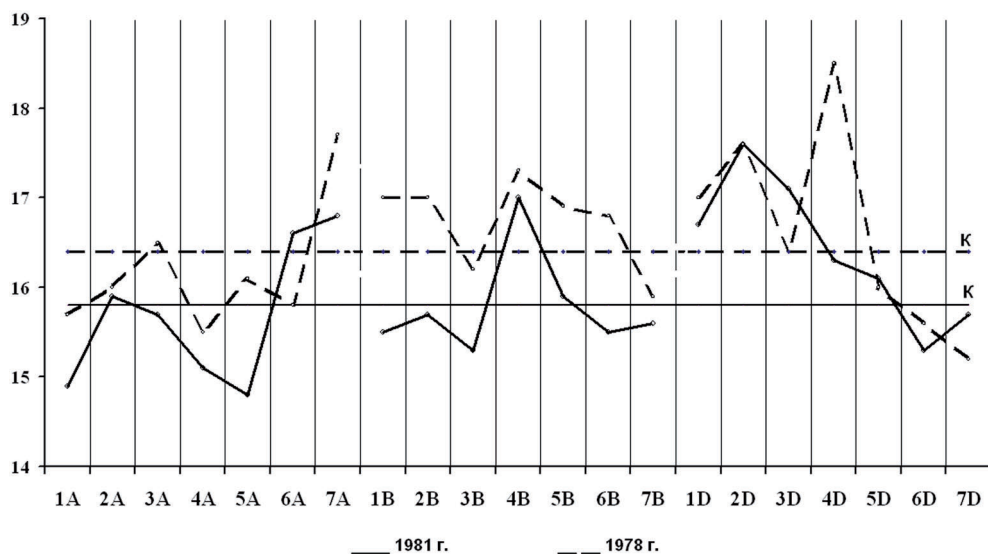


Рис. 9.9. Характеристика моносомных линий Опал по плотности главного колоса (К – контроль)

**Число зерен в колосе** как компонент продуктивности колоса формируется одновременно с числом цветков колоса и находится в зависимости от числа колосков и фертильных цветков либо от большего числа фертильных цветков в относительно меньшем числе колосков, вследствие чего размер зерен в колосе неодинаков и масса 1000 зерен снижается. Меньшее число фертильных цветков при большем числе колосков в колосе приводит к увеличению массы 1000 зерен.

Изучение генетического контроля числа зерен в колосе у сорта Опал путем анализа моносомных гибридов  $F_2$  показало, что генетический контроль данного признака находится под влиянием большого числа хромосом (рис. 9.10).

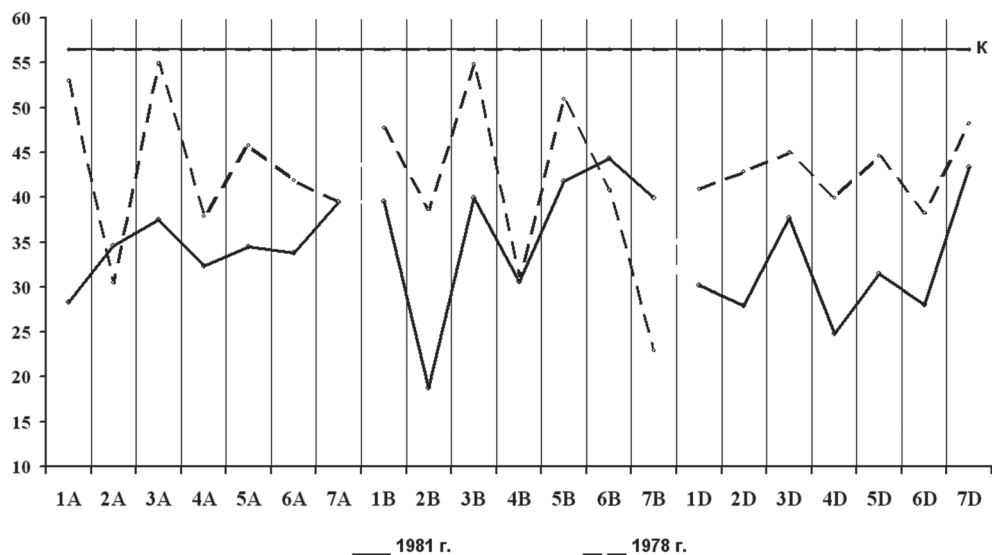


Рис. 9.10. Характеристика моносомных линий Опал по числу зерен в колосе (К – контроль)

По ряду хромосом проявился достоверный однозначный эффект по всем вариантам опыта (4A, 6A, 4B, 2D, 4D, 6D). В большинстве случаев выявлен минус-эффект, только в моносомных линиях по хромосомам 3A и 3B в условиях 1978 г. наблюдался незначительный плюс-эффект.

**Масса зерен главного колоса.** Моносомия вызывает снижение массы зерна колоса. В условиях 1981 г. у большинства линий, за исключением 2A, 4B и 7B, наблюдалось снижение величины этого признака. Все линии, кроме 1A и 3B в условиях 1978 г. и 6B в условиях 1981 г., с высокой достоверностью отличались от контроля.

Влияние условий не сказалось на развитии этого признака у линий 7A и 4B. Масса зерна с колоса, так же как и число зерен у этих линий, сохраняется почти на том же уровне, что свидетельствует о сильном влиянии генов этих хромосом на данные признаки.

**Масса 1000 зерен** – важный показатель урожая пшеницы с высокой наследуемостью. По нашим данным, засушливые условия 1981 г. привели к снижению массы 1000 зерен; исключение составляют растения по линии 2B, у которых за-

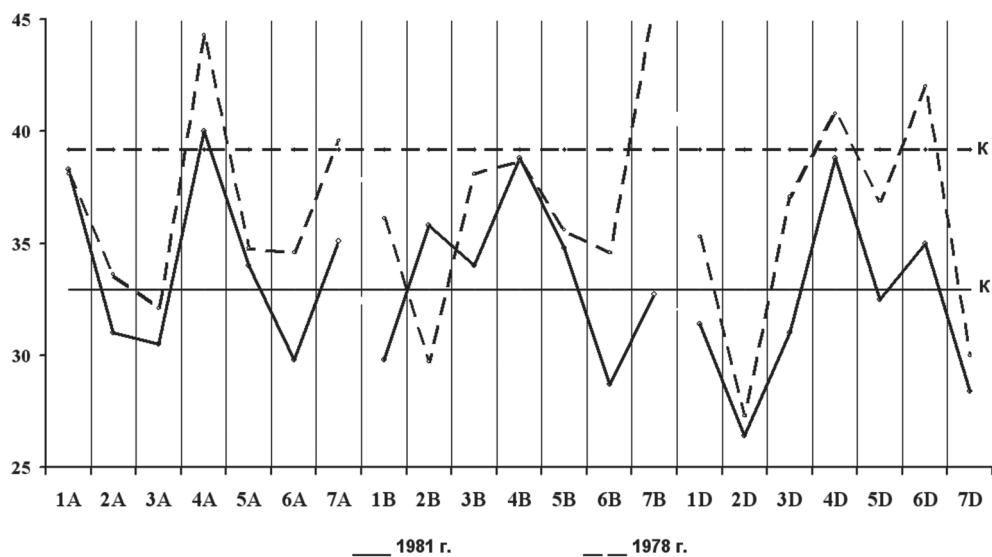


Рис. 9.11. Характеристика моносомных линий Опал по признаку масса 1000 зерен (К – контроль)

вязалось наименьшее число зерен в колосе, что и привело к их большей выполненности и крупности (рис. 9.11).

Достоверные различия с контролем по данному признаку получены у линий 4А и 2D. Контрастные условия выращивания не изменили направленности развития массы 1000 зерен у этих линий. Моносомные растения 4А проявили достоверное превышение над контролем в оба года эксперимента. В условиях 1981 г. величина признака этого моносомика была самой высокой – 40,0 г. Моносомик 2D имел наименьшие показатели массы 1000 зерен (27,3 г; 26,4 г). Вероятно, в хромосомах 4А и 2D сорта Опал расположены главные гены, контролирующие массу 1000 зерен.

Таким образом, изучение контроля хозяйственно ценных признаков позволило определить локализацию главных генов, контролирующих их развитие, и определить влияние гемизиготного состояния каждой хромосомы на выраженность этих признаков (табл. 9.4) [40].

Серия моносомных линий яровой короткостебельной пшеницы Опал, созданная в лаборатории гетерозиса и генетики количественных признаков (в настоящее время лаборатория функциональной генетики растений) Института генетики и цитологии НАН Беларуси, зарегистрирована в Европейском объединении по анеуплоидии пшеницы (European Wheat aneuploid Co-operative – EWAC).

В процессе создания серии моносомных линий у сорта Опал с использованием анеуплоидов Ч. Спринг были выявлены различия между дисомиками разных линий по многим количественным признакам. Некоторые 42-хромосомные растения в потомстве моносомиков 6–7 беккроссов выделялись по ряду хозяйственно ценных признаков. После их размножения было создано несколько популяций по следующим признакам: кустистости (продуктивных побегов более 5), длине главного колоса (более 10 см), массе зерна главного колоса (более 2,4 г), числу

Таблица 9.4. Локализация в хромосомах яровой пшеницы Опал главных генов, ответственных за развитие некоторых количественных признаков

Признак	1A	2A	3A	4A	5A	6A	7A	1B	2B	3B	4B	5B	6B	7B	1D	2D	3D	4D	5D	6D	7D
Высота растения		*				*					*			*	*	*					*
Продуктивная кустистость					*		*							*	*						
Число междоузлий																	*				
Длина верхнего (1) междоузлия		*	*			*										*	*	*			
Длина флаг-листа	*										*							*	*		
Ширина флаг-листа						*					*	*									
Частота устьиц							*					*	*					*			*
Длина устьиц	*		*	*	*			*				*								*	*
Ширина устьиц				*			*			*					*			*		*	
Главный колос	Длина						*	*			*				*	*		*			
	Число колосков										*					*					*
	Плотность		*								*				*	*	*			*	*
	Число зерен		*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
	Число зерен на колосок		*		*	*	*	*	*		*			*	*	*	*	*	*	*	
Масса зерна		*	*	*	*	*	*	*	*		*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
Масса 1000 зерен	*			*	*						*	*				*					

\* Локализация гена ( $P = 0,05-0,001$ ).

зерен в главном колосе (более 60), высоте растения (65–70 см), выравненности стеблестоя (разница в высоте главного побега и боковых не более 5 см), времени

колошения (от посева до выколашивания менее 51 дня).

Изучение выделенных форм в сравнении с исходным сортом показало, что выколашивание у них наступает на 5–7 дней раньше. Обе формы характеризуются почти выполненной соломиной, что обеспечивает устойчивость к полеганию, а также превосходят исходный сорт по ряду признаков продуктивности (рис. 9.12). Средняя длина колоса



Рис. 9.12. Перспективные формы яровой пшеницы, выделенные в потомстве моносомных линий Опал



безостой формы 8–9 см, у остистой 9–10 см; количество зерен в колосе 44 и 55 соответственно; масса зерна с колоса 1,84 г и 2,33 г; масса зерна одного растения 2,5 г и 3,0 г у безостой и остистой формы соответственно.

В производственных посевах Минской области в 1984 г. обе формы превысили по урожайности районированные сорта Ленинградка и Белорусская-80 на 15–20%.

### **9.3. Роль ядра и цитоплазмы в генетическом контроле формирования количественных признаков**

Линии моносомиков, полученные разными способами, могут различаться не только по отсутствующей хромосоме. При получении новой анеуплоидной серии применяется обычно 6–8-кратное беккроссирование для полного восстановления генома сорта, для которого создается серия. Однако, несмотря на такое количество беккроссов, сохраняется вероятность присутствия генетического материала исходного сорта [55]. Кроме того, каждая линия моносомной серии, полученная по стандартной методике на основе моносомиков Чайниз Спринг, имеет цитоплазму этого сорта.

В ходе создания серии происходит внутривидовое замещение цитоплазмы сорта, для которого получают серию, на цитоплазму Чайниз Спринг. Если влияние замещенной цитоплазмы на проявление признаков у моносомиков существует, то его необходимо отнести к числу факторов, осложняющих оценку результатов моносомного анализа.

С другой стороны, моносомная серия является удобным объектом для изучения эффектов внутривидового замещения цитоплазмы, незначительных по сравнению с эффектами межвидового и межродового замещения. Использование серии моносомиков позволяет исследовать особенности взаимодействия цитоплазмы не только с ядерным геномом в целом, но и с отдельными хромосомами.

Для изучения цитоплазматического эффекта в нашем эксперименте была разработана модельная схема, включающая исследование полных моносомных и дисомных серий на исходной (Ч. Спринг) и замещенной цитоплазмах (Опал) [56]. Сравнение линий с одинаковым ядерным геномом на разных цитоплазмах позволяет установить наличие и направленность цитоплазматического эффекта, а также выявить случаи однонаправленного влияния цитоплазмы на моносомном и дисомном уровнях, т. е. независимо от полноты генома.

**Динамика высоты растения.** В ядерном геноме сорта Опал выявлены хромосомы, гены которых влияют на формирование высоты растения в течение всего вегетационного периода или только на определенных этапах [41, 57].

Отсутствие хромосом 4А и 7А вызывает увеличение, 2А и 5А – уменьшение высоты растения в ходе онтогенеза. Влияние 4А и 7А хромосом прослеживается на двух цитоплазмах, а 2А и 5А – только на цитоплазме Опал. Аналогичный эффект этих хромосом отмечен в работах Е. R. Sears [5], Л. А. Дыленок с сотр. [29], Б. Бочева [58].

Влияние хромосом 2В и 7В на цитоплазме Опал, 3А на цитоплазме Ч. Спринг на данный признак сохраняется на всех фазах развития, но его направленность изменяется.

Моносомный эффект остальных хромосом ограничивается определенными фазами развития. Замена цитоплазмы Опал на цитоплазму Ч. Спринг у большинства дисомиков приводит к снижению показателей высоты растения. У моносомиков 3А, 7А, 3В и 6В замещение цитоплазмы вызывает уменьшение, а у 5А, 4В и 6D – увеличение высоты растения в течение всего вегетационного периода.

**Динамика листообразования.** У моносомных и дисомных растений на двух цитоплазмах наиболее интенсивно формирование листовых пластинок идет в фазе кущения и в начале фазы трубкования [59]. В фазе выколашивания активность роста листового аппарата снижается в связи с перераспределением ассимиляционных нагрузок между органами растения. У моносомиков более ярко эти тенденции проявляются при отсутствии хромосом генома А: у моносомиков 3А и 4А – на цитоплазме Опал, 5А – на цитоплазме Ч. Спринг, а у 6А – на обеих цитоплазмах.

Направленность влияния на процесс листообразования хромосом 1D (ускорение) и 5А, 4D (замедление) сохраняется с фазы III-го листа до фазы выколашивания на цитоплазмах Опал и Ч. Спринг. Эффект хромосомы 6В также сохраняется в ходе вегетации, однако на цитоплазме Опал отсутствие гомолога приводит к ускорению, а на цитоплазме Ч. Спринг – к замедлению формирования листьев. Разнонаправленность обнаруженных эффектов у линий 6В на разных цитоплазмах позволяет говорить о чувствительности генов, локализованных на данной хромосоме, к цитоплазматическому фону клетки.

**Динамика формирования кустистости.** У моносомных и дисомных растений двух исследуемых серий Опал интенсивность формирования стеблей возрастает в ходе онтогенеза. Достоверные различия по количеству побегов между моно- и дисомными линиями начинают проявляться с середины фазы кущения (с 25-го дня вегетации). В этой фазе на цитоплазме Опал отмечен плюс-эффект моносомии по хромосоме 3В и минус-эффект – по 5D. На цитоплазме Ч. Спринг обнаружен отрицательный эффект при отсутствии гомолога хромосом 1А, 6А, 6В, 7В и 4D.

У линий 4А, 6А и 1D на всех изученных фазах развития смена цитоплазмы приводит к уменьшению количества стеблей на дисомном и к увеличению – на моносомном уровне. Например, при замене цитоплазмы Опал на Ч. Спринг у дисомика 6А в фазе выколашивания наблюдается снижение кустистости на 3,07, а у моносомика этой линии – повышение на 1,5.

Полученные результаты свидетельствуют о действии цитоплазматического фона на экспрессию ядерных генов. Также установлено, что моносомия по хромосомам 6А, 7В, 4D и 5D стабильно снижает темпы стеблеобразования на двух цитоплазмах. Однонаправленный эффект этих хромосом свидетельствует о возможной локализации в них генов, ответственных за формирование кустистости в онтогенезе.

Проведенные исследования влияния цитоплазматического фона на экспрессию ядерного генома показали, что основная роль в генетическом контроле изученных признаков принадлежит ядерному геному. Цитоплазма клетки оказывает модифицирующее влияние на экспрессию генов ядра, участвующих в формировании количественных признаков [41, 60]. Внутривидовое замещение цитоплазмы может ослабить, усилить, изменить направление влияния моносомии. Однако эффект хромосом ядра и цитоплазматического фона клетки в онтогенезе нестабилен.

#### **9.4. Анеуплоидия как фактор формирования генетической изменчивости у пшеницы.**

##### **Модели генетической гетерогенности дисомных линий Опал**

В процессе исследований серии моносомных линий у сорта Опал на цитоплазмах Опал и Ч. Спринг было обнаружено, что различия между 42-хромосомными растениями по ряду количественных признаков сохраняются, несмотря на смену цитоплазмы [61, 62]. Это позволило предположить, что выявляемая гетерогенность дисомиков обусловлена прохождением растений через анеуплоидное состояние. Несбалансированность генетического аппарата моносомиков в мейозе стимулирует рекомбиногенез. Эуплоидное потомство от самоопыления моносомиков наследует рекомбинантный генетический материал, что обеспечивает его повышенную изменчивость по сравнению с исходным сортом [63, 64].

Учитывая вышеизложенное, можно ожидать, что анеуплоидное состояние стимулирует рекомбиногенез вследствие несбалансированности мейоза и ослабления конъюгации. А возникшие в результате новые комбинации генов могут служить источником обогащения генетического разнообразия и быть полезными в гетерозисной селекции.

Анализ публикаций по данной тематике показал, что некоторыми исследователями при работе с анеуплоидными формами среди дисомиков, используемых в качестве контроля, также наблюдаются некоторые различия [65].

Создание уникальной серии дисомных линий в лаборатории гетерозиса и генетики количественных признаков ИГЦ НАН Беларуси позволило детально изучить характер изменчивости дисомных линий и перспективы их использования в гетерозисной селекции [62, 63, 66].

Для проверки выдвинутого предположения о формировании гетерогенности дисомного потомства пшеницы Опал нами была разработана методическая модель исследований [63], которая включала: 1) исследование гетерогенности экспериментального материала методами молекулярной, биохимической и классической генетики; 2) испытание экспериментального материала в системе топ-кросса с последующей оценкой комбинационной способности дисомных линий и анализом эффекта гетерозиса их гибридов  $F_1$ .

**Молекулярно-генетическая модель гетерогенности дисомных линий из потомства анеуплоидов пшеницы Опал.** В процессе исследований выполнен биохимический анализ гетерогенности дисомных линий [67]. Сравнительное

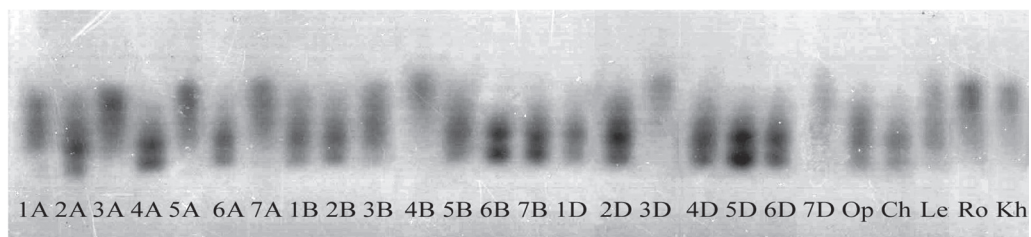


Рис. 9.13. Электрофореграмма шикиматдегидрогеназы из листьев дисомных линий Опал и сортов (Op – Опал, Ch – Чайнизм Спринг, Le – Ленинградка, Ro – Родина, Kh – Харьковская 8)

изучение активности 10 ферментных систем в КГ показало, что линии различаются по спектрам 2 систем: SKDH, GDH. Причем в первом случае полиморфными оказались линии 1A, 3B, 7D (SKDH-FS), 3A, 5A, 7A, 4B, 3D (SKDH-S) относительно контроля (Опал, SKDH-F), а во втором только одна – 3A (GDH-S) (рис. 9.13). Анализ изоформ протеаз в ПААГ позволил выделить линию 3D как носителя полиморфного локуса. Изофокусирование пероксидаз выявило значительное число изоформ, что обусловлено существованием большого числа аллелей, контролирующих эту группу ферментов. Полиморфными оказались спектры линий 2A, 3A, 7A, 5B, 7B, 7D. Исследование компонентного состава основных белков в ПААГ не выявило полиморфизма среди линий, несмотря на большое число детектируемых локусов.

В результате биохимических исследований полной серии дисомных линий полиморфные локусы обнаружены: у пяти А-линий (1A, 2A, 3A, 5A, 7A), в том числе уникальные (3A-GDH, 2A-пероксидазы), четырех В-линий (3B, 4B, 5B, 7B) и двух D-линий (3D, 7D). Причем все дисомики третьей и седьмой гомеологичных групп оказались полиморфными. Наибольшее число полиморфных локусов определено для линии 3A.

Полученные данные позволяют предположить, что в процессе создания серии моносомиков Опал произошли рекомбинации, которые привели к изменениям в их генетическом аппарате и впоследствии были унаследованы дисомным потомством. Для проверки этого предположения мы провели анализ ДНК полной серии дисомных линий методом полимеразной цепной реакции (RAPD, RGH PCR) [68, 69].

У анализируемых линий на основе RAPD PCR рассмотрено 98 ампликонов, 13 из них полиморфны. Полиморфные локусы определены для четырех А-линий (1A, 4A, 6A, 7A), четырех В-линий (1B, 2B, 3B, 6B) и двух D-линий (1D, 3D) (рис. 9.14, 9.15), причем два дисомика 1A (OPW-01) и 2B (OPX-01) обладают уникальными фрагментами.

Исследование полиморфизма консервативных мотивов гомологов генов устойчивости (RGH PCR) позволило выявить полиморфные локусы у трех А- (4A, 6A, 7A), одной В- (4B) и двух D-линий (1D, 5D).

Таким образом, в результате анализа молекулярной гетерогенности ДНК дискриминированы генотипы 12 линий. Полиморфные локусы определены для четырех А- (1A, 4A, 6A, 7A), пяти В- (1B, 2B, 3B, 4B, 6B) и трех D-линий (1D, 3D, 5D). Дисомики 4A, 6A, 7A и 1D полиморфны как по RAPD-, так и по выявленным RGH-локусам.

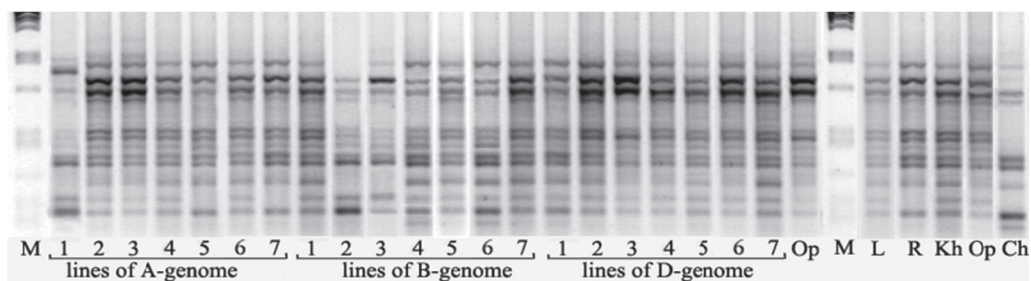


Рис. 9.14. Амплификация с праймером OPW-01 (Op – Опал, M – маркер молекулярного веса, Le – Ленинградка, Ro – Родина, Kh – Харьковская 8, Ch – Чайниз Спринг)

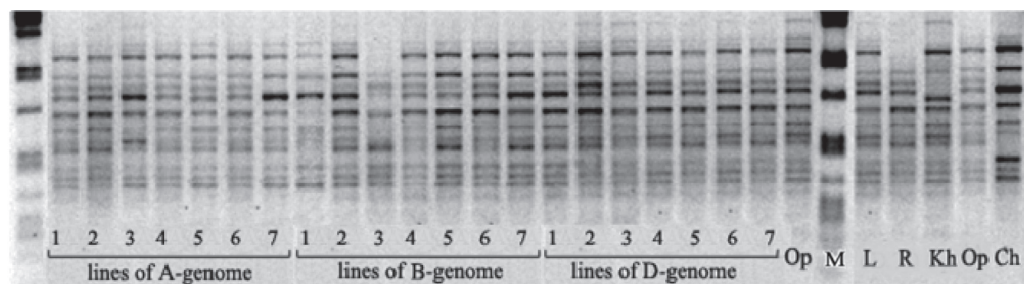


Рис. 9.15. Амплификация с праймером OPW-02 (Op – Опал, M – маркер молекулярного веса, Le – Ленинградка, Ro – Родина, Kh – Харьковская 8, Ch – Чайниз Спринг)

Полученные данные позволили оценить уровень генетической гетерогенности дисомных линий и определить генетические взаимоотношения между ними при использовании различных подходов (рис. 9.16). Сопряженность между двумя подходами оценки генетических взаимоотношений оказалась слабой, что свидетельствует о локус-специфичности и определенной зависимости оценки

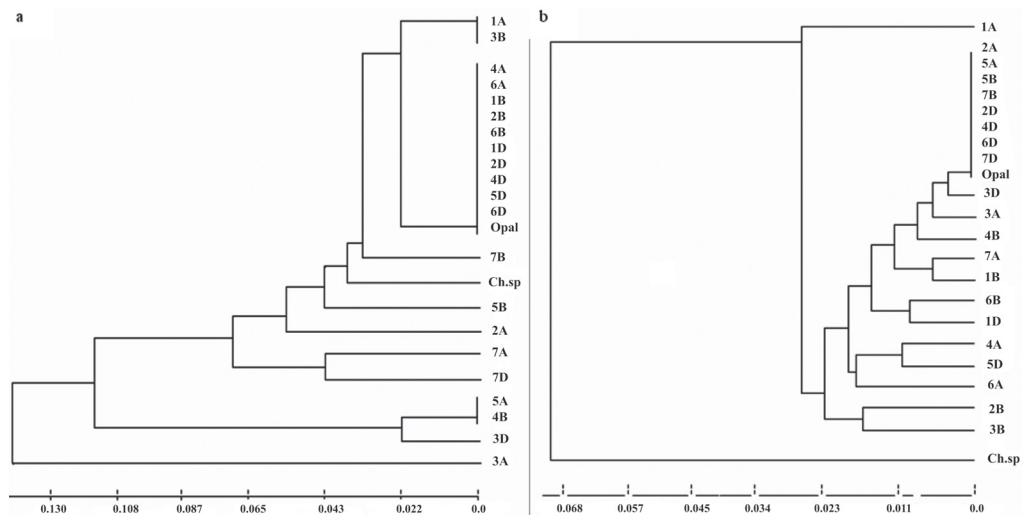


Рис. 9.16. Кластеризация дисомных линий Опал, согласно генетическим дистанциям, рассчитанным на основе данных (а) биохимического и (б) PCR анализов



генетических взаимоотношений от выбранного типа маркеров (белки или ДНК-маркеры). Такие результаты прогнозируемы, так как используемые маркеры принципиально различаются по локализации и функции. Белок-ферментные системы характеризуют экспрессию структурных генов, в то время как RAPD и RGH PCR выявляют последовательности, отношение которых к структурным генам неизвестно.

Анализ молекулярной гетерогенности серии дисомных линий Опал методами биохимического и ДНК-анализов показал, что линии различаются между собой и отличаются от исходного сорта Опал как по белок-ферментным системам, так и по ДНК-маркерам. Причем различия проявляются в зависимости от принадлежности исходного моносомика к тому или иному геному. Наиболее полиморфными оказались А- и В-дисомики (дискриминированы все линии), наименее – D-дисомики (дискриминировано четыре линии). Полученные данные согласуются с выполненными ранее исследованиями по эволюции пшеницы, в которых обнаружена неодинаковая частота рекомбинаций в геномах. По мнению Дж. Ларсена [70], геном D в этом отношении, затронут меньше всего, наибольшей частоты рекомбинации достигают в А и В геномах. Возможно, у анеуплоидов скорость рекомбиногенеза неодинакова и может быть связана с их принадлежностью к тому или иному геному и гомеологичной группе. На наш взгляд, наиболее интересны перестройки, затрагивающие D-геном, поскольку именно в этом геноме локализованы основные гены, контролирующие продуктивность и сопряженные с ней признаки.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что в генетическом аппарате дисомиков произошли изменения, которые, по нашему мнению, обусловлены прохождением растений через анеуплоидное состояние. Часть изменений может быть обеспечена конъюгацией гомеологичных хромосом в мейозе, вероятность которой в норме невелика. Возможно, анеуплоидный фактор оказывает влияние на силу супрессорного эффекта хромосомы 5В, на коротком плече которой располагается ген *Ph*, и силу вспомогательных супрессоров (хромосомы 3А, 3D), оказывающих подавляющее действие на гомеологичную конъюгацию. Очевидно, большинство рекомбинаций возникли на ранних этапах создания серии, что позволило им закрепиться в процессе размножения линий. Анеуплоидный фактор, дестабилизируя геном, способствовал перекомбинации генетического материала, сыгравшей решающую роль в формировании изменчивости дисомных растений.

**Биометрическая модель гетерогенности дисомных линий пшеницы Опал.** В данном разделе обобщены данные биометрического анализа, включающие описание изменчивости дисомных линий по количественным признакам и комбинационной способности, с целью создания оптимальной модели, позволяющей прогнозировать ценность исходного селекционного материала.

Дисперсионный анализ изменчивости количественных признаков дисомных линий показал, что различия проявляются в зависимости от принадлежности исходного моносомика к определенной гомеологичной группе (различия определены для числа зерен растения – ЧЗР, массы тысячи зерен растения – МТЗР,



массы зерна колоса – МЗК, числа зерен колоса – ЧЗК, числа зерен на колосок – ЧЗ/К, массы 1000 зерен колоса – МТЗК, плотности колоса – ПлК, продуктивной кустистости – ПК, высоте растения – ВР) и геному (различия определены для МТЗК, ПлК, ПК, ВР) [63, 71].

В ходе сравнительного анализа полной серии дисомных линий определены существенные различия по характеру варьирования количественных признаков. Обнаружены общие тенденции в зависимости от принадлежности исходного моносомика к определенному геному (табл. 9.5). Наибольшее варьирование по всем изученным признакам наблюдается среди D- и В- дисомиков, тогда как А-дисомики наименее изменчивы.

Таблица 9.5. Характер варьирования (CV, %) количественных признаков среди дисомиков по геномам

Линии	МЗК	ЧЗК	ДК	ПлК	ЧЗ/К	МТЗР	ЧЗР	ПК	ВР
А-линии	13,92	9,19	3,47	3,50	7,97	9,54	11,96	9,31	5,19
В-линии	19,23	12,55	4,52	5,24	10,31	10,08	14,39	17,53	3,30
Д-линии	22,97	11,86	10,68	10,77	12,12	12,54	19,72	18,85	8,45
Общее	18,17	10,73	7,63	7,30	9,89	10,36	15,08	16,05	6,03

Анализ комбинационной ценности полной серии дисомных линий яровой пшеницы Опал показал, что дисомики различаются между собой и отличаются от контроля как по эффектам общей, так и вариансам специфической комбинационной способности [72, 73, 74]. Выявлены общие закономерности в зависимости от принадлежности линий к тому или иному геному. Так, D-дисомики характеризуются высокими положительными оценками эффектов ОКС ( $\hat{g}_i$ ) по основным элементам продуктивности (МЗР, МТЗР, ЧЗР, МТЗК, МЗК, ЧЗК), тогда как А-дисомики – отрицательными. В-линии занимают промежуточное положение, с преобладанием положительных оценок  $\hat{g}_i$ . Причем тенденции сохраняются в пределах всех гомеологичных групп, за исключением пятой.

Наиболее контрастными по комбинационной ценности оказались дисомики третьей гомеологичной группы (рис. 9.17). Так, эффекты ОКС линии 3D по ряду признаков принимают высокие положительные значения, тогда как линия 3А характеризуется низкими негативными оценками  $\hat{g}_i$ .

В пределах этой группы подобная тенденция наблюдается и по вариансам СКС ( $\sigma_{si}^2$ ). Однако в данном случае высокие положительные значения  $\sigma_{si}^2$  соответствуют А-дисомику, отрицательные – D-дисомику.

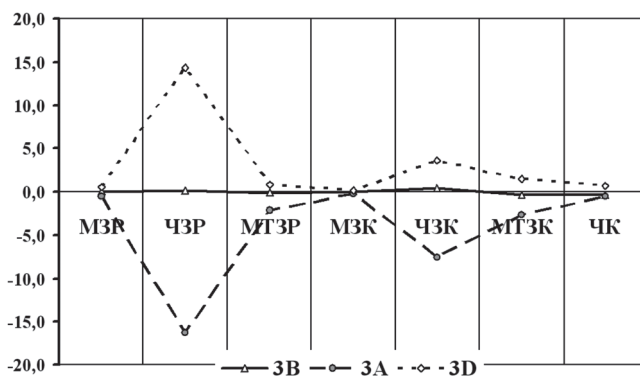


Рис. 9.17. Эффекты общей комбинационной способности дисомных линий третьей гомеологичной группы

Дисомные линии пятой гомеологической группы не вписываются в общую закономерность, оценки эффектов ОКС линий 5А и 5D по ряду признаков (исключая ЧЗР) не имеют существенных отличий. Отмечено также схожее поведение их вариантов СКС.

Наиболее перспективными в селекционном отношении являются D-линии (1D, 2D, 3D, 4D, 6D, 7D), которые в большинстве характеризуются высокой комбинационной ценностью и устойчиво передают потомству высокую продуктивность. Хорошим генетическим потенциалом обладают также некоторые В-дисомики (3В, 4В, 7В).

Для определения связи эффектов ОКС со средним выражением признака ( $\bar{x}_i$ ) был вычислен коэффициент корреляции между ними. Получены высокодостоверные значения коэффициента ( $0,42^* < r < 0,90^{**}$ ) для элементов продуктивности колоса и растения, что свидетельствует о возможности отбора дисомиков с высокой ОКС на основе компонентов урожайности самих линий.

Биометрический анализ основных признаков продуктивности позволил определить генетические взаимоотношения между линиями и установить уровень их гетерогенности (рис. 9.18). При расчете евклидовых расстояний использовали признаки, которые для данной серии дисомных линий по сведениям Е. Хомич и др. [66] тесно ассоциированы с продуктивностью. На основе кластерного анализа евклидовых расстояний нами выделены D- (1D, 2D, 3D, 6D, 7D) и В-(2В, 7В) дисомики как наиболее гетерогенные по отношению к исходному сорту.

**Эффект гетерозиса гибридов  $F_1$  и его сопряженность с уровнем генетической гетерогенности родительских форм.** Испытания полной серии дисомных линий в топкроссе позволили выявить комбинации с высокой степенью гетерозиса по элементам продуктивности (табл. 9.6) [75, 76]. Наибольшие эффекты наблюдались при гибридизации с тестерами Ленинградка (Л) и Харьков-

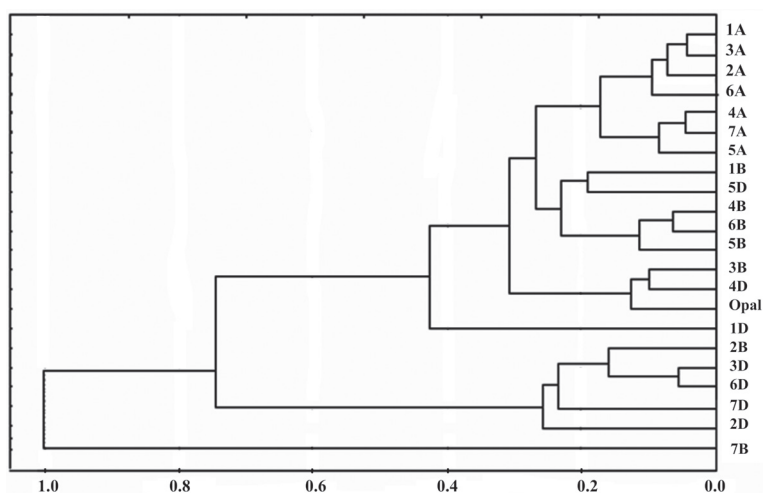


Рис. 9.18. Кластеризация дисомных линий Опал, согласно евклидовым расстояниям, рассчитанным на основе данных биометрического анализа

**Таблица 9.6. Эффекты гетерозиса (%) гибридов F<sub>1</sub> дисомных линий по признакам продуктивности**

♀ \ ♂	Харьковская 8			Ленинградка			Родина		
	МЗР	ЧЗР	МТЗР	МЗР	ЧЗР	МТЗР	МЗР	ЧЗР	МТЗР
1A	–	– 0,6	+2,12	–	–	+3,2*	–	–7,5	–
2A	–	– 4,2	+5,83	–1,3	–11,7	+2,1	–	–8,5	–
3A	–21,1*	–28,3**	+10,6**	–2,3	–16,4*	–	–	–12,3	–
4A	–	–	+6,2	+3,7	–	–	–	–	–
5A	+18,1	1,0	+13,8**	+7,8	+7,0	–	–	–12,1	–
6A	+1,0	–	+14,1**	–	–1,3	+0,8	–	–	–
7A	+7,1	–	+9,9*	+0,1	–	–	–	–11,1	–
1B	+9,6	–	+1,3	+8,9	–	+13,5**	–	–8,7	–
2B	–0,3	– 3,9	+11,1*	+1,5	–9,9	+13,5**	–	–7,6	+0,2
3B	–	– 3,5	+4,9	+1,1	–	+6,2	+2,4	+5,1	–
4B	+55,3**	+25,8**	+13,2**	–	–3,3	+6,9	–	–	–
5B	+22,4*	–	+18,1**	+0,1	–	+10,0*	–	–10,3	–
6B	+16,9**	–	+9,8*	+2,2	–1,4	+20,3**	–	–4,2	–
7B	+30,7*	+ 5,4	+12,5**	+7,3	–	+9,4*	–	–	–
1D	+34,1*	+12,3	+2,3	+7,8	–	+12,6**	–	–	–
2D	+ 9,6	+ 4,8	+3,9	+21,8*	+6,5	+14,0**	+14,7*	+6,2	+1,6
3D	+25,9*	+18,3*	+5,9*	+30,1*	+14,2	+12,4**	+7,6	+6,3	–
4D	+32,2*	+ 9,7	+9,1*	–	–7,6	+12,6**	–	–4,8	+2,7
5D	– 1,5	– 2,7	–	–	–	+6,2	–	–	–
6D	+ 5,4	+ 2,2	–	+44,6**	+26,8*	+15,3*	–	–	–
7D	–	– 9,1	+6,6*	+19,2*	+1,8	+11,4**	–4,1	–7,3	–

\*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,01$ .

(–) – промежуточное наследование.

МЗР – масса зерна растения, ЧЗР – число зерен растения, МТЗР – масса тысячи зерен растения.

ская 8 (Х.8). По признаку **масса зерна растения** ряд гибридов достоверно превосходил родителей на 10–55%. В шести комбинациях скрещивания с участием D- и В-линий гибриды превзошли лучшего родителя по МЗР более чем на 30%: 4В × Х.8 и 6D × Л оказались продуктивнее родителей на 55,3 и 44,6% соответственно, 1D × Х.8, 4D × Х.8, 7В × Х.8, 3D × Л на 30–34%. В гибридных комбинациях с участием D- и В-линий величина гетерозиса по МЗР достигла 20–30%. На этом уровне представлено потомство F<sub>1</sub>, полученное от скрещиваний: 2D × Л и 3D × Х.8, 5В × Х.8. Четыре гибрида, полученные с участием D-(2D × Р, 7D × Л), В-(6В × Х.8) и А-линий (5А × Х.8), превзошли лучшего родителя по этому признаку на 10–20%. В остальных комбинациях статистически значимых эффектов не обнаружено.

Таким образом, достоверно высокие значения гетерозиса по МЗР определены для гибридов, полученных в топкроссе с участием: шести D-линий (1D, 2D, 3D, 4D, 6D, 7D), четырех В-линий (4В, 5В, 6В, 7В) и одной А-линии 5-й гомеологичной группы. Наиболее эффективным оказалось использование в гибридиза-

ции дисомиков 2D и 3D: статистически достоверный гетерозис получен в комбинациях 2D × Л (21,81%) и 3D × Л (30,1%); 2D × Р (14,6%), 3D × Х.8 (25,8%). Следует отметить гибрид 3А × Х.8, который, показав существенные (11,1%) гетерозисные эффекты по массе 1000 зерен, оказался по массе зерна растения на 21,1% хуже худшего из родителей в основном за счет слабой озерненности колоса. Наибольшие гетерозисные эффекты по МЗР (55,3%) определены для 4В × Х.8, где продуктивность обеспечена не только хорошей выполненностью зерна, но и высокой способностью к вторичному стеблеообразованию, главным образом дополнительных продуктивных побегов и их хорошей озерненностью.

Анализ данных позволяет рекомендовать D- и В-линии для использования в селекционном процессе как исходный материал с превосходным запасом генетического потенциала.

При оценке эффекта гетерозиса у топкроссных гибридов F<sub>1</sub> наблюдались некоторые общие закономерности, связанные с принадлежностью исходного моносомика к конкретному геному, что наводит на мысль о направленности рекомбинационных процессов, которые могли иметь место у соответствующих анеуплоидных линий.

В гибридных комбинациях некоторых дисомных линий проявление гетерозиса совпадало с хромосомной локализацией факторов, контролирующих анализируемый признак. Так, гибрид 4В × Х.8 проявлял достоверно высокий гетерозис по продуктивной кустистости (20,3%), при этом некоторыми исследователями [77] отмечено положительное влияние хромосомы 4В на число продуктивных колосьев. В нашем эксперименте наибольшее число гетерозисных комбинаций было получено с участием D-линий, тогда как известно, что именно D геном вносит основную генетическую компоненту в формирование продуктивности. Гибриды, полученные от дисомика 5А, оказались лучшими среди остальных комбинаций А-линий. На этой хромосоме также локализованы факторы, влияющие на продуктивность [78].

В экспериментальных работах ряда исследователей установлено существование связи величины гетерозиса гибридов F<sub>1</sub> со степенью генетических различий между родителями для таких культур, как кукуруза [79, 80], рапс [81], рис [82, 83] и подсолнечник [84, 85]. Для пшеницы тесных ассоциаций между этими показателями не найдено и вопрос детекции адекватного полиморфизма остается открытым.

Для выяснения сопряженности генетической дивергенции родительских форм с продуктивностью гибридов F<sub>1</sub> полной серии дисомных линий Опал нами был проведен корреляционный анализ [76]. Исследования позволили определить отсутствие четкой связи между величиной дивергенции родительских форм и продуктивностью их гибридов. Сила ассоциаций генетической дивергенции (ГД) с гетерозисом возрастала от ПЦР ГД к биохимической дивергенции и затем к биометрической ГД. Несмотря на значимость корреляций ( $P < 0,05$ ), их величина не позволяет использовать данные о генетической гетерогенности для прогнозирования гетерозиса гибридов дисомных линий. Полученные результаты согласуются с мнением других исследователей в отношении возможности пред-

сказания гибридного уровня у пшеницы с помощью оценки дивергенции исходного материала [86].

Можно предположить, что соотношение генетических дистанций с уровнем гетерозиса не одинаково для линий А, В и D геномов. Использование В- и D-дисомиков в скрещиваниях позволило получить высокогетерозисное потомство, в то время как гибриды А-линий, за небольшим исключением, не превосходили родителей или были хуже. Деление анализируемой выборки на группы геномов не повлияло на знак корреляционной связи, при этом сила сопряженности анализируемых показателей изменилась. Так, при использовании биохимического анализа тесные отрицательные корреляции характеризуют А- и В- линии, ПЦР ГД слабо и негативно сопряжены с гетерозисом для D-линий. Евклидовы дистанции (биометрический анализ) отрицательно и высоко ассоциированы с величиной гетерозиса только для D-линий (табл. 9.7).

**Таблица 9.7. Корреляционный анализ связи величины дивергенции (ГД) исходных родительских форм с продуктивностью их гибридов ( $H_F$ )**

Дисомики	Генетическая дивергенция		
	биохимическая	PCR	биометрическая
А генома	-0,66**	-0,05	-0,07
В генома	-0,51*	-0,01	-0,27
D генома	-0,21	-0,41*	-0,62**
Для всех линий	-0,33*	-0,3	-0,47**

\* Значимо при  $P < 0,05$ .

\*\* Значимо при  $P < 0,01$ .

Полученные нами данные условно можно вписать в схему (рис. 9.19), составленную на основе результатов опубликованных работ R. Moll [87], H. Becker [88], A. Melchinger [89], M. В. Кирцовой [90] и A. Shamsuddin [91], согласно которой увеличение дивергенции родительских форм сопровождается ростом продуктивности гибридов в пределах ограниченного диапазона. В случае превышения оптимума дистанций гибрид характеризуется промежуточным наследованием либо его продуктивность снижается.

С этой позиции исследуемый нами материал распределяется в нисходящей от пика части параболы\*, которой соответствует снижение продуктивности гибридов с увеличением дистанций, при этом диапазон дивергенции В- и D-линий укладывается в область а–с, в то время как дистанции А-линий попадают в область в–d.

Очевидно, что дисомные растения разных линий обладают неодинаковым потенциалом продуктивности, а их гетерогенность значительно выше ожидаемой, если исключить возможность рекомбиногенеза в процессе создания серии. Вероятно, рекомбинационные процессы имели место, а их направление у D- и В-линий оказалось преимущественным в отношении признаков продуктивности.

\* Аналитически не доказано.

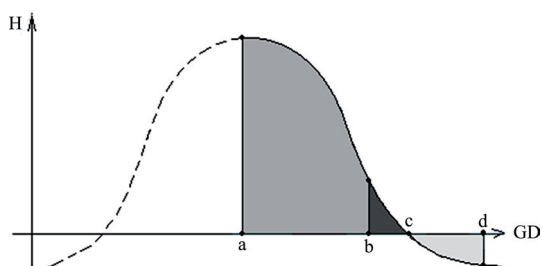


Рис. 9.19. Условное изображение зависимости гетерозиса от величины генетической дивергенции родительских форм

Исследование гетерогенности дисомных линий в сравнении с исходным сортом Опал и анализ продуктивности их гибридов  $F_1$  позволили оценить роль выявленных изменений в формировании генетического потенциала дисомиков. При проведении корреляционного анализа связи уровня гетерогенности дисомных линий с эффектом гетерозиса их гибридов обнаружены положительные тенденции для МЗР ( $r = 0,28$ )

и ЧЗР ( $r = 0,26$ ) при использовании PCR- и биохимических маркеров соответственно.

Факт обнаружения в наших исследованиях слабых корреляций не опровергает существования более тесной зависимости гетерозиса от величины генетических дистанций в иной выборке генотипов. В эксперименте использовался специфический материал, генетическая гетерогенность которого формировалась на ранних этапах его создания. Вероятно, вследствие несбалансированности генома рекомбинационные процессы у анеуплоидов разных линий имели разную скорость и направление. Часть из них была унаследована эуплоидным потомством (дисомные растения), определив при этом качество и генетический потенциал отдельных линий.

## Литература

1. Clausen R. E. and Cameron D. R. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XVIII. Monosomic analysis // *Genetics*. – 1944. – Vol. 29. – P. 447–477.
2. Kihara H. Nucleus and chromosome substitution in Wheat and Aegilops. I. Nucleus substitution // *Proc. II Int. Wheat Genet. Symp.* – 1966. – P. 313–327.
3. Kihara H. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestation // *Cytologia*. – 1951. – Vol. 16. – P. 177–193.
4. Huskins, C. L. Fatuoid, speltoid and related mutations of oats and wheat // *Bot. Rev.* – 1946. – Vol. 12. – P. 457–514.
5. Sears E. R. The aneuploids of common wheat // *Missouri Ag. Expt. Stn. Bull.* – 1954. – N 572. – P. 1–58.
6. Sears E. R., Miller T. E. The history of Chinese Spring wheat // *Cereal. Res. Commun.* – 1985. – Vol. 13, N 2-3. – P. 261–263.
7. Ramanna M. S., Wagenvoort M. Identification of the trisomic series in diploid *Solanum tuberosum* L., group tuberosum. I. Chromosome identification // *Euphytica*. – 1976. – Vol. 25, N 1. – P. 233–240.
8. Chetelat R. T., Rick C. M., Cisneros P., Alpert K. B., Deverna J. W. Identification, transmission, and cytological behavior of *Solanum lycopersicoides* Dun. monosomic alien addition lines in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // *Genome*. – 1998. – Vol. 41. – P. 40–50.
9. Heiyoung K. Lee, Rowe P. R. Trisomics in *Solanum chacoense*: Fertility and Cytology // *American Journal of Botany*. – 1975. – Vol. 62, N 6. – P. 593–601.
10. Endrizzi J. E., Ray D. T. Monosomic and Monotelodisomic Analysis of 34 Mutant Loci in Cotton // *J. Hered.* – 1991. – Vol. 82. – P. 53–57.



11. Fedak G., Tsuchiya T. Progress in the study of aneuploids in barley // *Genetica*. – 1975. – Vol. 45, № 2. – P. 177–190.
12. Yamazaki, Y., Rogers, W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat // Wheat Information Service. – 2003. – N 97. – P. 27–37.
13. Rafiqul Islam A. K. M.; Shepherd K. W. Isolation of a fertile wheat-barley addition line carrying the entire barley chromosome 1H // *Euphytica*. – 2000. – Vol. 111, N 2. – P. 145–149.
14. Chauhan R. S., Singh B. M. Karnal Bunt Resistance in Wheat-Barley Addition Lines // *Plant Breeding*. – 1994. – Vol. 112, N 3. – P. 252–255.
15. Muramatsu M. Dosage effect of the spelta gene q of hexaploid wheat // *Genetics*. – 1968. – Vol. 48. – P. 469–482.
16. Peusha H., Lebedeva T., Prilinn O. and Enno T. Genetic analysis of durable powdery mildew resistance in a common wheat line // *Hereditas*. – 2002. – Vol. 136, N 3. – P. 201–206.
17. Schroeder-Teeter S., Zemetra R. S., Schotzko D. J., Smith C. M. and Rafi M. Monosomic analysis of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in *Triticum aestivum* line PI137739 // *Euphytica*. – 1993. – Vol. 74, N 1-2. – P. 117–120.
18. Арбузова В. С. Генетическое изучение моносомных серий яровой пшеницы сорта Саратовская 29 и Диамант 1 по ряду количественных признаков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
19. Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Каминская Л. Н., Яцевич А. П. Определение хромосом, ответственных за развитие некоторых количественных признаков у яровой пшеницы // Гетерозис и количественная наследственность. – Минск, 1977. – С. 3–8.
20. Гончаров Н. П. Создание каталога хромосомной локализации генов отечественных сортов мягкой пшеницы // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 1991а. – № 1. – С. 13–21.
21. Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ некоторых количественных признаков у яровой пшеницы Питик 62. I: Высота растения, продуктивная кустистость // Генетика продуктивности сельскохозяйственных культур. – Минск, 1978а. – С. 61–66.
22. Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ некоторых количественных признаков у яровой пшеницы Питик 62. II: Длина главного колоса, число колосков в колосе, плотность колоса, время колошения. – Минск, 1978б. – С. 67–73.
23. Thomas J., Riedel E. and Penner G. An efficient method for assigning traits to chromosomes // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 119, N 1-2. – 2001. – P. 217–221.
24. Vanzetti L. S., Brevis J. C., Dubcovsky J., Helguera M. Identification of microsatellites linked to *Lr47* // *Electronic Journal of Biotechnology* (ISSN: 0717-3458). – 2006. – Vol. 9, N 3.
25. Sandhu D., Champoux J. A., Bondareva S. N. and Gill K. S. Identification and Physical Localization of Useful Genes and Markers to a Major Gene-Rich Region on Wheat Group 1S Chromosomes // *Genetics*. – 2001. – Vol. 157. – P. 1735–1747.
26. Roberts J. J., Gillum R. L. Chromosome location of the H5 gene for resistance to the Hessian fly in wheat // *The Journal of Heredity*. – 1984. – Vol. 75, N 2. – P. 147–148.
27. Law C. N., Worland A. J., Giorgi B. The genetic control of ear-energence time by chromosome 5A and 5D of wheat // *Heredity*. – 1976. – Vol. 36. – P. 49–58.
28. Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Каминская Л. Н., Яцевич А. П. Создание и изучение новых серий моносомных линий яровой пшеницы // Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук. – 1977. – № 1. – С. 33–38.
29. Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ в генетических исследованиях пшеницы. – Минск, 1984. – 110 с.
30. Майстренко О. И., Трошина А. В. Выделение некоторых типов анеуплоидов по фенотипу при межсортовом замещении хромосом у пшеницы // В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. – Новосибирск, 1973. – С. 152–168.
31. Joshi B. C., Sawhney R. N., Singh D., Kumar S. Genetic control of bipolar segregation of homologous chromosomes and integrity of the centromere in *Triticum* // *Caryologia*. – 1970. – Vol. 23, N 3. – P. 359–362.
32. Person C. Some aspects of monosomic wheat beeding // *Can. J. Bot.* – 1956. – Vol. 34, N 1. – P. 60–70.

33. McGinnis R. C., Campbell A. B. A case of maintainable hypoploid variability in a *Triticum aestivum* L. cross // Can. J. Gen. Cytol. – 1960. – Vol. 2. – P. 47–56.
34. Зайцева Э. А., Майстренко О. И. Смена телоцентрика у дисомных гибридов пшеницы с нехваткой одного плеча хромосомы в наборе // Вопросы теоретической и прикладной генетики. – Новосибирск, 1975. – С. 53–54.
35. Зайцева Э. А. Стабилизация мейоза в системе беккроссов при получении моносомной серии по сорту Саратовская 29 // Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. – Новосибирск, 1973. – С. 107–125.
36. Sasaki M., Morris S., Schmidt J. W., Gill B. S. Metaphase I studies on F1 monosomics from crosses between the Chinese Spring and Cheyenne common wheat varieties // Can. J. Gen. Cytol. – 1963. – Vol. 5. – P. 318–325.
37. Law C. N., Worland A. J. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis // In: Plant. Breed. Inst. Ann. ReP. Cambridge. – 1972, part 4. – P. 25–65.
38. Sears E. R. Cytogenetic studies with polyploidy species of wheat II: Additional chromosomal aberration in *Triticum vulgare* // Genetics. – 1944. – Vol. 29. – P. 236–246.
39. Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Изучение частоты функционирующих гамет у моносомных линий яровой пшеницы // Доклады АН БССР. – 1980. – Т. 24, № 4. – С. 373–375.
40. Яцевич А. П. Создание серии моносомных линий яровой пшеницы Опал, ее изучение и использование в генетико-селекционных исследованиях // Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Минск, 1987. – 174 с.
41. Dylenok L. A., Khotyleva L. V., Khomich E. A., Yatsevich A. P. A new method for developing a series of monosomic lines of spring wheat Opal // EWAC Newsletter. (Gatersleben, Germany). – 1995. – P. 24–25.
42. Quarrie S. A., Quarrie S. P., Radošević R. et al. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes // Journal of Experimental Botany. – 2006. – Vol. 57, N 11. – P. 2627–2637.
43. Breseghello F., Sorrells M. QTL analysis of kernel size and shape in two hexaploid wheat mapping populations // Field Crops Research. – 2007. – Vol. 101, N 2. – P. 172–179.
44. Walter M. H. Regulation of lignification in defense // Gene involved in plant defense; Eds. T. Boller and F. Meins. – Springer-Verlag. New-York, 1992. – P. 327–352.
45. Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. – М., 1980. – 384 с.
46. McNeal F. H., Berg M. A., Klages M. C. Evaluation of semi-dwarf selections from a spring wheat breeding program // Agr. J. – 1960. – Vol. 52, N 12. – P. 710–712.
47. Kumar S., Ransel M. C., Linght H., Swaminathan M. S. Pathways of height reduction in induced in barley // Z. Pflanzenzücht. – 1967. – Bd. 57, N 4. – S. 317–324.
48. Кумаков В. А. Биологические основы возделывания яровой пшеницы по интенсивности технологии. – М., 1988. – 104 с.
49. Lupton F. S. The use of grain yield in wheat in term of photosynthetic ability and efficiency of translocation // Ann. Appl. Biol. – 1968. – Vol. 61. – P. 108–119.
50. Chowdhry A., Saleem M., Alam K. Relation between flag leaf, yield of grain and yield components in wheat // ExP. Agr. – 1976. – Vol. 12, N 4. – P. 411–415.
51. Khotyleva L. V., Dylenok L. A., Jatcevich A. P. Studies of flag leaf size and stomatal size and frequency using monosomic lines of spring wheat // EWAC Newsletter. – Cambridge, 1986. – P. 35–38.
52. Дыленок Л. А., Хотылева Л. В., Яцевич А. П. Моносомный анализ размеров флагового листа у яровой пшеницы // Доклады АН БССР. – 1980. – Т. 24, № 4. – С. 948–951.
53. Дыленок Л. А., Хотылева Л. В., Яцевич А. П. Использование моносомных линий яровой пшеницы для изучения генетического контроля частоты и размеров устьиц флагового листа // Доклады АН БССР. – 1981. – Т. 25, № 8. – С. 753–755.
54. Lupton F. S. The use of physiological characters in breeding for yield in wheat // Qual. Pl. Mat. Veg. – 1966. – Vol. 13. – P. 375–376.
55. Гончаров Н. П. Локализация генов у мягкой пшеницы. – Новосибирск, 1992. – 150 с.
56. Хомич Е. А. Влияние моносомии и замещения цитоплазмы на формирование признаков яровой пшеницы в онтогенезе // Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Минск, 1993. – 20 с.

57. Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Яцевич А. П., Хомич Е. А. Эффект моносомии и замены цитоплазмы в формировании высоты растения яровой пшеницы // Доклады АН Беларуси. – 1993. – Т. 37, № 5.
58. Бочев Б., Гаева Г. Генетичен контрол на основните морфобиологични и стопански при-  
знаци на цени сортове от *Triticum aestivum* L. 1. Структурни елементи на добива и восочна на  
растенията // Генетика и селекция. – 1987. – № 4. – С. 289–298.
59. Дыленок Л. А., Хотылева Л. В., Хомич Е. А. Генетический контроль формирования листо-  
вой поверхности у яровой пшеницы с использованием анеуплоидов // Доклады АН Беларуси. –  
1991. – Т. 35, № 10. – С. 935–938.
60. Dylenok L. A., Yatsevich A. P., Khotyleva L. V., Khomich E. A. Effect of different cytoplasms on  
nuclear genome expression of Opal monosomic lines // EWAC Newsletter (Cordoba, Spain). – 1992. – P. 28.
61. Дыленок Л. А., Яцевич А. П., Куделко Л. И., Анисимова Н. В. Генетическая изменчивость  
дисомных линий пшеницы в зависимости от исходного моносомика // Весці АН Беларусі. Сер.  
біял. навук. – 1994. – № 2. – С. 33–38.
62. Анисимова Н. В. Анеуплоидия как фактор формирования генетической изменчивости  
у пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Минск, 1996. – 19 с.
63. Шаптуренко М. Н. Молекулярно-генетическая гетерогенность дисомных линий пшеницы  
Опал, как показатель их селекционной ценности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. –  
Минск, 2004. – 20 с.
64. Shapturenko M. N. Genetic variability in disomic lines of common wheat Opal // 12th Interna-  
tional EWAC Workshop, Norwich, UK, 1–6 July 2002. – P. 22.
65. Цильке И. А., Жарков Н. А. Сравнительное изучение моносомиков и дисомиков пшеницы  
Мильтурум 553 по элементам продуктивности // Науч.-техн. бюл. СибНИИРС. – 1981. – Вып. 6–7. –  
С. 44–49.
66. Хомич Е. А., Анисимова Н. В. Генетические исследования пшеницы с использованием  
анеуплоидов // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1996. – № 1. – С. 68–72.
67. Шаптуренко М. Н., Хотылева Л. В. Пути формирования генетической изменчивости  
у дисомных линий мягкой яровой пшеницы Опал // Доклады НАН Беларуси. – 2002. – Т. 46, № 6. –  
С. 71–73.
68. Шаптуренко М. Н., Куделко Л. И., Яцевич А. П., Хотылева Л. В. Формирование нового ис-  
ходного материала на основе генетической гетерогенности дисомных растений пшеницы из по-  
томства анеуплоидов // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 11. – С. 1498–1504.
69. Шаптуренко М. Н. Генетическая гетерогенность дисомных линий яровой пшеницы Опал  
и оценка сопряженности методов ее определения // Доклады НАН Беларуси. – 2004. – Т. 49, № 2. –  
Р. 82–85.
70. Larsen J. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat *Triticum*  
*aestivum* // Fourth Int. Wheat-Genet. Symp. – Missouri, 1973. – P. 87–93.
71. Шаптуренко М. Н., Анисимова Н. В., Яцевич А. П. Серия дисомных линий яровой пшени-  
цы Опал // Каталог нового оригинального генофонда хозяйственно-полезных растений, получен-  
ных с использованием генетических методов и биотехнологии / под ред. акад. НАН Беларуси  
Л. В. Хотылевой. – 2005. – С. 9–12.
72. Khotyleva L. V., Kudelko L. I., Anisimova N. V. The combining ability of disomic lines extracted  
from Opal monosomics for characters of the leading tiller // EWAC Newsletter, 1995. – P. 21–24.
73. Анисимова Н. В., Куделко Л. И., Дыленок Л. А., Хотылева Л. В. Комбинационная способ-  
ность дисомных линий яровой пшеницы Опал по признакам продуктивности растения // Доклады  
АН Беларуси. – 1995. – Т. 39, № 3. – С. 59–63.
74. Шаптуренко М. Н., Анисимова Н. В. Перспективы использования дисомного потомства  
анеуплоидов пшеницы в селекции на продуктивность // Материалы Международной конференции  
«Клеточные ядра и пластиды растений: биохимия и биотехнология», Минск, 26–28 мая 2004 г. –  
С. 58–63.
75. Kudelko L. I., Anisimova N. V., Dylenok L. A., Yatsevich A. P., Shapturenko M. N. Use  
of Opal disomic lines for studying heterosis in wheat // Abstract of the 11th EWAC Conference dedicated  
of the memory of O. I. Maystrenko, Novosibirsk, Russia, 24–28 July, 2000. – P. 90–91.

76. Шантуренко М. Н., Хотылева Л. В. Сопряженность эффекта гетерозиса у пшеницы с уровнем генетической гетерогенности родительских форм // Report of the VIII Geneticist's and Breeder's Congress of Moldova. 29–30 September 2005. Chishinau. – P. 225–230.

77. Morris R., Sears E. R. Wheat and wheat improvement // Quisenberry. – Maddison, 1967. – P. 19–87.

78. Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск, 2002. – 251 с.

79. Smith O. S., Smith J. S. C., Bowen S. L., Tenborg R. A., Wall S. J. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F1 grain yield, grain yield heterosis, and RFLPs. // Theor. Appl. Genet. – 1990. – Vol. 80. – P. 833–840.

80. Dhillon B. S., Boppenmaier J., Pollmer W. G., Herrmann R. G., Melchinger A. E. Relationship of restriction fragment length polymorphisms among European maize inbreds with ear dry matter yield of their hybrids // Maydica. – 1993. – Vol. 38. – P. 245–248.

81. Diers B. W., McVetty P. B. E., Osborn T. C. Relationship between heterosis and genetic distance based on restriction fragment length polymorphism markers in oilseed rape (*Brassica napus* L.) // CroP. Sci. – 1996. – Vol. 36. – P. 79–83.

82. Zhang Q., Gao Y. J., Saghai M. A., Yang S. H., Li J. X. Molecular divergence and hybrid performance in rice // Molecular. Breed. – 1995. – Vol. 1. – P. 133–142.

83. Xiao C. Liu, Jian L. Wu. SSR heterogenic patterns of parents for marking and predicting heterosis in rice breeding // Molecular Breeding. – 1998. – Vol. 4. – P. 263–268.

84. Tersac M., Blanchard P., Brunel D., Vancourt P. Relations between heterosis and enzymatic polymorphism in populations of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Genet. – 1994. – Vol. 88. – P. 49–55.

85. Cheres M. T., Miller J. F., Crane J. M., Knapp S. Genetic distance as a predictor of heterosis and hybrid performance within and between heterotic groups in sunflowers // Theor. Appl. Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 889–894.

86. Perenzin M., Corbellini M., Accerbi M., Vaccino P., Borghi B. Bread wheat: F1 hybrid performance and parental diversity estimates using molecular markers // Euphytica. – 1998. – Vol. 100. – P. 273–279.

87. Moll R. H., Lonquist J. H., Velez Fortuno J., Johnson E. C. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize // Genetics. – 1965. – Vol. 52. – P. 139–144.

88. Becker H. C., Link W. Heterosis and hybrid breeding // Vortr. Pflanzenzüchtg. Mendel Centenary Congress. – 2000. – Vol. 48. – P. 319–327.

89. Melchinger A. E. Genetic diversity and heterosis // Genetics and exploitation of heterosis in crops; eds. C. G. Coors and S. Pandey. – Amer. Soc. Agr. Madison, Wisconsin, 1999. – P. 99–118.

90. Кирцова М. В., Иванова С. В., Долгодворова Л. И., Толстова Л. В. Генетические маркеры в модели гетерозиготности томата // Молекулярно-генетические маркеры растений: Тез. докл. междунар. конф. – Киев, 1996. – С. 22–23.

91. Shamsuddin A. K. M. Genetic diversity in relation to heterosis and combining ability in spring wheat // Theor. Appl. Genet. – 1985. – Vol. 70. – P. 306–308.

## Глава 10

### ОРГАНИЗАЦИОННЫЕ ОСНОВЫ РАБОТЫ С ГЕНЕТИЧЕСКИМИ РЕСУРСАМИ РАСТЕНИЙ В ЕВРОПЕ И БЕЛАРУСИ

#### 10.1. Основные цели работы с генетическими ресурсами растений

Что же такое «генетические ресурсы растений»? Наиболее широкое определение дает Конвенция о биологическом разнообразии: «Генетические ресурсы (растений) означают любой материал (растительного происхождения), содержащий функциональные единицы наследственности и представляющий фактическую или потенциальную ценность» [1]. В практическом приложении под генетическими ресурсами растений, как правило, подразумевают живые растения и жизнеспособный семенной (посадочный) материал (гермоплазму), включая органы для вегетативного размножения. Отличие от растительных ресурсов в целом заключается в целях и порядке использования генресурсов растений: интерес представляют не потребительские качества материала, а его наследственные свойства.

Каковы основные цели работы с генетическими ресурсами растений?

Их две. Главной предпосылкой изучения генетического фонда растительного мира является поиск новых видов и форм, а также глубокое исследование уже имеющегося материала для использования в будущем в хозяйственной деятельности, как правило, опосредованно через селекцию. Вторая цель – это сохранение биологического разнообразия культурной и дикой флоры как для повышения устойчивости биоценозов в целом (включая животный мир), так и для поддержания традиционных знаний, основанных на использовании местной флоры и стародавних сортов растений.

#### 10.2. Сохранение генофонда растений

##### 10.2.1. Способы сохранения

##### 10.2.1.1. Классификация способов сохранения

Сохранение биологического разнообразия растительного мира осуществляется в рамках природных экосистем и естественных мест произрастания, т. е. *in situ* (в отношении культивируемых видов это та среда, в которой они приобрели свои отличительные признаки), а также вне естественных мест произрастания – в ботанических садах, генетических банках и полевых коллекциях, т. е. *ex situ*.

##### 10.2.1.2. Сохранение *in situ*

Сохранение биоразнообразия растений *in situ* включает в себя, главным образом, установление особо охраняемых территорий, как правило, отличающихся природным богатством флоры. В отношении хозяйственно значимых видов рас-

тений (*target species*), главной и долгосрочной целью сохранения *in situ* является охрана, мониторинг состояния и поддержание конкретных ценных с практической точки зрения популяций в естественных условиях таким образом, чтобы эволюционный процесс продолжался, способствуя изменчивости в генетическом пуле популяции. Это позволит виду адаптироваться к постепенным изменениям в окружающей среде – глобальному потеплению, изменению режима выпадения осадков, воздействию кислотных дождей [2].

Кроме этого, по многим хозяйственно значимым видам принимаются именно меры сохранения *in situ*, так как их хозяйственное использование проводится непосредственно в естественных условиях. В качестве примера можно привести природные популяции лесных пород деревьев.

Для селекции сохранение диких популяций родственными окультуренным растениям видов служит природным генетическим резерватом полезных признаков. В этом случае отсутствует опасность генетической эрозии, неизбежной при сохранении подобного материала, обладающего высокой степенью изменчивости признаков, в искусственных условиях. В качестве примеров работы по сохранению *in situ* генетического разнообразия диких видов, родственников возделываемым, можно привести серию исследований Бюро по генетическим ресурсам (Франция) по видам *Beta vulgaris*, *Brassica insularis*, *Brassica oleracea* и *Olea europaea*; обширные исследования по сохранению *in situ* диких родственников хлебных культур на Ближнем Востоке в рамках проекта Ammiad по диким эмерам пшеницы (*Triticum dicoccoides*) и др. Примером работы по сохранению *in situ* диких родственников культурных растений в бывшем СССР являлось создание в 1981 г. резервата в Эребуни (Армения), занимавшего площадь в 89 га по обе стороны шоссе Ереван–Гарни, где сохранялись популяции *Triticum araraticum*, *T. boeoticum*, *T. urartu*, *Secale vavilovii* и *Hordeum spontaneum* [2].

Повышенное внимание в Европе уделяется сохранению стародавних местных сортов растений, так называемых «ландрасов» (landrace), которые приобрели свои отличительные признаки в результате многолетнего выращивания и сопутствующего отбора в крестьянских (фермерских) хозяйствах в конкретной местности. Такие сорта в силу длительного действия естественного отбора на фоне минимального использования средств интенсификации хорошо приспособлены к местным условиям, но, как правило, нетехнологичны и неконкурентоспособны при промышленном производстве, поэтому требуют особых мер для сохранения.

Стратегия поддержания «ландрасов» в европейских странах основана на осознании факта, что лучшим способом их сохранения является использование, и направлена на поддержание традиционного ведения домашнего хозяйства, включающего, помимо прочего, выращивание стародавних сортов при традиционном земледелии. Сохранение «ландрасов» через использование в крестьянских (фермерских) хозяйствах (на англ. яз. – on-farm conservation) является разновидностью сохранения *in situ*, иногда выделяемой в отдельную категорию – «*circa situm*» [2].



Сохранение генофонда и улучшение (селекция) сельскохозяйственных культур непосредственно связаны, поэтому выбор любой формы сохранения всегда обуславливается краткосрочностью потребностей в генресурсе растения у селекционеров. В этом смысле сохранение *in situ* менее привлекательно [2].

### 10.2.1.3. Сохранение *ex situ*

Необходимость мобилизации, концентрации и оперативного использования генресурсов растений в практических целях обусловила формирование сети научно-исследовательских учреждений, поддерживающих коллекции растений *ex situ* – ботанических садов, селекционных центров и специализированных генетических банков. Основные преимущества искусственного сохранения биоразнообразия растений – доступность генетического материала для быстрого использования, сравнительно малые затраты при больших объемах хранения, легкость учета генофонда. Главные же недостатки следующие [3]:

- сужение генетического разнообразия сохраняемых образцов, вплоть до потери ценных признаков и свойств, вследствие как ограниченности объема выборки из исходных популяций, так и последующего генетического дрейфа при малом объеме воспроизведения;
- увеличение вероятности биологического засорения и изменения структуры исходной популяции у перекрестноопыляемых видов;
- ограниченное генотипическое разнообразие материала, полученного при вегетативном размножении.

Следует также отметить, что многие дикие виды неспособны выживать в условиях *ex situ*.

Работа по сохранению природного биоразнообразия в условиях *ex situ* наиболее масштабно и эффективно, с точки зрения практической пользы, проводится в ботанических садах мира.

Быстрый прогресс в селекции растений и выход ее на ведущую роль в повышении продуктивности аграрного производства обусловил мощное развитие сети генетических банков – хранилищ гермоплазмы культивируемых видов и родственных им диких растений. И если в 20-х – 30-х годах XX в. усилиями Н. И. Вавилова и Гарри Харлана было положено начало работе по сбору генресурсов растений для использования в селекции, то уже в начале XXI в., т. е. спустя всего одну человеческую жизнь, в мире уже действует, по оценке Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO), около полутора тысяч генбанков, сохраняющих в общей сложности около 6 млн образцов растений. В Европейском регионе (включая Россию, закавказские страны, Турцию и Израиль) функционирует более 500 генбанков и других учреждений, поддерживающих в коллекциях в целом около 2 млн образцов [4].

## 10.2.2. Организационные основы сохранения *ex situ* в Европейском регионе на современном этапе

### 10.2.2.1. Крупнейшие генетические банки Европы

Наиболее обширным генетическим фондом значимых для сельского хозяйства растений и родственных им диких видов в Европе обладает ВИР – Всероссийский НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. Коллекции этого института формировались в течение 80 лет: в первые десятилетия – преимущественно путем экспедиционных сборов генетического материала во многих регионах мира, а в последнее время – в основном за счет поступления нового материала от отечественных и зарубежных селекционеров в рамках совместных исследований и обмена.

В ВИРе собран и поддерживается богатейший по объему и видовому разнообразию генофонд – около 325 тыс. образцов по 2160 хозяйственно значимым видам, которые представляют 376 различных родов (табл. 10.1, из доклада Т. Гавриленко на международном Симпозиуме по национальным программам исследования генресурсов растений, Люксембург, ноябрь 2006 г.). В мире только коллекции США, Китая и Индии превосходят ВИРовскую по объемам, однако по степени уникальности собранного материала они уступают ей.

Таблица 10.1. Состав коллекции ВИРа (хозяйственно значимые виды)

№ п/п	Культуры	Количество образцов
1	Пшеница	51651
2	Рожь, ячмень, овес	37337
3	Мелкосемянные зерновые	48024
4	Технические	27140
5	Кормовые	29702
6	Бобовые	47920
7	Клубневые	8924
8	Овощные и бахчевые	50274
9	Плодовые, ягодные и виноград	24457
	Всего	325339

В своей работе ВИР (С.-Петербург) опирается на сеть 12 собственных опытных станций, расположенных как в Европейской, так и Азиатской части России [5]:

**Полярная опытная станция** – за Полярным кругом (г. Кировск), создана в 1923 г.;

**Кубанская опытная станция** – Краснодарский край, с 1924 г.;

**Павловская опытная станция** – 30 км от Санкт-Петербурга, с 1926 г.;

**Дальневосточная опытная станция** – г. Владивосток, с 1929 г.;

**Майкопская опытная станция** – предгорная лесостепная зона Северо-Западного Кавказа (г. Майкоп), с 1930 г.;

**Волгоградская опытная станция** – Волго-Ахтубинская пойма, с 1932 г.;

**Московское отделение** – п. Михнево Ступинского района Московской области, с 1957 г.;

**Крымская опытно-селекционная станция** – г. Крымск, Краснодарский край, с 1958 г.;

**Астраханская опытная станция** – г. Астрахань, с 1966 г.;

**Дагестанская опытная станция** – г. Дербент, с 1969 г.;

**Екатерининская опытная станция** – г. Мичуринск Тамбовской области, с 1971 г.;

**Зейская опытно-селекционная станция** – центральный участок БАМ, с 1985 г.

Основной семенной фонд коллекции ВИРа в настоящее время перемещен из С.-Петербурга в специально созданное современное хранилище на Кубанской опытной станции, рассчитанное на хранение 350 тыс. образцов при температурах +4 °С и –18 °С.

Вторая в Европе по величине коллекция генетических ресурсов хозяйственно значимых видов растений собрана в Институте генетики растений и исследования культурных растений – ИРК (Гатерслебен, Германия). Генофонд ИРК помимо генбанка в Гатерслебене (88 510 образцов) поддерживается еще в трех точках – Гросс-Люзевице (коллекция картофеля, 5058 обр.), Малкове (масличные и кормовые растения, 6619 обр.) и Дрезден-Пильнице (плодовые – семечковые, косточковые, ягодные культуры и родственные дикие виды, около 3 тыс. обр.) [6].

В настоящее время в Германии проводится интеграция генофонда второй по величине национальной коллекции Федерального центра селекционных исследований по культивируемым растениям – BAZ (Брауншвейг), включающей около 45 тыс. образцов, в коллекцию ИРК. В свою очередь, генетический банк плодовых культур в Дрезден-Пильнице передается в ведение Института селекции плодовых культур (IOZ), являющегося структурным подразделением BAZ. Кроме этого, под управлением BAZ остается коллекция винограда (2582 обр.), поддерживаемая в Институте селекции винограда (IRZ) в Зибельдингене.

Третьей по значимости коллекцией культурных растений и родственных диких видов обладает Национальный институт сельскохозяйственных исследований – INRA (Франция). В подразделениях INRA собрано и поддерживается около 23 тыс. образцов зерновых культур, 8,3 тыс. зернобобовых, 4 тыс. линий и 1,3 тыс. популяционных сортов кукурузы, около 1,3 тыс. образцов кормовых культур, более 9 тыс. – овощных, 3,4 тыс. – картофеля, 2,5 тыс. – винограда (табл. 10.2) [7]. Кроме этого, здесь проводится сохранение, изучение и селекционное использование генетических ресурсов масличных культур (подсолнечник, рапс, соя), плодовых и декоративных растений.

Значительные по объему национальные коллекции сформированы в странах Центральной и Восточной Европы. В долгосрочном хранилище Польского Центра генетических ресурсов растений, действующем с 1981 г. в Институте селекции и акклиматизации растений – IHAR (Радиков), поддерживается коллекция семенного материала зерновых, зернобобовых, технических, овощных культур, многолетних трав, а также лекарственных и пряно-ароматических растений в количестве свыше 50 тыс. образцов. Около 6% образцов генофонда ежегодно предоставляется пользователям Польши и зарубежья [8].

Таблица 10.2. Коллекции INRA

№ п/п	Культуры	Количество образцов	№ п/п	Культуры	Количество образцов
	Зерновые, всего	23150	11	Кукуруза, всего	5300
	в том числе:			в том числе:	
1	пшеница мягкая	11900		линий	4000
2	пшеница твердая	2300		популяционных сортов	1300
3	родственные виды	1650		Овощные, всего	9250
4	ячмень	6000		в том числе:	
5	овес	500	12	баклажан	1400
6	тритикале	800	13	капуста	1300
	Зернобобовые, всего	8500	14	салат	700
	в том числе:				
7	горох	4000	15	дыня	1800
8	бобы	2300	16	перец	2200
9	люпин	2200	17	томат	1850
10	Картофель	3400	18	Виноград	2500

Коллекционный фонд Национального Центра генетических ресурсов растений Украины, являющегося подразделением Института растениеводства им. В. Я. Юрьева (ИР, Харьков), насчитывает 31 тыс. образцов по 17 культурам и, кроме этого, значительные коллекции по 94 культурам (всего – 23,5 тыс. обр.) поддерживаются на Устимовской опытной станции, также подразделении ИР (ранее станция входила в сеть ВИРа). Общий коллекционный фонд научно-исследовательских учреждений, участвующих в Украинской национальной программе по генресурсам растений, насчитывает около 126,4 тыс. образцов по 345 сельскохозяйственным культурам, представленным 1032 видами (из постера В. К. Рябчуна, представленного на международном Симпозиуме по национальным программам исследования генресурсов растений, Люксембург, ноябрь 2006 г.).

В Национальном семенном генбанке Болгарии (Институт генетических ресурсов растений им. К. Малкова, Садово), открытом в 1984 г., в настоящее время собрано около 50 тыс. образцов, представляющих более 300 видов растений [9]. В базовую коллекцию включено более 36 тыс. образцов, их сохранение проводится при –18 °С в герметичной таре.

Коллекция Нордического генбанка NGB (Альнарп, Швеция), играющего ведущую роль в области сбора, сохранения, изучения и документирования генресурсов растений в Североевропейском и Балтийском регионах, включает в настоящее время в общей сложности около 30 тыс. образцов [10].

#### ***10.2.2.2. Организация сохранения генресурсов растений на национальном уровне (на примере Чехии и Германии)***

**Чехия.** Национальная программа по генетическим ресурсам растений, сохранению и использованию биоразнообразия сельскохозяйственных культур реализуется под контролем Министерства сельского хозяйства с 1993 г. Испол-

нителями программы являются 12 НИИ и университетов, в том числе 2 государственных, 9 – частных и 1 – с совместной формой собственности. Координирует работу Исследовательский институт растениеводства – RICP (Прага), где создан генетический банк, включающий более половины национального генофонда хозяйственно значимых видов (зерновые, овощные и другие культуры) – 27,3 тыс. образцов.

Коллекции частных НИИ существенно меньше, однако каждое учреждение несет обязанности по поддержанию генресурсов конкретной культуры, в результате чего охваченным оказывается весь генофонд культивируемых видов и исключается ненужное дублирование (таблица 10.3; данные взяты из постера Л. Дотначила, К. Штольца, З. Стехно и И. Фаберовой, представленного на международном Симпозиуме по национальным программам исследования генресурсов растений, Люксембург, ноябрь 2006 г.).

**Таблица 10.3. Национальная программа Чехии по генресурсам растений – участвующие учреждения**

№ п/п	Учреждения	Форма собственности	Коллекции	Количество образцов, тыс. шт.
1	RICP (Прага)	госуд.	Зерновые, овощные и др.	27,3
2	ARI (Кромериц)	частн.	Зерновые: яровой ячмень, овес, рожь	5,3
3	AGRITEC (Сумперк)	частн.	Бобовые и прядильные культуры	4,6
4	RIP (Гавликов Брод)	частн.	Картофель	1,7
5	RIP (Головоши)	частн.	Плодовые растения	2,3
6	RIP (Трубско)	частн.	Кормовые растения (за исключением трав)	2,2
7	OSEVA-GRS (Зубри)	частн.	Травы	2,1
8	RIOP (Опава)	частн.	Масличные культуры	1,3
9	MUAF, FH (Ладнице)	совм.	Плодовые деревья, виноград и другие культуры	1,3
10	RIOG (Пруговице)	госуд.	Декоративные растения	1,4
11	HI (Затец)	частн.	Хмель	0,3
12	AMPELOS (Вербовец)	частн.	Виноград	0,3

Сохранение семенного материала в генбанке осуществляется при температуре –5 °С либо –18 °С. Для поддержания генофонда наиболее значимых вегетативно-размножаемых культур используется криосохранение.

Интересна организация доступа к образцам национального генофонда Чехии. В целом коллекции включают 1280 видов растений, представляющих 443 рода, при этом 74% образцов свободно доступны, 18,4% предоставляются после разрешения автора (либо владельца), а 5,7% недоступны, что вызвано, главным образом, ограниченностью запаса семян либо значительно понизившейся жизнеспособностью. Доступность образцов генеративно и вегетативно размножаемых культур сильно различается: соответственно 78,8 и 54,3% образцов могут быть предоставлены незамедлительно (категория «Y»). Значительная часть вегетативно размножаемых видов (44,4% образцов) предоставляется пользователям на условиях владельца – по обмену либо с компенсацией (за плату), что особенно акту-

ально для новых сортов. В этом случае необходимо предварительное двустороннее соглашение (образцы категории «L»). Информация о доступности того или иного образца представлена в специализированной информационной системе EVIGEZ.

Работа с генетическими ресурсами растений в Чехии опирается на национальные правовые акты:

- Законодательный Акт № 134/999 – принятие условий Конвенции о биоразнообразии;
- Акт 148/2003 и соответствующее Положение 458/2003 – по «Сохранению и использованию генетических ресурсов растений и микроорганизмов, важных для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства».

Финансирование работ по национальной программе в учреждениях-исполнителях осуществляется министерством сельского хозяйства Чехии и носит не конкурсный, а обязательный характер, но при этом инвестиции для закупки оборудования в рамках национальной программы не выделяются.

**Германия.** Работа с генетическими ресурсами сельскохозяйственных и плодовых культур в Германии проводится в рамках национальной программы, разработанной в 2002 г. Министерством сельского хозяйства, продовольствия и защиты потребителя. Общее управление осуществляется Совещательным координационным комитетом по генресурсам растений ВЕКО, куда входит 18 представителей из федерального и земельных правительств, научно-исследовательских, селекционных учреждений и неправительственных (общественных) организаций (из постера З. Гаррера, М. Гаверкампа и Ф. Бегеманна, представленного на международном Симпозиуме по национальным программам исследования генресурсов растений, Люксембург, ноябрь 2006 г.).

Работа ВЕКО поддерживается тематическими рабочими группами, осуществляющими организационную и консультативную помощь учреждениям, участвующим в программе. В настоящее время действует две группы:

- по работе с генресурсами растений *in situ* и *on-farm*;
- по национальной поддержке Европейской Кооперативной Программы по генетическим ресурсам растений ECPGR.

То, что в программе задействован широкий спектр организаций, позволило эффективно распределить обязанности, придало комплексность не только научной стороне исследований, но и практическому использованию генетических ресурсов растений (табл. 10.4) [11].

**Таблица 10.4. Организации, задействованные в Национальной программе по генетическим ресурсам сельскохозяйственных и плодовых культур Германии**

№ п/п	Участвующие организации	Выполняемые функции
<i>Государственные органы</i>		
1	Федеральное министерство сельского хозяйства, продовольствия и защиты потребителя (BMVEL)	Разработка стратегии национальной программы по генресурсам растений и соответствующей нормативно-правовой базы



№ п/п	Участвующие организации	Выполняемые функции
2	Федеральное министерство образования и научных исследований (BMBF)	Поддержка и финансирование в рамках специальных проектов научных исследований по идентификации, сохранению и устойчивому использованию генресурсов растений для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве. Совместно с земельными правительствами осуществляет содействие организациям, входящим в Ассоциацию национальных исследовательских центров Гельмгольца и Ассоциацию Лейбница, которые ведут исследования по генресурсам растений
3	Федеральное министерство по экономическому сотрудничеству и развитию (BMZ)	1) Участие в разработке глобальных программ по генресурсам растений; 2) Разработка дву- и многосторонних стратегий финансирования международных проектов со странами-партнерами; 3) Содействие развитию сотрудничества с неправительственными организациями; 4) Контроль эффективности финансирования проектов
4	Земельные правительства (Lander)	Исполнение на местном уровне нормативно-правовых актов, принятых по генресурсам растений федеральными органами и в рамках ЕС
<i>Научно-исследовательские учреждения и агентства федерального и земельного подчинения</i>		
5	Институт генетики растений и исследования сельскохозяйственных растений (IPK, Гатерслебен)	Сбор, изучение, сохранение и распространение генресурсов растений. В общей сложности коллекция включает более 100 тыс. образцов, представляющих 2150 видов, относящихся к 600 родам. Около 20% коллекции составляют оригинальные образцы, непосредственно собранные генбанком. Около 21,5 тыс. образцов ежегодно распространяется пользователям
6	Федеральный центр селекционных исследований культивируемых растений (BAZ)	Разработка научных основ использования генресурсов растений в селекции, поддержание коллекций: базовой (более 10 тыс. образцов), активной (более 45 тыс. образцов, относящихся к 227 родам), а также коллекции винограда в Зибельдингене, IRZ (около 2,6 тыс. образцов). Проведение долгосрочных исследований в рамках Глобального плана действий по генресурсам растений (FAO), в частности по сохранению <i>in situ/on-farm</i> . Поддержание международных баз данных по генофонду <i>Vitis, Beta, Avena</i>
7	Федеральный центр по сельскохозяйственным исследованиям (FAL)	Внедрение научных разработок по генресурсам растений в производство
8	Центр по документированию и информации в сельском хозяйстве Германии (ZADI)	Информационный центр по биоразнообразию IBV (подразделение ZADI) осуществляет информационную поддержку сохранения и использования генетических ресурсов для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве, лесоводстве и рыбоводстве

№ п/п	Участвующие организации	Выполняемые функции
9	Институт по изучению хмеля имени Ганса Пфюльфа Баварского государственного исследовательского центра по агрономии (LBP)	Поддержание и практическое использование генофонда хмеля: около 150 сортов, 15 тыс. материнских и 6 тыс. отцовских селекционных образцов, 200 диких образцов хмеля
10	Государственный институт земледелия земли Баден-Вюртемберг в Форхайме (MLR)	Поддержание коллекции табака (750 образцов)
11	Федеральное агентство по регистрации и охране новых сортов растений (BSA)	Регистрация и охрана новых сортов растений
12	Федеральное агентство по охране природы (BfN)	Охрана природы и рациональное землепользование (работа на национальном и международном уровне)
<i>Ассоциации</i>		
13	Ассоциация сельскохозяйственных товариществ Германии (VLK)	Проведение обучения членов Ассоциации (девять товариществ и другие сельскохозяйственные ассоциации и компании)
14	Ассоциация по поддержке селекции растений в частных фирмах Германии (GFP)	Внедрение научных разработок в мелких и средних селекционных фирмах (всего – 30 членов)
15	Ассоциация ботанических садов	Сбор, сохранение и практическое использование генофонда декоративных культур (86 ботанических садов)
16	Ассоциация по органическому (биологическому) земледелию (CAGOL)	Внедрение научных разработок в фермерских хозяйствах, ведущих органическое земледелие
17	Ассоциация по сохранению, восстановлению и использованию сельскохозяйственных культур (KERN)	Неправительственная организация по содействию реализации положений Конвенции о биоразнообразии и Глобального плана действий по сохранению и устойчивому использованию генресурсов растений для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве, в политическом, организационном, финансовом и практическом контексте

Несмотря на большое количество коллекций, поддерживаемых в частных фирмах Германии, подавляющая часть генофонда хозяйственно значимых видов сосредоточена в генбанках двух государственных учреждений – IPK и BAZ.

В настоящее время, как указывалось выше, проводится работа по интеграции коллекции BAZ в IPK, т. е. из института, подчиняющегося министерству сельского хозяйства (BMVEL), в институт, который входит в Ассоциацию Лейбница (ассоциация неуниверситетских научно-исследовательских учреждений).

Из всех стран Европейского региона в Германии наиболее развита информационная система по генетическим ресурсам растений, и уделяется особое внимание использованию информационных технологий в этой области научных исследований.

Онлайновая информационная система GENRES (<http://www.genres.de>) связана с федеральной поисковой системой по генресурсам растений BIG (<http://www.big-flora.de>), позволяющей проводить поиск (по таксонам) как в коллекциях *ex situ*

генбанков и ботанических садов, так и *in situ* по карте. По некоторым сельскохозяйственным культурам, в частности по ячменю, картофелю и некоторым видам плодовых, доступна не только паспортная, но и описательная информация по хозяйственной ценности образцов, в рамках информационной системы EVA (<http://www.genres.de/eva>).

### 10.2.2.3. Международное сотрудничество

**Bioversity International (IPGRI) и ECPGR.** По инициативе FAO и Программы развития ООН (UNDP) в 1974 г. в Риме был учрежден Международный Совет по генетическим ресурсам растений (IBPGR), а впоследствии создан Международный Институт генетических ресурсов растений (IPGRI), ставший преемником IBPGR в 1994 г. [12]. В настоящее время институт носит имя Bioversity International (BI) и является ведущим в системе Консультативной Группы по сельскохозяйственным исследованиям (CGIAR) при FAO, которая включает 15 международных научно-исследовательских центров и действует на основании многостороннего соглашения (46 государств и 17 международных организаций и частных фондов; из бывшего СССР в соглашении участвует Российская Федерация) [13].

Bioversity International разрабатывает научные и прикладные основы работы с генетическими ресурсами растений для решения глобальных проблем голода, сохранения биоразнообразия и устойчивого ведения сельского хозяйства в тесной связи с FAO, Всемирной Организацией здравоохранения (ВОЗ), а также ЮНЕСКО, ЮНЕП, UNDP и другими программами ООН. Разработки BI внедряются через сеть сотрудничающих национальных исследовательских центров по всему миру.

Начиная с 1980 г., BI осуществляет координацию работы по сохранению и использованию генофонда хозяйственно значимых видов растений в Европе в рамках Кооперативной программы (ECPGR). В общей сложности в программе участвуют 38 стран, включая Прибалтику, Закавказье, Турцию и Израиль [14]. Шесть государств – Беларусь, Босния и Герцеговина, Люксембург, Молдова, Россия и Украина – приглашены к сотрудничеству.

В настоящее время ECPGR структурно включает шесть рабочих сетей по группам культур, а также три специализированные сети по документированию, сохранению *in situ/on-farm* и межрегиональному сотрудничеству (рис. 10.1) [15].

Решения принимаются Руководящим Комитетом, состоящим из Национальных координаторов программы, которые представляют каждую страну-участницу.

**ECCDBs и EURISCO.** Первостепенное значение для поиска необходимого генетического материала имеет доступность информации об имеющемся у держателей коллекций фонде. Рабочими группами, действующими в рамках ECPGR, сформированы Европейские центральные базы данных (ECCDBs) по 60 сельскохозяйственным культурам. В данном конкретном случае международное сотрудничество оказалось весьма эффективным с точки зрения распределения обязанностей между генбанками Европейского региона по созданию и поддержанию электронных баз данных по конкретным видам [15].

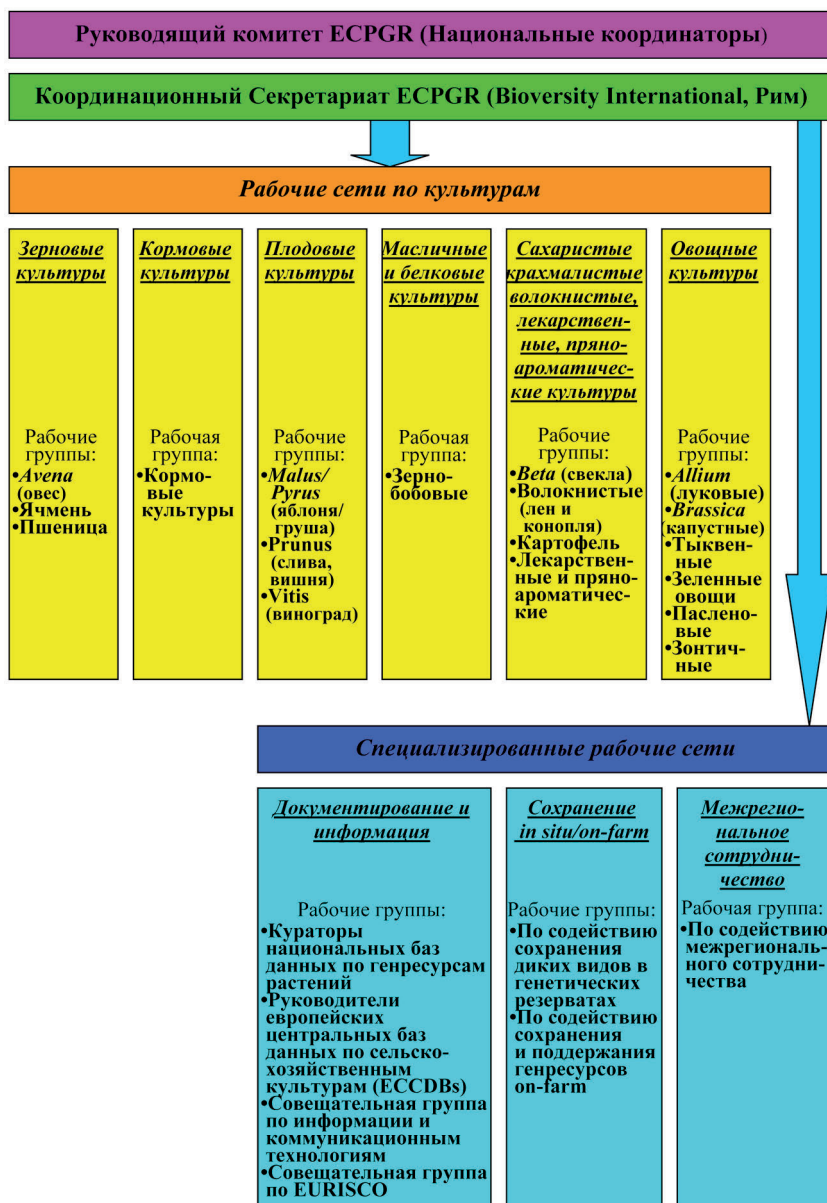


Рис. 10.1. Организационная структура Европейской Кооперативной Программы по генетическим ресурсам растений (ECPGR)

Необходимо отметить, что информация, включенная в базы данных по ряду культур, доступна только для участников соответствующих рабочих групп ECPGR.

Начиная с 2003 г., работает общедоступная европейская поисковая система по генетическим ресурсам растений EURISCO – результат проекта EPGRIS, реализованного в рамках ECPGR. Данный поисковик позволяет получать информацию

по коллекционным образцам всех хозяйственно значимых видов в европейских генбанках. Данные в EURISCO представлены согласно дескрипторам, разработанным при участии FAO и IPGRI [16], а именно: сведения о названии, коллекционном номере, происхождении (либо месте сбора) образца; его таксономическая характеристика; способ хранения и учреждение-держатель; биологический статус (дикое растение либо культивируемый сорт). Какая-либо информация описательного плана, касающаяся хозяйственной ценности образца, в EURISCO не включена.

В настоящее время в EURISCO содержатся данные об одном миллионе образцов. Информация собирается и поступает через 39 национальных инвентаризационных служб (National Inventories) [17]. Они, в свою очередь, осуществляют сбор данных по коллекционному фонду учреждений в своей стране и формирование электронного каталога в соответствии с требованиями дескрипторов EURISCO. Хранение собранной информации осуществляется на сервере Нордического генбанка. В 2007 г. Секретариатом ECPGR предложено начать формирование в EURISCO отдельной базы данных по генресурсам растений Европы *in situ*.

**AEGIS.** В 2004 г. в рамках ECPGR стартовал проект по созданию Европейской интегрированной системы генбанков (AEGIS). Следует отметить, что частично необходимость формирования децентрализованной системы, включающей генбанки всех стран Европы, была обусловлена неудачей в попытке создания региональной европейской сети на основе четырех крупных субрегиональных центров гермоплазмы в основных природно-климатических зонах Европы (решение EUCARPIA от 1968 г.): Измире, Турция (создан в 1964 г.), Бари, Италия (1969), Брауншвейге, Германия (1970) и Лунде, Швеция (1979) [4]. Отмечается, что из данных центров только Нордический генбанк (NGB) в Швеции в настоящее время в полном объеме выполняет функции по сохранению генресурсов и предоставлению материала и информации о генофонде растений для нужд сельского хозяйства и садоводства в северном регионе Европы (Дания, Исландия, Норвегия, Финляндия, Швеция, а также страны Балтии).

Стратегический переход к созданию децентрализованной системы генбанков, основанной не на субрегиональном делении, и даже не на распределении между генбанками обязанностей по сохранению генресурсов какой-то определенной культуры (crop basis), а на поддержании в конкретной точке конкретного образца (accession basis), по идее Bioversity International, имеет следующие преимущества:

- биологически, природно-климатически и экономически целесообразнее проводить воспроизведение, описание, оценку и исследование генетического материала в местности, удовлетворяющей требованиям каждого конкретного образца в наибольшей степени;
- различия в природных условиях, историко-культурных традициях обуславливают разную специализацию и соответственно разные подходы к выбору видов сельскохозяйственных культур и методов их изучения в различных странах; выбор места исследования определяется преобладающей специализацией, что способствует эффективности работы и использованию ее результатов;

- координация работы и разделение обязанностей по сохранению коллекций генресурсов растений между разными генбанками встречаются все еще редко; узконаправленные, несвязанные приоритеты исследований при отсутствии региональной координации приводят к неэффективному расходованию средств на поддержание и сохранение генетического материала и низкой степени его изученности; интеграция позволит более четко установить приоритеты, разделить обязанности и материальные ресурсы на региональном уровне;

- тесное сотрудничество между учреждениями, поддерживающими коллекции гермоплазмы, позволит разработать и внедрить единые стандарты качества сохранения материала и повысить степень доверия внутри интегрированной системы;

- согласно оценке FAO, в 1998 г. лишь 35% сохраняемого в генбанках мира генетического материала являлось уникальным, а остальной дублируется в нескольких коллекциях; стоимость поддержания одного и того же образца в нескольких точках высока, особенно для вегетативно размножаемых и поддерживаемых *in vitro* видов; правда, отмечается, что, с другой стороны, стоимость идентификации дублетов также очень высока, и это может предполагать сохранение дублетов (в особенности для сохраняемых семенами образцов) более дешевым, нежели их идентификацию;

- интегрированный подход к сохранению *ex situ* позволит укрепить связи с сохранением *in situ* в Европейском регионе; такой взаимодополняющий подход повысит надежность сохранения материала, даст возможность комбинировать статичное сохранение *ex situ* с динамичным, подверженным эволюционным изменениям сохранением *in situ*; в результате повысится качество сохраняемого генетического материала и будут получены знания о происходящих эволюционных изменениях.

В качестве единицы хранения в рамках AEGIS принято использовать «наиболее оригинальный образец» (Most Original Accession, MOA), под которым подразумеваются оригинальные семена, либо образец семян, генетически наиболее близкий к оригинальной популяции, которую он должен представлять. Для вегетативно размножаемых культур в этом случае используется термин «наиболее соответствующий образец» (Most Appropriate Accession, MAA). В идеале такой наиболее соответствующий образец должен иметь название, присвоенное ему в стране происхождения либо данное в процессе интродукции из другого региона мира, быть чистым от вирусной инфекции либо иметь высокую степень оздоровленности, сопровождаться паспортными данными, иметь характеристику по морфологическим признакам либо молекулярно-генетическим маркерам.

Выбор наиболее оригинальных образцов и формирование общих популяций в рамках AEGIS будет проводиться рабочими группами ECPGR. По каждой конкретной культуре соответствующая рабочая группа определяет сотрудничающие генбанки либо учреждения. Кроме этого, в задачи рабочих групп входит разработка и контроль выполнения ежегодных планов по сохранению, воспроизведению, документированию, характеристике и оценке коллекций, а также контроль качества семян. Возможным вариантом является установление рабочей группой какой-либо Координирующей (головной) организации по конкретной культуре.



На национальном уровне процесс представления образцов по всем культурам и их включение в коллекции AEGIS контролирует Национальный координатор ECPGR. В его обязанности входит также организация предоставления образцов коллекций AEGIS пользователям.

Необходимым условием эффективности Европейской интегрированной системы генбанков является свободный доступ к информации о коллекционном фонде AEGIS, в первую очередь, через Интернет. Базой для информационного сопровождения AEGIS служит EURISCO.

Первый этап проекта AEGIS (2004–2006) был посвящен разработке организационных, структурных, технических, правовых и финансовых основ сохранения генетических ресурсов растений в рамках интегрированной системы генбанков. В качестве модельных были выбраны четыре рода сельскохозяйственных культур, различающихся по биологии, в том числе способам размножения:

- *Allium* (лук)
- *Avena* (овес)
- *Brassica* (капуста)
- *Prunus* (вишня, слива)

В течение трех лет совместной работы ученых из разных стран в рамках соответствующих рабочих групп был проведен поиск рациональных путей сохранения, характеристики и оценки генофонда указанных культур и сделан ряд выводов и рекомендаций. Ниже приведены наиболее значимые из них.

Группа *Allium* [18].

Технология *in vitro* непригодна для длительного сохранения вегетативно размножаемых видов лука, таких, как чеснок, лук-шалот и др., вследствие накопления скрытой бактериальной инфекции. Возможно очищение семенного материала методом меристемной культуры, однако при ограниченности ресурсов предпочтительнее использовать криосохранение инфицированного материала (который впоследствии можно очистить), чем поддерживать чистые от вирусов полевые и *in vitro* коллекции.

Таким образом, необходимым условием для поддержания коллекции наиболее соответствующих образцов у вегетативно размножаемых видов лука является развитие сети криохранилищ. Исходя из имеющихся на данный момент технических возможностей, за основу принята трехсторонняя (Чехия, Германия, Польша) модель для криосохранения.

При криосохранении время от извлечения из хранилища до предоставления пользователям семенного материала (луковиц) составляет один год.

Стоимость поддержания полевой коллекции, включающей 2500 образцов лука, в ИРК Гатерслебен составляет 150 000 евро ежегодно (60 евро на каждый образец). При расчете стоимости криосохранения такой же коллекции получена цифра 37 500 евро (15 евро на образец). Если сюда включить также поддержание полевой коллекции из 50 наиболее используемых образцов (3000 евро), то общая стоимость составит около 40 000 евро. Безусловно, при сравнении затрат необходимо учесть, что при организации криосохранения потребуются первоначальные вложения для идентификации образцов методами молекулярно-генетического анализа, а также для налаживания работы криолабораторий.

### Группа *Avena* [19].

Наиболее приемлемой с точки зрения сохранения и поддержания генофонда овса *ex situ* является региональная организационная структура, включающая разделение ответственности между генбанками на основе «образца» (accession basis), т. е. децентрализованная система. Идею «базовой коллекции», поддерживаемой в одной точке (по EUCARPIA), целесообразно использовать для создания единой «страховой дублетной коллекции», такой, как, например, в арктическом хранилище в Свальбарде (Шпицберген, Норвегия), о котором речь пойдет позже. Тем не менее, с точки зрения управления работой с генресурсами овса, эффективным представляется установление какого-либо координирующего европейского учреждения (исследовательского центра). В задачи этого учреждения будет входить:

- поддержание центральной базы данных по коллекционному фонду культуры;
- разработка стратегий сохранения генресурсов;
- координация деятельности по сбору образцов;
- координация научно-исследовательских программ по характеристике и оценке генофонда.

В качестве вариантов такого учреждения были предложены:

- ВИР, С.-Петербург, Россия – 12 000 образцов культурного овса и около 2000 образцов, представляющих 22 диких вида с разными уровнями плоидности, это вторая по величине коллекция в мире, куратор коллекции – И. Лоскутов, зав. отделом овса, ячменя и ржи;
- INAR, Радиков, Польша – 2337 образцов, представляющих 13 диких и культурных видов, куратор коллекции – З. Булиньска-Радомска, руководитель национального центра генресурсов растений;
- BAZ, Брауншвейг (Гросс-Люзевиц), Германия – 2000 образцов, вместе с коллекцией IPK Гатерслебен – 5000 образцов, руководитель – М. Герман, менеджер баз данных *Avena* – Ч. Гермайер;
- INIA, Бадажоз, Испания – национальный центр генетических ресурсов.

Предполагается, что взаимодействие между учреждениями, вовлеченными в работу с генетическими ресурсами, будет осуществляться следующим образом:

- Используя центральные базы данных, национальные генбанки смогут определить дублирующиеся образцы и получить доступную информацию о них, в том числе описательного характера, от других участников.
- В случае утери образца в районе его происхождения в результате каких-либо причин организационного или чрезвычайного характера будет проведена его реинтродукция (репатриация) или передача в соответствующий национальный генбанк из европейской коллекции, где он сохранился. Это соответствует принципу поддержания образца в месте его происхождения.
- независимо от договоренности в рамках рабочей группы по культуре, касающихся разделения ответственности по поддержанию образцов в коллекции AEGIS, каждый генбанк имеет право перевести образцы, не являющиеся оригинальными (MOA), из активной в базовую коллекцию (на сохранение). Предоставление пользователям конкретного образца в первую очередь должно осуществляться из оригинального образца (MOA) коллекции AEGIS.

Оценка степени дублирования коллекционных образцов овса в Европейском регионе с использованием центральной базы данных показала, что из 32 769 образцов 7273 представляются уникальными, 8131 имеют недостаточное паспортное описание, чтобы сделать заключение об уникальности, а 17 364 (53%) образуют 4223 дублетные группы. Максимальное дублирование – 39 раз – отмечено у образца «Svaloefts Oern».

Существует ряд трудностей в процессе поиска дублетов. В качестве примера можно привести экспедиционный сбор одних и тех же «ландрасов» ВИРОм в 1920-х годах и другими генбанками в 1950-х годах. За этот период (30 лет) образцы испытали воздействие естественного отбора и прошли крестьянскую селекцию, вследствие чего стали существенно различаться. Трудно также сделать заключение о соответствии для одного и того же образца, обладавшего изначально сильной гетерогенностью (те же «ландрасы» и дикие популяции) и изменившего генетическую структуру вследствие адаптации к местным условиям в разных генбанках (в процессе репродукции).

Тем не менее наибольшую проблему представляет все-таки огромный объем европейской коллекции овса в совокупности с сильно различающимися подходами к описанию генофонда в разных национальных генбанках.

Учитывая это, предложено 2 пути формирования коллекции AEGIS:

1) включать в коллекцию дикие образцы и «ландрасы», непосредственно собранные держателем коллекции в экспедициях, а также национальные селекционные сорта;

2) образцы-кандидаты в коллекцию AEGIS отбираются и предлагаются со всей необходимой информацией кураторами в национальных генбанках менеджеру центральной базы данных, где будет осуществляться автоматическое определение их уникальности на основании полученных данных. Такая система формирования коллекции AEGIS полностью базируется на решениях кураторов в национальных генбанках и является применимой также и по отношению к неевропейским сортам.

По каждой конкретной культуре возникает ряд трудностей, характерных только для нее. По овсу, в частности, отмечено, что выращивание и изучение ряда диких видов запрещено по карантинным соображениям. Вообще, из всех диких видов овса только для *A. fatua* в Европе достаточно благоприятные климатические условия для воспроизведения семенного материала, у остальных видов необходимо разрабатывать специальные методики воспроизведения.

При создании электронных баз данных по коллекционному фонду в национальных генбанках чаще всего используют VBA (Visual Basic for Application) в MS Access, который весьма прост в использовании, однако не способен поддерживать развитие командной (многоузловой) сети, например, в составе кодовых репозиториях свободно доступных источников данных (как, например, CropForge). Исходя из этого, настоятельно рекомендуется при программировании использовать средства, удовлетворяющие условию свободного доступа к данным, например, Java-J2EE или PHP.

### Группа *Brassica* [20].

Группой, в состав которой входили представители 16 европейских держателей коллекций, была проанализирована существующая практика сохранения семенного материала культурных видов и предложены минимально необходимые и рекомендуемые стандарты хранения (табл. 10.5).

**Таблица 10.5. Примерные минимально необходимые и рекомендуемые стандарты при поддержании коллекций культурных видов растений**

№ п/п	Показатели	Существующая практика	Минимальные требования	Рекомендуемые стандарты
1	Паспортные данные	Большие различия между генбанками	Номер (код) и название образца. Род, вид, группа культур (зерновые, технические и т. д.). Регион происхождения, откуда получен. Статус образца	Все дескрипторы EURISCO
2	Информации о всхожести в базе данных	60% держателей коллекций	Необходимо	Согласно требованиям EURISCO
3	Информация о количестве семян	90% держателей коллекций	Необходимо	Согласно требованиям EURISCO
4	Информация о наличии полевых коллекций		Необходима	
5	Количество семян: в образце для сохранения (базовом)	Количество семян при включении образца в коллекцию варьирует в пределах:	1000 шт. – для воспроизведения и 1000 шт. – для проверки всхожести	
6	– « – в образце для обмена (активном)	нет минимума – 100 000 шт.	3000 шт., но в большей степени зависит от вида	13 000 шт.
7	– « – в страховом дублетном образце	Опрос не проводился	500 шт.	2000 шт.
8	– « – при проверке всхожести	50–200 шт.	2 × 100 шт.	
9	Период времени между тестами на всхожесть	2–30 лет	В зависимости от изначальной всхожести, согласно оценке экспертов	
10	Минимальная изначальная всхожесть	Нет минимума / 60–90%	В зависимости от культуры	90%
11	Критерий выбора момента воспроизведения: по всхожести	Низкая всхожесть / 50–85%	Всхожесть < 65%	Всхожесть < 75%
12	– « – по остатку семян	500 – 3000 шт.	Семян для обмена < 1000 шт.	
13	Количество растений при воспроизведении	20 – 100 растений	30 растений (при индивидуальной уборке растений приемлемо меньшее количество)	100 растений (при индивидуальной уборке растений приемлемо меньшее количество)

№ п/п	Показатели	Существующая практика	Минимальные требования	Рекомендуемые стандарты
14	Изоляция	Искусственная / 50–500 м естественная	Искусственная либо 800 м естественная	
15	Проверка идентичности	По морфологическим признакам – у 30% держателей коллекций	Необходима: 5 растений в двух поколениях	Необходима: 30 растений в двух поколениях
16	ДНК-анализ образца	Опрос не проводился		Необходим
17	Влажность семян базового и активного образца	3–10%	3–7%	3–7%
18	Температура хранения базового образца	85% держателей коллекций: $\leq -18^{\circ}\text{C}$	$\leq -18^{\circ}\text{C}$	
19	Температура хранения активного образца	Большинство держателей коллекций: от $-5^{\circ}\text{C}$ до $+5^{\circ}\text{C}$	$\leq +4^{\circ}\text{C}$	$-18^{\circ}\text{C}$
20	Системы контроля параметров хранения и сигнализация в хранилище	Большинство имеет систему контроля, 50% – сигнализацию	Необходимо наличие обеих систем	
21	Контрольная единица семян и регулярность ее проверки	70% имеет контрольную единицу, в том числе 60% регулярно проверяется	Необходимо наличие контрольной единицы семян и регулярная проверка ее всхожести	
22	Ведение протокола всех действий по коллекции	33% имеют, 33% готовят, 33% не имеют	Необходимо, на английском языке	
23	Ведение журнала по воспроизведению, мониторингу условий хранения и проверке всхожести	Имеют 33% держателей коллекций	Необходимо	
24	Регистрация в базах данных всех отклонений от протокола	Имеют 33% держателей коллекций	Только для целей управления коллекциями (не для общественного доступа)	
25	Страховое дублирование	10 – 100% коллекций	Необходимо, в другом месте	Необходимо, в другой стране
26	Система контроля качества	30% держателей коллекций либо имеют, либо развивают, либо планируют, 70% – не имеют	Необходима, контроль рабочей группой ECPGR	Сертификация
27	Включение гибридов в коллекцию	По данным центральной европейской базы данных по <i>Brassica</i> , гибриды включаются в большинство коллекций	Необходимо предварительное решение о выборе конкретных гибридов для включения в коллекцию	
28	Меры по избеганию возможного загрязнения ГМО	Опрос не проводился	Ожидание рекомендаций ЕС	

### Группа *Prunus* [21].

Специфика плодовых культур обусловлена следующими факторами: вегетативное размножение, использование подвоев, многолетний цикл жизни. В связи с этим предложен ряд условий, выполнение которых будет способствовать устойчивому сохранению генофонда *Prunus* и безопасному использованию генетического материала.

#### **• *Получение материала***

Поступающие образцы должны сопровождаться паспортными данными, фитосанитарными документами, а также Соглашением о передаче материала, где это необходимо. Во время размножения необходимо уделять внимание этикетированию и описанию образцов, а также избегать прививки на инфицированные вирусами подвои.

#### **• *Поддержание***

Коллекционные деревья должны выращиваться на соответствующих подвоях во избежание несовместимости. В идеале, должно поддерживаться 4 дерева каждого образца: два – в месте происхождения (у оригинатора) и еще два – в резервном (дублетном) месте, при этом образцы коллекции AEGIS необязательно должны выращиваться отдельно от других образцов. Необходимо этикетировать и/или обозначить деревья на плане. Уход за деревьями должен проводиться таким образом, чтобы было достаточно побегов для распространения пользователям и/или воспроизведения, при этом исключалось наличие карантинных вредителей и болезней. При характеристике образца должно быть полное его описание, в том числе с использованием молекулярно-генетических маркеров.

#### **• *Воспроизведение***

Весьма желательно, чтобы при воспроизведении новых растений идентичность была подтверждена проверкой по морфологическим признакам либо молекулярно-генетическими методами.

#### **• *Передача и распоряжение***

Помимо условий, указанных в пункте «Получение материала», подчеркивается необходимость предварительного, за 2–3 года, информирования менеджера центральной базы данных по *Prunus* либо Секретариата AEGIS о планируемой выкорчевке образца AEGIS.

#### **• *Другое***

В идеале, образцы AEGIS должны поддерживаться свободными от вирусов, весьма полезным для чего может являться криосохранение.

**Другие региональные программы.** Помимо ECPGR в Европе реализуется несколько региональных программ по генетическим ресурсам растений. Целый ряд проектов по различным культурам финансируется Европейским Союзом в рамках программы GenRes, например EU-GENRES CT98-104 – по генетическим ресурсам ячменя [22], EU GENRES CT 96-81 – по генетическим ресурсам винограда [23], EU GENRES 088 – по «ландрасам» кукурузы [24]. В целом работа с генетическими ресурсами в ЕС регулируется и финансируется в соответствии с Директивой 870/2004 от 24.04.2004 [25].



Шведским национальным агентством по развитию международного сотрудничества SIDA (Swedish International Development Cooperation Agency) совместно со Шведским центром по биоразнообразию CBM (Swedish Biodiversity Centre) осуществляется проект SEEDNet по созданию инфраструктуры по сбору и сохранению генетических ресурсов растений в Юго-Восточной Европе [26]. В данном проекте участвуют балканские страны: Албания, Хорватия, Босния и Герцеговина (в том числе Республика Сербская), Македония (бывшая республика Югославии), Черногория, Сербия (в том числе Косово и Митохия) и Словения. Предполагается также участие в проекте Румынии, Болгарии и Молдовы.

Примером тесного международного сотрудничества на субрегиональном уровне служит деятельность Нордического генбанка NGB. В основе его успешной работы лежит межправительственное соглашение пяти стран Северной Европы. В настоящее время NGB координирует также научные исследования по генресурсам растений в странах Балтии. Одной из последних инициатив NGB стала подготовка арктического хранилища в неиспользующейся угольной шахте в Свальбарде (Шпицберген, Норвегия), где планируется сосредоточить страховой резерв семенного материала мирового генофонда растений [27].

Хранение будет проводиться при температурах от  $-10^{\circ}\text{C}$  до  $-20^{\circ}\text{C}$  с использованием дополнительного искусственного охлаждения. Тем не менее даже при длительном отключении электроэнергии условия вечной мерзлоты позволят обеспечить надежное сохранение семенного материала. Конструкция хранилища будет рассчитана на работу в течение нескольких столетий при минимальном обеспечении либо даже его отсутствии. Само хранилище будет являться собственностью Норвегии, однако семенной материал, закладываемый на хранение, будет передаваться как собственность депозитора (передающего учреждения либо лица), т. е. только депозитор будет знать о его содержимом [28]. Введение хранилища в эксплуатацию планируется в 2007 г., и уже в ряде проектов, в том числе AEGIS, предусмотрено его использование в качестве места для хранения страховой дубликатной коллекции.

### **10.3. Правовые основы международного обмена генетическими ресурсами растений, используемыми в селекции**

#### **10.3.1. Конвенция о биологическом разнообразии**

Фундаментальным документом, закладывающим принципы сохранения и использования генетических ресурсов вообще и растений в частности, является Конвенция о биологическом разнообразии (CBD), принятая 11 июня 1992 г. на Конференции ООН по охране окружающей среды и развитию в Рио-де-Жанейро.

Основой, на которую опирается использование генресурсов растений, стало признание суверенных прав государств на свои природные ресурсы. «Право определения доступа к генетическим ресурсам принадлежит национальным правительствам и регулируется национальным законодательством» (CBD, ст. 15.1) [1]. Доступ к генетическим ресурсам осуществляется на основе предварительного

обоснованного соглашения Стороны, предоставляющей такие ресурсы (ст. 15.5). В качестве важных элементов, способствующих эффективному и устойчивому использованию генресурсов, признаются также связанные с ними знания.

Большое значение в Конвенции уделяется сохранению и поощрению традиционных способов использования биологических ресурсов и связанных с ними знаний коренных и местных общин, которые имеют значение с точки зрения сохранения и устойчивого использования биологического разнообразия (ст. 8j, ст. 10d).

Значительная часть Конвенции посвящена решению проблемы справедливого и равноправного распределения выгод от использования генетических ресурсов. Признается необходимость поддержки развивающихся стран в области обучения и подготовки кадров (ст. 12a), доступа и передачи необходимых технологий на более благоприятных условиях (ст. 16, п. 2 и 3), а также предоставления дополнительных финансовых ресурсов для осуществления мер во исполнение обязательств по Конвенции (ст. 20.2).

### **10.3.2. Международный Договор о растительных генетических ресурсах для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве**

Генетические ресурсы растений, используемых в сельском хозяйстве, представляют наиболее важную, с экономической точки зрения, часть генофонда растительного мира. Конвенция о биоразнообразии является общим, рамочным документом. Ее логическим продолжением в области сохранения и использования генресурсов растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства (PGRFA) стал соответствующий Международный Договор (IT PGRFA), утвержденный на 31-й сессии Конференции FAO в ноябре 2001 г. Договор вступил в силу 29 июня 2004 г., к концу 2006 г. количество участвующих стран достигло 111, включая 27 европейских государств [29].

Наряду с общими положениями о сохранении, изучении, устойчивом использовании генресурсов растений (часть II) и соответствующих национальных обязательствах в документе учреждается Многосторонняя система (MLS), в которую включаются генетические ресурсы наиболее важных сельскохозяйственных культур [30]. В общей сложности, это 49 родов продовольственных и 29 родов кормовых культур, входящих в приложение I к Договору.

Доступ к генетическим ресурсам в рамках MLS осуществляется в максимально облегченном порядке и с предоставлением необходимой информации, а именно на следующих условиях (ст. 12.3):

а) доступ предоставляется исключительно в целях использования и сохранения для научных исследований, селекции и подготовки кадров для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства (в цели не входит химическое, фармацевтическое и/или иное промышленное применение);

б) доступ предоставляется незамедлительно и на безвозмездной основе, а в случае взимания платы она не превышает минимальных соответствующих затрат;

с) вместе с генресурсами предоставляются в распоряжение все имеющиеся паспортные данные и описательная информация, не носящая конфиденциального характера;

d) Получатели, в свою очередь, не заявляют претензии на права интеллектуальной собственности или иные права, ограничивающие облегченный доступ к генресурсам, полученным из MLS;

...

f) доступ к генресурсам, находящимся под охраной интеллектуальной или иных прав собственности, предоставляется сообразно соответствующим международным соглашениям и национальным законам;

...

В рамках выполнения положений ст. 12.4 Договора разработано и принято на первом заседании Управляющего Органа (16 июня 2006 г., Мадрид) Стандартное соглашение о передаче Материала (SMTA).

### 10.3.3. Стандартное соглашение о передаче материала

В SMTA вводится понятие коммерциализации генресурсов растений и излагаются финансовые аспекты их использования при получении из MLS. В качестве объекта коммерциализации (Продукта) выступают генресурсы растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства (PGRFA), включающие собственно Материал или любые его генетические части, которые готовы для коммерциализации, исключая сырьевые товары и другие продукты, используемые в качестве продовольствия, корма и для переработки (ст. 2 SMTA) [31]. Сужая это определение Продукта, можно сказать, что подразумевается семенной (посадочный) материал для продажи.

Следует сделать уточнение, что, согласно ст. 12.3а) Договора, полученные из MLS генресурсы (Материал) могут быть использованы непосредственно только для исследований, селекции и подготовки кадров, а коммерциализируется материал, созданный с использованием полученного из MLS, т. е. включенного в селекцию, Материала. Безусловно, нельзя не признать, что определение такого материала, выведенного при использовании полученных из MLS генресурсов, на практике будет связано со сложной процедурой проверки.

Для того чтобы представить ход рассуждений разработчиков SMTA, можно упомянуть один из предлагавшихся вариантов определения «Продукта» – как генетического ресурса растения, разработанного получателем и произведенного на основе материала из MLS путем проведения научных исследований и селекции, включающего по происхождению по крайней мере 25% Материала из MLS, подвергнувшегося разработке [32].

Согласно ст. 6.7 SMTA, «в случае коммерциализации Получателем Продукта ... и в случае недоступности такого Продукта без ограничений для других в целях проведения дальнейших исследований и селекции, Получатель вносит фиксированный процент суммы с продаж коммерциализированного Продукта в механизм, учрежденный Управляющим Органом Договора...»

Если конкретизировать положения ст. 6.7, то можно сказать, что перед Получателем, который вывел и запатентовал новый уникальный сорт, созданный

с использованием полученного из MLS Материала, стоит выбор: либо передать этот сорт в MLS для свободного использования другими селекционерами, либо выплачивать процент с продаж семян этого сорта.

Предлагаемые варианты выплат следующие:

• **Основной** (Приложение 2 к SMTA)

1) Получатель выплачивает 1,1% с продаж Продукта минус 30%; за исключением того, что никакие платежи не взимаются с любого Продукта, который:

а) доступен без ограничений для остальных в целях исследований и селекции;

б) был приобретен у другого лица или организации, которые либо уже провели платежи на Продукт, либо освобождены от обязательства производить платежи в соответствии с подпунктом а);

в) продается или обменивается в качестве сырьевого товара.

2) Если доступ был обеспечен через Многостороннюю систему (MLS) в рамках двух или более SMTA, то проводится только одна выплата, предусмотренная подпунктом 1).

• **Альтернативный вариант с учетом сельскохозяйственных культур** (Приложение 3 к SMTA)

Сниженный коэффициент платежей составляет 0,5% с продаж любых Продуктов, являющихся генетическими ресурсами растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства и принадлежащих одной и той же культуре, как изложено в приложении 1 к Договору. В этом случае платежи, подлежащие выплате, не зависят от того, является ли Продукт доступным без ограничений (ст. 6.11d) SMTA).

Срок действия варианта составляет 10 лет, после чего получатель имеет право отказаться от выбранного альтернативного варианта. Следует заметить, что в случае если Получатель заключил другие SMTA, то срок 10-летнего периода начинается от даты подписания первого SMTA, в котором был выбран альтернативный вариант платежей.

Оценка принципов, заложенных в Международном Договоре (IT PGRFA) и SMTA, показывает, что страны, обладающие богатыми природными генетическими ресурсами растений, интенсивно эксплуатируемыми селекционерами во всем мире, все-таки не получают прямой материальной выгоды (платежей) за использование их генофонда, а смогут рассчитывать на финансовую поддержку мероприятий по сбору, сохранению, изучению и эффективному использованию этих ресурсов лишь опосредованно, через механизм, предусмотренный в Договоре.

Концепция реализуемых в настоящее время проектов EURISCO и AEGIS полностью базируется на положениях Международного Договора и направлена на практическое создание структуры по его выполнению.

## **10.4. Реализация государственной программы «Генофонд» в Беларуси**

### **10.4.1. Предпосылки, цели и задачи Госпрограммы «Генофонд»**

В Беларуси интенсивная и целенаправленная работа по изучению генетических ресурсов растений началась под руководством ВИРа в 70-х годах XX в. В течение 20 лет, с 1972 по 1992 г., на опорном пункте ВИРа по зерновым культурам в Белорусском НИИ земледелия (ныне это Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию – НППЦ по земледелию, г. Жодино) были изучены, описаны и использованы в селекционном процессе тысячи образцов, переданные из ВИРа. К моменту распада СССР дублетная коллекция, поддерживаемая в Жодино группой сотрудников ВИРа под руководством Н. С. Ивановой, включала более 15 тыс. образцов.

Нарушение систематического обмена образцами растений с ВИРом в 90-х годах и отсутствие какой-либо координации работы по сбору и сохранению генресурсов в республике привело к необходимости формирования национальной структуры по обеспечению всех заинтересованных учреждений, прежде всего селекционных, необходимым материалом мирового генофонда растений.

С этой целью по инициативе академика С. И. Гриба [33] в 2000 г. была разработана Государственная программа «Создание национального генетического фонда хозяйственно-полезных растений» («Генофонд»), для выполнения которой были привлечены 9 научно-исследовательских учреждений аграрного и биологического отделений НАН Беларуси и 2 вуза. В основные задачи программы входит:

- инвентаризация уже накопленных в республике генресурсов растений;
- интродукция из-за рубежа;
- изучение, идентификация, описание и регистрация коллекционного фонда;
- поддержание генресурсов растений *ex situ*;
- целенаправленное использование выделенных источников полезных признаков.

### **10.4.2. Структурная организация работы с генресурсами растений в Беларуси**

Концепция программы «Генофонд» основана на максимальном использовании накопленного в учреждениях-исполнителях опыта работы с генресурсами растений, привлечении квалифицированного научного персонала и имеющегося технического потенциала. В качестве основы для формирования национального генофонда хозяйственно полезных растений на начальном этапе (2000–2005 гг.) послужили рабочие коллекции в учреждениях-исполнителях. В соответствии со специализацией задействованных в выполнении программы «Генофонд» институтов и вузов были распределены обязанности по работе с генетическими ресурсами конкретных культур:

- Белорусский НИИ земледелия (НПЦ по земледелию) – координационный центр, здесь сконцентрированы коллекции более чем по 50 сельскохозяйственным культурам, включая зерновые, зернобобовые, крупяные, технические и кормовые;
- Институт картофелеводства (НПЦ по картофелеводству, плодоводству и овощеводству) – коллекции культурного и диких видов и межвидовых гибридов картофеля;
- Институт плодоводства – коллекции плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда;
- Институт овощеводства – коллекции овощных, лекарственных и пряно-ароматических культур;
- Опытная станция по сахарной свекле – коллекция популяционных сортов и линий для гетерозисной селекции сахарной свеклы;
- Институт генетики и цитологии – генетические коллекции (новый генофонд, созданный с использованием генетических методов и биотехнологий) зерновых, овощных, технических культур и картофеля, коллекции сои и подсолнечника;
- Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича – природные популяции хозяйственно значимых видов, в том числе родственных окультуренным диким видам (генресурсы растений *in situ*), редких и исчезающих растений;
- Центральный ботанический сад – коллекции цветочных, декоративных древесных и кустарниковых, оранжевых, лекарственных и пряно-ароматических растений;
- Институт леса – лесные древесные породы;
- Белорусская государственная сельскохозяйственная академия (БГСХА) – коллекции основных полевых, плодово-ягодных культур и овощей, декоративных травянистых и древесно-кустарниковых растений, а также лекарственных и редких видов;
- Белорусский государственный университет (БГУ) – коллекция узколистного, желтого и диких видов люпина.

Начиная с 2006 г., к выполнению программы «Генофонд» присоединились еще два НИИ НАН Беларуси – Институт льна, где поддерживаются коллекции льна-долгунца и масличного льна, а также Институт биофизики и клеточной инженерии, где собрана коллекция хозяйственно значимых видов водорослей.

С целью создания условий для надежного длительного сохранения семенного материала генресурсов хозяйственно полезных растений, а также редких и исчезающих видов в 2003–2004 гг. в г. Жодино (НПЦ по земледелию) было построено хранилище Национального генофонда, позволяющее сохранять в режиме долгосрочного хранения (при  $-25^{\circ}\text{C}$ ) до 50 тыс. образцов, а также 60–80 тыс. – в режиме среднесрочного хранения (при  $-5^{\circ}\text{C}$ ). В качестве места для сохранения дублетной коллекции планируется использовать хранилище в БГСХА (г. Горки Могилевской обл.). Для длительного хранения семенного материала лесных древесных пород в 2005 г. сдано в эксплуатацию хранилище в Институте леса (г. Гомель). Сформированная к настоящему времени структура Белорусского генетического банка (*ex situ*) представлена на рис. 10.2.



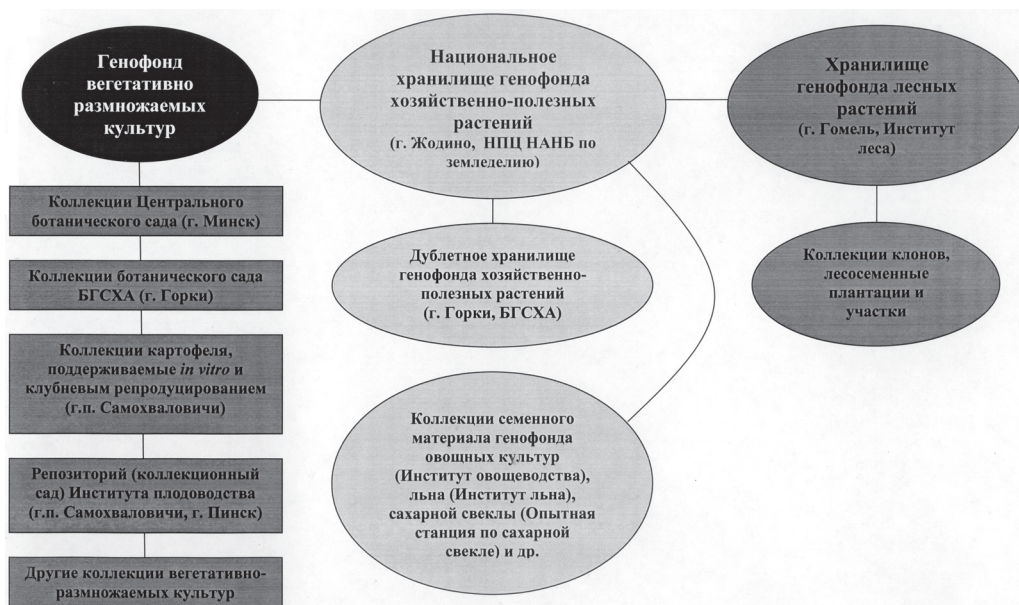


Рис. 10.2. Структура Белорусского генетического банка

С учетом опыта работы с генресурсами вегетативно-размножаемых растений в Европе для создания законченной структуры длительного сохранения коллекционного фонда *ex situ* следует предусмотреть в будущем создание крио-хранилища в Научно-практическом центре НАН Беларуси по картофелеводству, плодоводству и овощеводству (г. п. Самохваловичи Минского района), где сконцентрированы коллекции культурного и дикого картофеля, вегетативно-размножаемых видов овощных культур, а также генресурсы плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда.

В целом, с точки зрения структурной организации работы по сохранению, изучению и использованию генетических ресурсов растений, можно отметить сходство между Госпрограммой «Генофонд» и Чешской национальной программой по генресурсам растений, сохранению и использованию биоразнообразия сельскохозяйственных культур, в связи с чем целесообразно использовать накопленный в Чехии опыт в своей практике.

#### 10.4.3. Коллекционный фонд в организациях-исполнителях ГП «Генофонд»

В 2000–2005 гг. была проведена инвентаризация и первичное описание накопленного в рабочих коллекциях организаций-исполнителей программы «Генофонд» материала. По результатам учета были сформированы каталоги, часть из них была опубликована [34, 35]. В общей сложности объем коллекционного фонда *ex situ* составил более 20 тыс. образцов (табл. 10.6).

**Таблица 10.6. Коллекционный фонд организаций-исполнителей  
Госпрограммы «Генофонд»**

Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию		Институт генетики и цитологии НАН Беларуси	
<i>всего</i>	2355 обр.	<i>всего</i>	241 обр.
в том числе зерновые культуры	920 обр.	в том числе зерновые культуры	175 обр.
зернобобовые	430 обр.	технические	46 обр.
крупяные	150 обр.	картофель	18 обр.
масличные	110 обр.	овощные	2 обр.
кормовые	745 обр.	Центральный ботанический сад НАН Беларуси	
Научно-практический центр НАН Беларуси по картофелеводству, плодоводству и овощеводству		<i>всего</i>	8520 обр.
<i>всего</i>	1907 обр.	в том числе декоративные растения	4255 обр.
в том числе сорта и перспективные гибриды картофеля	1071 обр.	оранжерейные	2000 обр.
дигиплоиды картофеля	86 обр.	древесно-кустарниковые	2100 обр.
дикие, примитивные виды и межвидовые гибриды	750 обр.	лекарственные	165 обр.
Институт плодоводства НАН Беларуси		Институт леса НАН Беларуси	
<i>всего</i>	3145 обр.	коллекционные культуры, <i>всего</i>	11 обр.
в том числе плодовые культуры	2291 обр.	в том числе сосна обыкновенная	8 обр.
ягодные	635 обр.	ель европейская	2 обр.
орехоплодные	34 обр.	береза карельская	1 обр.
виноград	246 обр.	Белорусский государственный университет	
подвои	104 обр.	<i>всего</i>	337 обр.
Институт овощеводства НАН Беларуси		в том числе люпин желтый	191 обр.
<i>всего</i>	2700 обр.	люпин узколистный	140 обр.
в том числе однолетние культуры	2100 обр.	дикие виды	6 обр.
двулетние	550 обр.	Белорусская государственная сельскохозяйственная академия	
многолетние	50 обр.	<i>всего</i>	2067 обр.
Опытная станция по сахарной свекле НАН Беларуси		в том числе зерновые культуры	431 обр.
<i>всего</i>	53 обр.	зернобобовые	85 обр.
Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси		овощные	36 обр.
<i>всего</i>	186 обр.	картофель	184 обр.
в том числе кормовые растения (виды)	50 обр.	кормовые травы	100 обр.
лекарственные	80 обр.	плодово-ягодные	173 обр.
пищевые	36 обр.	древесно-кустарниковые	444 обр.
фитомелиоративные, биоцидные, средообразующие, декоративные и др.	20 обр.	лекарственные	89 обр.
		цветочно-декоративные и оранжерейные	525 обр.

В рамках выполнения программы в 2006–2010 гг. предполагается существенное увеличение объема Национального генофонда хозяйственно полезных растений (до 35 тыс. образцов). Будет сформирована и заложена на длительное хранение базовая коллекция, куда предполагается включать оригинальный селекционный материал, созданный в Беларуси, ценные источники хозяйственно полезных признаков из интродуцированного материала, а также семенной материал природных популяций хозяйственно полезных растений и родственных диких видов, собранный в экспедициях по Беларуси и за рубежом. Отдельно будет сохраняться коллекция семян редких и исчезающих видов также в условиях долгосрочного хранения. Для снабжения генресурсами растений заинтересованных учреждений в Беларуси, а также для обмена гермоплазмой с зарубежными генбанками и селекционными центрами будет поддерживаться в режиме среднесрочного хранения активная коллекция, включающая как образцы отечественного, так и мирового генофонда хозяйственно полезных растений, прошедшего коллекционное изучение и описание в организациях – исполнителях программы «Генофонд».

#### **10.4.4. Информационное сопровождение работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси**

Первым шагом по формированию общедоступного Интернет-каталога по ботаническим коллекциям в Беларуси стало создание в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси информационно-поисковой системы Hortus Botanicus Centralis – Info, включающей данные более чем по 150 коллекциям Беларуси, поддерживаемым либо в живом виде, либо в семенах [36].

В рамках выполнения программы «Генофонд» в учреждениях-исполнителях были созданы паспортные (в некоторых также и описательные) базы данных по коллекционному фонду. К 2009 г. предполагается закончить унификацию представления паспортной информации в базах данных в соответствии с дескрипторами EURISCO, а также сформировать единую базу данных с характеристикой образцов генофонда по морфологическим признакам, биохимическим маркерам и хозяйственной ценности. В качестве основных методик для составления описания коллекционных образцов будут использованы дескрипторы по культурам, разработанные при участии IPGRI [37].

#### **10.4.5. Изучение генресурсов растений *in situ* и мониторинг состояния природных популяций хозяйственно полезных видов**

В рамках программы «Генофонд» Институтом экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича проведена значительная работа по описанию природных популяций 186 видов хозяйственно полезных растений. На основании полученных при экспедиционном обследовании и имеющихся в литературе данных изученные виды были систематизированы по целевому использованию, степени распространенности, полезности и ресурсному потенциалу. С учетом возможности многоцелевого использования группировка изученных видов выглядит следующим образом:

- технические растения (строительные, поделочные, дубильные, красильные, сырьевые, эфиромасличные) – 75;
- пищевые растения (салатные, ягодные, овощные, пряно-ароматические, медоносные, мучные, крупяные, чайно-кофейные, ликеро-водочные, суррогат дрожжей, табачные) – 97;
- кормовые растения (пастбищные, сенокосные, силосные) – 111 видов;
- лекарственные растения (сердечно-сосудистые, неврологические, гематологические, желудочно-кишечные, мочеполовые, респираторные, дерматологические, иммунологические, противовоспалительные, антибиотические) – 166;
- средообразующие растения (накопители микроэлементов, накопители радиоизотопов, очистители промышленных и бытовых стоков, почвоукрепляющие, фитомелиоративные) – 23;
- ветеринарные растения (применяемые в ветеринарии) – 45;
- декоративные растения – 89;
- биоцидные растения (инсектицидные – для борьбы с насекомыми, ратицидные – для борьбы с грызунами) – 19.

Оценка ресурсной значимости показала, что незначительной и низкой ее величиной характеризуются 166 видов, довольно высокой – 11, высокой – 7 (черника, вереск обыкновенный, донник белый, рябина обыкновенная, крапива двудомная, лещина обыкновенная, тысячелистник обыкновенный), очень высокой – 1 (тростник обыкновенный). В процессе экспедиций были выявлены основные районы распространения изученных видов и описаны конкретные природные популяции.

Интересной с точки зрения практического использования стала часть работы, посвященная изучению устойчивости природных луговых биоценозов в условиях с различным гидрологическим режимом, проведенная в 19 опорных точках по всей Беларуси. Полученные данные можно использовать при искусственном залужении для создания устойчивых во времени лугов с учетом влажностного режима конкретного участка.

#### **10.4.6. Нормативно-правовая база работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси и международное сотрудничество**

В настоящее время в Беларуси достаточно хорошо разработаны законодательные основы сохранения биоразнообразия и в меньшей степени – вопросы, связанные с растительными генетическими ресурсами, используемыми для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства. Конвенция о биоразнообразии была ратифицирована Верховным Советом 10.06.93. Национальным актом, регулирующим, в частности, вопросы сохранения генофонда растений и обмена генетическим материалом с зарубежными организациями, стал Закон о растительном мире от 14 июня 2003 г. Статьи 27 и 29 Закона устанавливают общие правила интродукции и вывоза генетического материала, а ст. 30–32 регулируют вопросы создания, государственного учета, ввоза и вывоза ботанических коллекций [38].

В настоящее время Постановлениями Совета Министров № 1842 от 25.11.1999 и № 758 от 11.06.2002 объявлены национальным достоянием коллекции живых растений и гербарий интродуцированных растений мировой флоры ЦБС НАН Беларуси, а также гербарий Института экспериментальной ботаники и коллекция непатогенных микроорганизмов Института микробиологии.

Нормативными актами, принятыми в Беларуси в сфере генресурсов сельскохозяйственных растений, стали межправительственное «Соглашение о сотрудничестве в области сохранения и использования генетических ресурсов культурных растений государств – участников СНГ», подписанное 4 июня 1999 г. 11 государствами СНГ, а также Постановление Совмина от 30 декабря 1999 г. о Государственной программе «Создание национального генетического фонда хозяйственно полезных растений».

С точки зрения развития международного сотрудничества наиболее перспективным представляется возобновление прямых контактов и совместной работы с ВИРом по взаимному обмену новым селекционным материалом, созданию и поддержанию дублетных коллекций, а в будущем, возможно, распределению обязанностей по изучению конкретных видов культур. Безусловно, значительный интерес представляет также возможность доступа к генетическим ресурсам стран Европейского региона через участие в программе ECPGR и осуществляемых в ее рамках проектах.

## Литература

1. Конвенция о биологическом разнообразии // Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь [Электронный ресурс]. – 2006. – Режим доступа: [http://www.minpriroda.by/intl/intl\\_conventions/convBioDiv.htm](http://www.minpriroda.by/intl/intl_conventions/convBioDiv.htm). – Дата доступа: 11.02.2007.
2. Heywood F. H. and Dulloo M. E. In situ conservation of wild plant species / IPGRI technical bulletin № 11. – IPGRI, Rome, 2005. – 174 p.
3. Национальный доклад Российской Федерации по доступу к генетическим ресурсам и совместному использованию выгод // Портал информационно-координационного центра по доступу к генетическим ресурсам [Электронный ресурс]. – 2006. – Режим доступа: <http://www.sevin.ru/rusgenres/documents/ddokladrf.html>. – Дата доступа: 11.02.2007.
4. A Strategic Framework for the Implementation of a European Genebank Integrated System: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / IPGRI. – Rome, 2006. – 16 p.
5. Интернет-портал Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова [Электронный ресурс] / Опытные станции ВИР. – 2006. – Режим доступа: <http://www.vir.nw.ru>. – Дата доступа: 21.12.2006.
6. Collections of Plant Genetic Resources in Germany // PGRDEU [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <http://www.genres.de/pgrdeu>. – Date of access: 11.02.2007.
7. The plant species studied by the Plant Breeding and Genetics Department // Plant Breeding and Genetics Department – INRA (France) [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <http://www.inra.fr/gap/english/department/plant-species/index.htm>. – Date of access: 11.02.2007.
8. National Centre for Plant Genetic Resources, Poland // Plant Breeding and Acclimatization Institute [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.ihar.edu.pl/gene\\_bank/](http://www.ihar.edu.pl/gene_bank/). – Date of access: 06.02.2007.
9. The National Seed Genebank in Bulgaria // Institute for Plant Genetic Resources K. Malkov Sadovo [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <http://www.genebank.hit.bg/>. – Date of access: 11.02.2007.



10. *The Seed storage* // Nordic Gene Bank [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.nordgen.org/ngb/index.php?p\\_id=11&lng=en](http://www.nordgen.org/ngb/index.php?p_id=11&lng=en). – Date of access: 11.02.2007.
11. *National Work Programme on Plant Genetic Resources of agricultural and Horticultural Crops// Information System Genetic Resources* [Electronic resource]. – 2002. – Mode of access: [http://www.genres.de/pgr/nationales\\_fachprogramm/zip/nf\\_en.doc](http://www.genres.de/pgr/nationales_fachprogramm/zip/nf_en.doc). – Date of access: 11.02.2007.
12. *25 Years of Food and Agriculture Improvement in Developing Countries* // Consultative Group on International Agricultural Research [Electronic resource]. – 1996. – Mode of access: <http://www.worldbank.org/html/cgiar/25years/gene.html>. – Date of access: 11.02.2007.
13. *Стратегический альянс XXI века* // Консультативная группа по международным сельскохозяйственным исследованиям [Электронный ресурс]. – 2004. – Режим доступа: <http://www.cgiar.org/languages/lang-russian.html>. – Дата доступа: 11.02.2007.
14. *Report on the Implementation of ECP/GR Phase VII* (Mid-term Steering Committee meeting, September, 2006): Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / IPGRI. – Rome, 2006. – 15 p.
15. *ECPGR European Central Crop Databases (ECCDBs)* // European Cooperative Programme for Plant Genetic Resources [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.ipgri.cgiar.org/links/ecpgr\\_search.asp](http://www.ipgri.cgiar.org/links/ecpgr_search.asp). – Date of access: 11.02.2007.
16. *Единые паспортные дескрипторы растений* // European Plant Genetic Resources Information Infra-Structure [Electronic resource]. – 2002. – Mode of access: [http://www.ecpgr.cgiar.org/EPGRIS/Tech\\_papers/MCPD-2001-Russian2002.doc](http://www.ecpgr.cgiar.org/EPGRIS/Tech_papers/MCPD-2001-Russian2002.doc). – Date of access: 11.02.2007.
17. *EURISCO National Inventory Focal Points* // European Plant Genetic Resources Search Catalogue [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.ipgri.cgiar.org/networks/ecpgr/contacts/ecpgr\\_epgris\\_np.asp](http://www.ipgri.cgiar.org/networks/ecpgr/contacts/ecpgr_epgris_np.asp). – Date of access: 11.02.2007.
18. *AEGIS Allium Group Final Report*: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / D. Astly, HRI Warwick, UK and J. Keller, Gatersleben IPK, Germany. – IPGRI, Rome, 2006. – 5 p.
19. *AEGIS Final Report – Avena subgroup*: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / Germeier C. U. et al. – IPGRI, Rome, 2006. – 20 p.
20. *Project Report of the AEGIS Brassica subgroup*: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / Bas N., Poulsen G. and Rosa E. – IPGRI, Rome, 2006. – 9 p.
21. *Responses of the ECP/GR Working Group on Prunus regarding AEGIS Activities 4.1–4.5 and 4.7 and 4.9*: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / IPGRI. – Rome, 2006. – 5 p.
22. *Evaluation and Conservation of Barley Genetic Resources in Europe* // EU-GENRES CT98–104 project home page [Electronic resource]. – 2003. – Mode of access: <http://barley.ipk-gatersleben.de/>. – Date of access: 11.02.2007.
23. *EU-project Genres CT 96 No 81* // Information System Genetic Resources [Electronic resource]. – 2001. – Mode of access: <http://www.genres.de/vitis/summary4.htm>. – Date of access: 11.02.2007.
24. *Implementation of the European network for evaluation, conservation and utilization of the European maize landraces genetic resources* // INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE (INRA) [Electronic resource]. – 2000. – Mode of access: <http://www.montpellier.inra.fr/gap/resgen88/>. – Date of access: 11.02.2007.
25. *COUNCIL REGULATION (EC) No 870/2004* // Official Journal of the European Union [Electronic resource]. – 2004. – Mode of access: [http://www.minagric.gr/greek/data/870-04-Regulation1\\_16220040430en00180028.pdf](http://www.minagric.gr/greek/data/870-04-Regulation1_16220040430en00180028.pdf). – Date of access: 11.02.2007.
26. *South East European Development Network on Plant Genetic Resources* // SEEDNet Portal – Home [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://seednet.geminova.net/index.php?option=com\\_frontpage&Itemid=1](http://seednet.geminova.net/index.php?option=com_frontpage&Itemid=1). – Date of access: 11.02.2007.
27. *Svalbard* // Nordic Gene Bank [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.nordgen.org/ngb/index.php?p\\_id=14&lng=en](http://www.nordgen.org/ngb/index.php?p_id=14&lng=en). – Date of access: 11.02.2007.



28. *The Svalbard International Seed Depository: Tenth meeting of the ECP/GR Steering Committee* (Background Documents), Jurmala, Riga, Latvia, 5–8 September 2006 / Skovmand B., The Nordic Genebank, Hawtin G., Sweden, Manor Farm House, UK, Evjen G. and Det Kongelige Landbruks, Norway. – IPGRI, Rome, 2006. – 1 p.

29. *INTERNATIONAL TREATY ON PLANT GENETIC RESOURCES FOR FOOD AND AGRICULTURE // FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS* [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <http://www.fao.org/Legal/TREATIES/033s-e.htm>. – Date of access: 11.02.2007.

30. *МЕЖДУНАРОДНЫЙ ДОГОВОР О РАСТИТЕЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСАХ ДЛЯ ПРОИЗВОДСТВА ПРОДОВОЛЬСТВИЯ И ВЕДЕНИЯ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА* // Commission on genetic resources for food and agriculture [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <ftp://ftp.fao.org/ag/cgrfa/it/ITPGRr.pdf>. – Date of access: 11.02.2007.

31. *СТАНДАРТНОЕ СОГЛАШЕНИЕ О ПЕРЕДАЧЕ МАТЕРИАЛА* // Commission on genetic resources for food and agriculture [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <ftp://ftp.fao.org/ag/cgrfa/gb1/SMTAr.pdf>. – Date of access: 11.02.2007.

32. *ПРОЕКТ СТАНДАРТНОГО СОГЛАШЕНИЯ О ПЕРЕДАЧЕ МАТЕРИАЛА* // Documents of the First Session of the Governing Body of the International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: <ftp://ftp.fao.org/ag/cgrfa/gb1/gblw6r.pdf>. – Date of access: 11.02.2007.

33. *Праблема генафонду раслінных рэсурсаў* / С. І. Грыб // *Весці Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 1996. – № 1. – С. 56–59.

34. *Каталог нового оригинального генофонда хозяйственно-полезных растений, полученных с использованием генетических методов и биотехнологий* / под ред. Л. В. Хотылевой; Ин-т генетики и цитологии НАНБ. – Минск, 2005. – 47 с.

35. *Реестр изучаемых сортов и перспективных гибридов плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда в Республике Беларусь* / сост. В. А. Самусь [и др.]. – Минск, 2006. – 175 с.

36. *Ботанические коллекции Беларуси* // Информационно-поисковая система Центрального ботанического сада НАН Беларуси [Электронный ресурс]. – 2007. – Режим доступа: <http://hbc.bas-net.by/bcb/>. – Дата доступа: 16.02.2007.

37. *Descriptors lists* // Bioversity International [Electronic resource]. – 2007. – Mode of access: [http://www.bioversityinternational.org/themes/germplasm\\_documentation/crop\\_descriptors/index.asp#What\\_are\\_Descriptors\\_Lists](http://www.bioversityinternational.org/themes/germplasm_documentation/crop_descriptors/index.asp#What_are_Descriptors_Lists). – Date of access: 16.02.2007.

38. *Ботанические коллекции Беларуси* – Законодательство Республики Беларусь // Информационно-поисковая система Центрального ботанического сада НАН Беларуси [Электронный ресурс]. – 2007. – Режим доступа: <http://hbc.bas-net.by/bcb/zakonod.php>. – Дата доступа: 16.02.2007.

# Глава 11

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Создание, изучение и использование генетических коллекций в селекции растений – наиболее эффективный путь сохранения генетического разнообразия генофонда культурных растений и их сородичей, который может быть представлен:

- сортами, которые возделывались и возделываются;
- элитным селекционным материалом как источником/донором отдельных признаков;
- стародавними местными и старыми селекционными сортами;
- дикими сородичами;
- специальным генетическим материалом (мутанты, генетические тестеры, изо- и аллоплазматические линии, источники ЦМС, генетические системы ЦМС);
- полиплоидами, анеуплоидами, дигампоидами;
- трансгенными сортами;
- коллекциями эталонных образцов.

В связи с этим большое значение приобретает классификация типов живых коллекций. Международный институт генетических ресурсов растений (IPGRI) предлагает выделять по степени охвата генетического разнообразия базовые коллекции, представляющие весь генофонд таксона или культуры, и сердцевинные, в которых основной генофонд представлен минимальным количеством образцов, отобранных из базовой коллекции [1].

В странах СНГ, где коллекции растений рассматриваются как источник исходного материала для селекции, основное внимание уделяется созданию признаков коллекций, в которых генофонд представлен образцами, различающимися степенью фенотипического проявления отдельных признаков или их сочетаний [1]. Признаковые коллекции рекомендуется формировать, основываясь на двух принципах [2]:

- 1) образцы подбираются с высокой или низкой выраженностью признака как источника для селекции;
- 2) включаются образцы, отражающие спектр внутривидовой изменчивости по данному признаку.

Особое значение в настоящее время приобретают коллекции эталонных образцов, используемые для оценки сортов на отличимость, однородность и стабильность (ООС) при определении «патентоспособности» коммерческих сортов,

охрана авторских прав на них. Эталонные образцы должны характеризоваться стабильным проявлением признаков в меняющихся условиях выращивания.

Признаковая коллекция является первым этапом в создании генетической коллекции, которая формируется на основе результатов генетического изучения рабочих коллекций по селекционно-ценным признакам. Система изучения исходного материала при формировании идентифицированных генетических коллекций для селекции растений включает следующие этапы:

- создание рабочих коллекций по селекционно-ценным признакам;
- выявление генотипических различий между лучшими образцами-источниками по изучаемому признаку;
- изучение генетического контроля количественных признаков и определение селекционно-ценных аллелей у образцов-источников с использованием доминантных и рецессивных тестеров;
- идентификация селекционно-ценных аллелей и их взаимодействие;
- формирование идентифицированных генетических коллекций доноров признаков и свойств и передача селекционерам с генетическими характеристиками.

К генетическим коллекциям относятся также серии изогенных, анеуплоидных линий, аллельных вариантов генов, вариантов групп сцепления, изоплазматических и аллоплазматических линий, амфиплоидных геномных комбинаций, андрогенетических и гиногенических дигаплоидов, а также другие геномные и ядерно-плазматические варианты.

В генетических коллекциях, сформированных из образцов с идентифицированными генами или генными комплексами, наиболее полно сохраняется генетическая подлинность генофонда исходного селекционного материала.

В процессе создания любой генетической коллекции необходимо решить ряд стандартных задач:

- паспортизация (описание образцов);
- систематизация и номенклатура образцов;
- поддержание коллекции (размножение, репродуцирование, хранение);
- генетическое изучение коллекции и создание базы данных [3–16].

Работа по созданию коллекций с использованием молекулярно-генетических и биотехнологических методов выполнена в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси в рамках Государственной программы «Создание национального генетического фонда хозяйственно-полезных растений», утвержденной Советом Министров Республики Беларусь на 2000–2005 гг.

В настоящем разделе обобщены результаты многолетней работы коллектива института по созданию и изучению генетических коллекций с использованием молекулярно-генетических и биотехнологических методов наиболее распространенных в условиях Беларуси видов сельскохозяйственных растений.

Коллекция включает различные категории генофонда по зерновым культурам, картофелю, сахарной и кормовой свекле, льну, томату, перцу, подсолнечнику, сое. Наибольшую ценность представляют коллекции хромосомно-дополненных, замещенных и транслоцированных линий, полиплоидов и анеуплоидов, источ-

ников самофертильности и цитоплазматической мужской стерильности, мутантов и рекомбинантов и генетических тестеров, созданные с использованием классических методов инбридинга, межсортовой, внутривидовой и отдаленной гибридизации, разных уровней отбора, а также методов молекулярной генетики и биотехнологии.

Генофонд растений, которым располагает Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, включает:

- самофертильные линии диплоидной и тетраплоидной озимой ржи от двух до девятнадцати поколений инбридинга, различающиеся по морфологии, показателям хозяйственно ценных признаков, степени перекрестной несовместимости и самонесовместимости. Часть линий содержат маркерные гены белозерности (*vi*) и короткостебельности (*H1*);
- моносомные и дисомные линии яровой пшеницы с цитоплазмами Опал и Чайниз Спринг, созданные на основе стандартной серии моносомиков Чайниз Спринг;
- аллоплазматические линии пшеницы с ядерными геномами местных сортов, сортов Чайниз Спринг и Ленинградка и цитоплазмами видов *Aegilops* и *Triticum*; изоплазматические линии пшеницы с геномом сорта Ленинградка и изоплазматические линии ячменя, полученные на основе местных сортов; изогенные линии сорта Тэтчер по генам *Lr* и сорта Chancellor по генам *Prn*;
- аллоплазматические и хромосомно-замещенные линии секалотритикум и линии тритикале; линии тетраплоидных тритикале с различными сочетаниями хромосом А и В геномов пшеницы; D(A)- и D(B)- замещенные формы гексаплоидных тритикале; линии тритикале, маркированные *Vrn* генами, созданные на основе почти изогенных по *Vrn* генам линий яровой пшеницы, а также озимой и яровой ржи;
- клоны картофеля, поддерживаемые *in vitro* с общим ядерным геномом, отличающиеся по устойчивости к вирусным болезням; первичные дигаплоиды картофеля, диплоиды картофеля с мутациями десинапсиса и исходные формы; первичные андроклоны картофеля сорта Ласунак, полученные в культуре пыльников *in vitro*; тетраплоиды сортов картофеля местной селекции;
- трисомные линии ( $2n=19$ ), ди-, три- и тетраплоидные формы сахарной свеклы; линии с цитоплазматической мужской стерильностью; гаплоидные и удвоенные гаплоидные линии сахарной свеклы;
- коллекцию сои – более 1000 образцов;
- образцы льна-долгунца и льна масличного.

Ниже дано описание серий моносомных, дисомных, дигаплоидных и аллоплазматических линий яровой пшеницы, инбредных линий озимой диплоидной ржи, новых форм ярового и озимого тритикале и секалотритикум, замещенных линий ячменя, соматклонов картофеля, коллекционных образцов льна культурного и его диких видов, линий томата и сахарной свеклы из коллекции ИГиЦ НАН Беларуси.

Ряд генетических образцов, представляющих непосредственную ценность для выведения новых сортов сельскохозяйственных растений, передан в селекционные учреждения Республики Беларусь.

## 11.1. Пшеница яровая

### 11.1.1. Серия моносомных линий яровой пшеницы Опал

Серия моносомных линий яровой пшеницы сорта Опал получена на основе анеуплоидов пшеницы Чайниз Спринг, созданных американским ученым Е. Сирсом [17]. Серия создавалась по следующей методике: моносомные по каждой линии растения Чайниз Спринг (♀) скрещивали с сортом Опал (♂). В потомстве F<sub>1</sub> отбирали моносомные растения и повторно 6–7 раз беккроссировали их этим же сортом. Для замены цитоплазмы Чайниз Спринг на цитоплазму Опал проведены скрещивания Опал (♀) с моно-линией по каждой хромосоме (♂) с последующим выделением из потомства 41-хромосомных растений. В результате получена серия моносомных линий, имеющая геном и цитоплазму сорта Опал [18, 19]. Растения всех созданных линий – прямостоячие, безостые, развиваются по яровому типу, имеют темно-зеленую окраску стебля, колоса и листьев с сизым восковым налетом. Большинство линий, за исключением 4A, 5A, 6A, 4B, 6B, 6D, имеют цилиндрическую форму колоса. Длина колоса – 10–11 см. Цвет колоса и зерновки при созревании – белый. Зерно стекловидное с глубокой продольной бороздкой.

**Линия 1A.** Высота растения – 80–100 см. Стебель прочный и ровный. Колосковые чешуи плотные, пыльники длинные – до 7 мм. На хромосоме 1A локализованы гены, контролирующие длину и ширину листовой пластинки.

**Линия 2A.** Растения более низкие, высота – 60–80 см, хорошо кустятся. Данная хромосома является носителем гена(ов) – промотора(ов) высоты растения. Колос длинный – 11 см, плотный, колосковые чешуи плотные. Моносомия по хромосоме 2A приводит к удлинению срока выколашивания.

**Линия 3A.** Высота растения – 75–93 см. Стебель толстый, у основания искривлен. Колосковые чешуи жесткие. Моносомия по этой хромосоме приводит к значительному удлинению срока выколашивания.

**Линия 4A.** Высота растения – 88–98 см. Стебель более тонкий по сравнению с другими линиями. Растения хорошо кустятся, колос веретеновидной формы, рыхлый. На данной хромосоме локализован(ы) ген(ы), контролирующие массу 1000 зерен и ген(ы) – ингибитор(ы) высоты растения.

**Линия 5A.** Высота растения – 80–93 см. Обладает самым длинным колосом – 11,5 см, веретеновидной формы. На хромосоме 5A локализован(ы) ген(ы) длины листовой пластинки.

**Линия 6A.** Высота растения – 73–88 см. Моносомные и нуллисомные растения более низкорослые, чем дисомные, что свидетельствует о наличии в данной хромосоме генов – промоторов высоты растения. Колос булавовидный, длина – 10–10,5 см.

**Линия 7A.** Высота растения – 80–95 см. Нижняя колосковая чешуя имеет короткий, слегка изогнутый зубец. На данной хромосоме локализованы гены, контролирующие длину колоса и число зерен в нем. Можно использовать при межсортовом замещении хромосом для увеличения длины колоса с одновременным увеличением числа зерен.

**Линия 1В.** Высота – 80–90 см. Растения ровные, прямостоячие с прочной, толстой соломой. Стебель между основанием колоса и узлом ниже полностью выполнен. Гены хромосомы 1В контролируют длину колоса.

**Линия 2В.** Высота растения – 90–92 см. Колос длинный, чешуи плотные, имеет закрытый тип цветения, пыльники почти не выбрасываются. Хромосома 2В является носителем генов, влияющих на длину и ширину листовой пластинки и сроки выколашивания.

**Линия 3В.** Высота растения – 80–90 см. Стебель между основанием колоса и узлом ниже полностью выполнен. Колос цилиндрический, слегка приплюснут. На хромосоме 3В локализованы гены, контролирующие ширину листовой пластинки.

**Линия 4В.** Высота растения – 82–88 см. Среди моносомных растений выщепляются растения светло-зеленого цвета без воскового налета, имеющие булавовидный колос. Стебли у них искривленные и обламываются у основания. На хромосоме 4В локализованы гены, контролирующие длину колоса, число колосков и промотор высоты растения.

**Линия 5В.** Высота растения – 87–89 см. У моносомиков слабо выбрасываются пыльники при цветении (закрытый тип цветения). Нижняя колосковая чешуя имеет широкое (более 2 мм) плечо скошенной формы. На хромосоме 5В локализованы гены, влияющие на длину и ширину листовой пластинки и время выколашивания. Эту линию можно рекомендовать в качестве донора короткого вегетационного периода.

**Линия 6В.** Высота – 81–95 см. Растения не выровненные, подгоны идут много позже главного колоса. Поскольку эта хромосома является носителем ингибитора остистости, то среди моносомиков выщепляются растения светло-зеленого цвета, остистые, имеющие веретенообразный, рыхлый колос. Нижняя колосковая чешуя имеет широкое плечо (более 2 мм) приподнятой формы. Хромосома 6В несет также гены, отвечающие за длину колоса.

**Линия 7В.** Высота – 80–85 см. Растения очень выровненные, прямостоячие, крепкие. Колос длинный – 10,5 см, плотный. Хромосома 7В является носителем гена(ов) – промотора(ов) высоты растения.

**Линия 1D.** Высота – 78–87 см. Растения не выровненные. Колосковые чешуи очень жесткие, колосья при обмолачивании ломаются на колоски, зерно плохо вымолачивается. Моносомные растения выколашиваются раньше дисомных. Хромосома 1D – носитель генов отвечающих за вегетационный период, длину колоса и высоту растения.

**Линия 2D.** Растения самые низкорослые, высота – 60–70 см, имеют очень короткое подколосовое междоузлие. Выколашиваются позднее других линий и зацветают, находясь наполовину в трубке. Колосья слегка приплюснутые. Хромосома 2D – носитель генов, контролирующих длину колеоптиля, время выколашивания, длину и плотность колоса, массу 1000 зерен и промотора высоты растения. Короткий колеоптиль и низкий стебель являются маркерными признаками у растений этой линии.



**Линия 3D.** Высота – 77–84 см. Растения очень крепкие, хорошо кустятся, но не выровненные. Хромосома 3D – носитель промотора остистости. На данной хромосоме также выявлены гены, влияющие на время выколашивания и промотор(ы) высоты растения.

**Линия 4D.** Растения высотой 80–90 см, не выровненные, прямостоячие, хорошо кустятся. Колос средней плотности, плечо нижней колосковой чешуи очень узкое, приподнятое. Поскольку данная хромосома является носителем гена-промотора остистости, поэтому моносомики, как правило, остистые. Хромосома 4D является также носителем генов, контролирующих длину колоса, время выколашивания и промотора высоты растения.

**Линия 5D.** Высота – 80–90 см, растения хорошо кустятся, крепкие. Гены хромосомы 5D влияют на проявление таких признаков, как длина колеоптиля, длина листовой пластинки, время выколашивания. Моносомные растения этой линии могут быть донором короткого вегетационного периода.

**Линия 6D.** Растения довольно высокие – до 95 см, образуют до 12 стеблей, имеют веретеновидной формы колос средней плотности. Нижняя колосковая чешуя имеет плечо среднего размера (до 2 мм) скошенной формы. Хромосома 6D несет гены, отвечающие за число колосков в колосе, и гены-ингибиторы высоты растения.

**Линия 7D.** Растения высотой 80–87 см, выровненные, стебли и узлы крепкие. Колосковые чешуи не плотные, распушенные. Хромосома 7D является носителем гена-промотора высоты растения.

Серия моносомных линий зарегистрирована в Европейском объединении по анеуплоидии пшеницы [20] и передана во Всероссийский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова [21].

Использование анеуплоидных серий дает возможность осуществлять замещение и добавление отдельных хромосом и даже целых геномов. Проводится это как для улучшения сортов, так и для генетических исследований с целью идентификации генов, локализованных на замещенных хромосомах [22].

### 11.1.2. Серия дисомных линий яровой пшеницы сорта Опал

Серия дисомных линий яровой пшеницы сорта Опал (21 линия) получена на основе моносомных линий этого же сорта (рис. 11.1). Каждая линия представляет собой потомство 42-хромосомных растений, выращенных при самоопылении соответствующего моносомика [23].

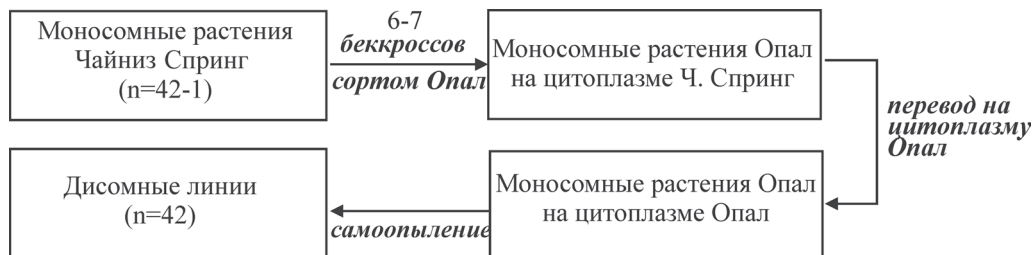


Рис. 11.1. Схема получения дисомных линий Опал

Все линии развиваются по яровому типу; безостые, тип куста – прямостоячий, листья и стебли темно-зеленой окраски с сизым налетом, колеоптиле не имеет антоциановой окраски; антоциановая окраска ушек флагового листа – очень слабая; частота растений с изогнутыми флаговыми листьями очень низкая; имеет среднее время колошения; сильный восковой налет на влагалище листа, колосе и его основании; выполненность верхнего междоузлия у большинства линий – средняя; форма колоса у большинства линий – цилиндрическая; цвет колоса при созревании – белый; окраска зерновки – белая [24].

**Линия 1А** по проявлению большинства количественных признаков подобна сорту Опал: высота растения – 79–83 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 19–20. Обладает высокой комбинационной способностью по признаку число колосков в главном колосе.

**Линия 2А** имеет хорошо выполненное зерно в благоприятных условиях выращивания; высота растения – 75–83 см, длина колоса – 9,5–10 см, плотность колоса – 18,5–19.

**Линия 3А** низкорослая, высота растения – 72–79 см, с малым числом колосков в колосе, низкие показатели числа и массы зерен с растения. Длина колоса – 9,5–10 см, плотность колоса – 17–19. Имеет низкую общую комбинационную способность по массе зерна с колоса и растения. Обладает высокой специфической комбинационной способностью по количеству зерен главного колоса и растения [25].

**Линия 4А.** Установлено сильное влияние генов хромосомы 4А на массу 1000 зерен (плюс-эффект); колос веретеновидный, длиной 9,5–10 см, плотность – 18–19, высота растения – 75–83 см.

**Линия 5А** значительно превышает сорт Опал и другие А-линии по числу колосков в колосе (19,5–20); высота растения – 79–85 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 19–19,5.

**Линия 6А** превышает сорт Опал по высоте растения, высота – 80–85 см, длина колоса – 9,5–10 см, плотность колоса – 19–19,5.

**Линия 7А** рекомендована для использования при межсортном замещении для увеличения длины колоса с одновременным увеличением числа зерен в нем; колос цилиндрический, длиной 9,5–10 см, плотность – 18–19, высота растения – 80–85 см.

**В- и D-линии** отличаются благоприятным сочетанием и высокой выраженностью признаков продуктивности колоса и растения (длина колоса, число колосков, число зерен на колосок, число зерен главного колоса и растения, масса 1000 зерен колоса и растения, масса зерна с растения) [26].

**Линия 1В** характеризуется хорошо выполненным верхним междоузлием; высота растения – 79–83 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 17–18.

**Линия 2В** по озерненности превосходит исходный сорт и другие линии; высота растения – 80–85 см, длина колоса – 9–10,5 см, плотность колоса – 18,5–19.

**Линия 3В** характеризуется хорошо выполненным верхним междоузлием, высокой озерненностью колоса; высота растения – 75–83 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 18,5–19. Обладает высокой специфической комбинационной способностью по признаку число колосков в колосе.

**Линия 4В** низкорослая, высота растения – 70–77 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 18,5–19. Характеризуется высокой специфической комбинационной способностью по числу и массе зерен с растения. Имеет высокую общую комбинационную способность по продуктивности растения, которая достигается благодаря наличию высоких положительных оценок ОКС по элементам продуктивности главного колоса (масса зерна с колоса, количество зерен на колосок, масса 1000 зерен колоса) и растения (число зерен с растения, масса 1000 зерен растения, продуктивная кустистость).

**Линия 5В** характеризуется высокой озерненностью в благоприятных условиях выращивания; число зерен растения – 120–135, высота растения – 75–82 см, длина колоса – 10–11 см, плотность колоса – 18–18,5.

**Линия 6В** низкорослая, высота растения – 70–77 см, длина колоса – 9,5–10,5 см, плотность колоса – 18,5–19.

**Линия 7В** низкорослая, высота растения – 75–80 см; имеет хорошие показатели озерненности колоса и выполненности зерна в благоприятных условиях выращивания; число зерен колоса – 40–46, число зерен на колосок – 2–2,3, масса 1000 зерен – 30–33 г, длина колоса – 9,5–10 см, плотность колоса – 19–19,5. Имеет высокую общую комбинационную способность по признакам продуктивности колоса и растения.

**D-линии** наиболее перспективны в селекционном отношении: характеризуются высокой общей комбинационной способностью по ряду признаков продуктивности (масса зерна с растения, масса 1000 зерен колоса, число зерен с растения и др.) [27].

**Линия 1D** высокорослая, высота растения – 80–90 см, имеет длинный колос – 10–12 см, средней плотности (плотность 15–16). Обладает высокой общей комбинационной способностью по высоте растения и длине колоса.

**Линия 2D** низкорослая, высота растения – 72–76 см, имеет хорошо озерненный плотный колос, высокие показатели массы зерна колоса и растения; плотность колоса – 19–20, число зерен колоса – 40–42. Обладает высокой общей комбинационной способностью по признакам продуктивности колоса и растения (один из лучших показателей по массе зерна с растения).

**Линия 3D** характеризуется хорошей озерненностью колоса и выполненностью зерна; число зерен колоса – 39–40, число зерен на колосок – 2–2,2, масса 1000 зерен – 25–30 г, длина колоса – 10–11 см, плотность колоса – 18,0–18,5, высота растения – 75–80 см. Для этой линии характерна высокая общая комбинационная способность по продуктивности главного колоса и растения (лучшие показатели ОКС среди дисомных линий по признакам продуктивности).

**Линия 4D** низкорослая, высота растения – 73–77 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 18–19.

**Линия 5D** низкорослая, высота растения – 75–80 см, длина колоса – 10–11 см, плотность колоса – 17–18.

**Линия 6D** имеет плотный веретеновидный колос; высота растения – 74–79 см, плотность колоса – 18–19, длина колоса – 9,5–10,5 см. Обладает высокой специфической комбинационной способностью по массе зерна с растения.

**Линия 7D** имеет высокие показатели количества зерен в главном колосе и количества зерен с растения, массы зерна главного колоса и растения, количества зерен на колосок, количества колосков в колосе, массы 1000 зерен; высота растения – 78–83 см, длина колоса – 9–10 см, плотность колоса – 18–19. Характеризуется полностью выполненным стеблем между основанием колоса и узлом ниже. Эта линия имеет высокую общую комбинационную способность по массе зерна главного колоса и наивысшую по массе 1000 зерен, что является отличительной особенностью данной линии.

### 11.1.3. Дигаплоидные линии яровой пшеницы

Дигаплоидные линии пшеницы получены путем культивирования пыльников межсортовых гибридов  $F_1$ , изолированных на стадии одноядерных микроспор. Линии выделяли в последующих поколениях регенерантов среди форм со спонтанно удвоившимся числом хромосом [28–30]. Экспериментально доказана возможность использования созданных таким образом дигаплоидных линий мягкой яровой пшеницы в качестве исходного гомозиготного материала для получения гибридов первого поколения с высоким уровнем гетерозиса по отдельным параметрам продуктивности [31].

**Линия Dh 393 Kitt × Sk** получена методом культуры пыльников гибридов  $F_1$  сортов Китт и Скала. Тип развития – яровой. Высота растения – 65–81 см. Частота растений с изогнутым флаговым листом – высокая. Антоциановая окраска ушек – слабая. Колошение наступает через 56–58 дней после посева. Восковой налет на влагалище флагового листа – средний. Восковой налет на колосе – слабый. Восковой налет на стебле – средний. Соломина полая. Колос пирамидальной формы, очень рыхлый, длинный – 10–12 см, с короткими остевидными отростками, цвет колоса – белый. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента – очень слабое. Плечо нижней колосковой чешуи – узкое, скошенное, зубец – очень короткий, прямой, опушение – среднее. Зубец наружной цветковой чешуи слегка изогнут. Зерновка окрашенная. Озерненность колоса хорошая, число зерен – 50–65; масса зерна главного колоса – 1–2 г; масса зерна 1 растения – 6 г.

**Линия Dh 418 Sk × Kr** получена методом культуры пыльников гибридов  $F_1$  сортов Скала и Красноярская. Тип развития – яровой. Высота растения – 100–110 см. Частота растений с изогнутым флаговым листом – низкая. Антоциановая окраска ушек – очень слабая. Колошение наступает через 53–55 дней после посева. Восковой налет на влагалище флагового листа – слабый. Восковой налет на колосе – слабый. Восковой налет на стебле – слабый. Соломина полая. Колос цилиндрической формы, очень рыхлый, средней длины – 7–9 см, с короткими остевидными отростками, цвет колоса – белый. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента – очень слабое. Плечо нижней колосковой чешуи – узкое, скошено незначительно, зубец очень короткий, прямой, опушение – среднее. Зубец наружной цветковой чешуи прямой. Зерновка окрашенная. Озерненность колоса хорошая, число зерен – 32–40; масса зерна главного колоса – 1–2 г; масса зерна 1 растения – 5 г.

**Линия Dh 366 Ph × Di** получена методом культуры пыльников гибридов  $F_1$  линии Phlo и сорта Диамант. Тип развития – яровой. Высота растения – 80–85 см.

Частота растений с изогнутым флаговым листом – средняя. Антоциановая окраска ушек – отсутствует. Колошение наступает через 54–56 дней после посева. Восковой налет на влагалище флагового листа – средний. Восковой налет на колосе – отсутствует. Восковой налет на стебле – средний. Соломина полая. Колос цилиндрической формы, очень рыхлый, средней длины – 7–9 см, безостый, цвет колоса – белый. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента – отсутствует. Плечо нижней колосковой чешуи – узкое, скошенное, зубец очень короткий, прямой, опушение слабое. Зубец наружной цветковой чешуи слегка изогнут. Зерновка окрашенная. Озерненность колоса хорошая, число зерен – 34–52; масса зерна главного колоса – 1–2 г; масса зерна 1 растения – 8 г.

**Линия Dh 462 Ph × Di** получена методом культуры пыльников гибридов F<sub>1</sub> линии Phlo и сорта Диамант. Тип развития – яровой. Высота растения – 100–105 см. Частота растений с изогнутым флаговым листом – низкая. Антоциановая окраска ушек – очень слабая. Колошение наступает через 54–56 дней после посева. Восковой налет на влагалище флагового листа – очень слабый. Восковой налет на колосе – слабый. Восковой налет на стебле – слабый. Соломина полая. Колос цилиндрической формы, средней плотности, средней длины – 7–9 см, с короткими остевидными отростками, цвет колоса – белый. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента – слабое. Плечо нижней колосковой чешуи – узкое, скошенное незначительно, зубец короткий, прямой, опушение – среднее. Зубец наружной цветковой чешуи слегка изогнут. Зерновка окрашенная. Озерненность колоса хорошая, число зерен – 34–57; масса зерна главного колоса – 1–2 г; масса зерна 1 растения – 8 г.

**Линия Dh 463 Ph × Di** получена методом культуры пыльников гибридов F<sub>1</sub> линии Phlo и сорта Диамант. Тип развития – яровой. Высота растения – 100–105 см. Частота растений с изогнутым флаговым листом – средняя. Антоциановая окраска ушек – очень слабая. Колошение наступает через 53–55 дней после посева. Восковой налет на влагалище флагового листа – очень слабый. Восковой налет на колосе – средний. Восковой налет на стебле – средний. Соломина полая. Колос цилиндрической формы, средней плотности, длинный – 10–12 см, с короткими остевидными отростками, цвет колоса – белый. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента – слабое. Плечо нижней колосковой чешуи – узкое, скошенное, зубец очень короткий, прямой, опушение – среднее. Зубец наружной цветковой чешуи слегка изогнут. Зерновка белая. Озерненность колоса хорошая, число зерен – 30–48; масса зерна главного колоса – 1–2 г; масса зерна 1 растения – 6 г.

#### **11.1.4. Аллоплазматические линии яровой пшеницы на основе геномов сортов Gabo и Lee**

Новые серии аллоплазматических линий созданы с целью изучения возможности повышения экспрессии преодоленных генов устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине путем замены собственной цитоплазмы сорта на привнесенную от другого вида злака [32]. В качестве материнских форм использовали

аллоплазматические линии, любезно предоставленные болгарским ученым И. Панайотовым: *Aegilops speltoides* / 6\*Penjamo 62, *Triticum aegilopoides* / 9\*Penjamo 62, *T. polonicum* / 7\*Penjamo 62, *Agropyron intermedium* / 9\*Penjamo 62, *Ae. sharonensis* / 6\*Penjamo 62, *T. turanicum* / 12\*Penjamo 62. Отцовскими родителями являлись сорта Gabo и Lee, имеющие по два преодоленных гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr10* и *Lr23*. Были созданы две изоплазматические линии с геномами сортов Gabo и Lee на цитоплазме сорта Penjamo 6, которые наряду с исходными эуплазматическими сортами служили контролем. Материал получен путем 12-кратного беккроссирования [33].

**Сорт Gabo и линии с этим геномом** характеризуются очень слабой интенсивностью антоциановой окраски coleoptile, прямостоячей формой куста, отсутствием антоциановой окраски ушек флагового листа, очень низкой частотой растений с изогнутыми флаговыми листьями, средним восковым налетом на влагалище флагового листа, средним восковым налетом на колосе и сильным на стебле. Высота растений составляла 66–80 см. Стебель полый. Колос пирамидальный, средней плотности. Длина колоса без остей и остевидных отростков ниже средней – 6–8 см. Колос с короткими остевидными отростками белого цвета при созревании. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента оси колоса среднее. Плечо нижней колосовой чешуи приподнятой формы и средней ширины в средней части колоса. Нижняя колосковая чешуя с прямым длинным зубцом в средней части колоса. Опушение внутренней стороны нижней колосковой чешуи – слабое. Форма зубца наружной нижней цветковой чешуи в средней части колоса слегка изогнутая. Зерновка белая и слабо окрашивается фенолом. Тип развития – яровой. У большинства линий колошение очень раннее. Однако линия с цитоплазмой от *Ae. sharonensis* колосилась на 5 дней позже в сравнении с остальными.

**Сорт Lee и линии на его основе** характеризуются очень слабой интенсивностью антоциановой окраски coleoptile, прямостоячей формой куста, отсутствием антоциановой окраски ушек флагового листа, низкой частотой растений с изогнутыми флаговыми листьями, средним восковым налетом на влагалище флагового листа, очень слабым восковым налетом на колосе и слабым на стебле. Высота растений средняя – 81–95 см. Стебель полый. Колос веретенообразный, рыхлый. Длина колоса без остей и остевидных отростков средняя – 7–9 см. Колос с длинными остевидными отростками, белого цвета при созревании. Опушение с выпуклой стороны верхушечного сегмента оси колоса – очень слабое. Плечо нижней колосовой чешуи прямое и широкое. Нижняя колосковая чешуя со слегка изогнутым зубцом средней длины в средней части колоса. Опушение внутренней стороны нижней колосковой чешуи – слабое. Форма зубца наружной нижней цветковой чешуи в средней части колоса умеренно изогнутая. Зерновка белая и слабо окрашивается фенолом. Тип развития – яровой. У большинства линий колошение очень раннее. Однако линия с цитоплазмой от *Ae. sharonensis* колосилась на 7 дней позже в сравнении с остальными. У линии с цитоплазмой от *Agropyron intermedium* время колошения запаздывало на 5 дней по отношению к другим формам этой серии.



Оценка полигенной устойчивости аллоплазматических линий с геномами сортов Lee и Gabo к пяти разновидульным патотипам возбудителя бурой ржавчины и модельной популяции (смеси клонов) показала, что существует возможность изменения экспрессии конкретных преодолённых генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с помощью цитоплазмы, привнесённой от других видов злаков [34]. Однако специфика этого изменения зависит от генетических особенностей плазмона, эффекта ядерного фона растения-хозяина и патогенных свойств изолятов гриба. Генетические особенности ядерной и цитоплазматической систем растения влияют на конкурентные отношения между индивидуальными генотипами возбудителя бурой ржавчины в модельной популяции [35].

Аллоплазматические линии могут служить донорами цитоплазм в селекции пшеницы и использоваться в качестве модельной системы для изучения генетических, молекулярных и биохимических механизмов взаимодействия генома и плазмона растения при формировании различных хозяйственных признаков.

## 11.2. Рожь озимая

### 11.2.1. Инцухт-линии озимой диплоидной ржи

Создание инцухт-линий ржи путем принудительного самоопыления сортов-популяций затруднено из-за самонесовместимости и сильной инбредной депрессии. Данные барьеры удалось преодолеть путем использования селектированного источника самосовместимости, которая контролируется 2–3 генами *Sf*. На его основе создана коллекция инцухт-линий диплоидной озимой ржи, характеризующаяся высокой озерненностью при последовательном самоопылении и незначительной инбредной депрессией [36, 37]. Из данной коллекции выделено девять селекционно-ценных инцухт-линий, пять из которых имеют маркерные С-блоки (51–16; 51–31; 37–10; 37–13; 26). Данные линии могут использоваться в качестве родительских компонентов при создании гетерозисных гибридов  $F_1$  озимой ржи и в генетических исследованиях. В каталог включена также селекционно-ценная инцухт-линия польской селекции.

**Линия 51-16** короткостебельная (ген *HI*), высота – 70–75 см; масса 1000 зерен – 30–34 г; окраска алейронового слоя зерновки – темная, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – прямостоячий; восковой налет влагалища флагового листа – сильный; время колошения – позднее; лист, расположенный под флаговым листом, – длинный; колос – средней длины, рыхлый, прямостоячий, с восковым налетом, слабоопушенный; восковой налет на колосе – средний; опушение под колосом – очень слабое; цитологический маркер – мелкий блок гетерохроматина в спутнике ядрышкообразующей хромосомы (1R) и мелкий С-блок на теломере короткого плеча хромосомы 6R.

**Линия 51-31** короткостебельная (ген *HI*), высота – 75–78 см; масса 1000 зерен – 35–38 г; окраска алейронового слоя зерновки – светлая; с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – прямостоячий; восковой налет влагалища флагового листа – сильный; время колошения – среднее; лист распо-

женный под флаговым листом – длинный; восковой налет на колосе – сильный; опушение под колосом – сильное; положение колоса – прямостоячее; колос средней длины, рыхлый; цитологический маркер – мелкий гетерохроматиновый блок в спутнике хромосомы 1R (аналогично линии 51–16).

**Линия 37-13** длинностебельная, высота – 110–120 см; масса 1000 зерен – 35–40 г; окраска алейронового слоя зерновки – светлая; габитус куста – промежуточный; восковой налет влагалища флагового листа – слабый; время колошения – позднее; лист, расположенный под флаговым листом, длинный; восковой налет на колосе – отсутствует; опушение под колосом – отсутствует; колос прямостоячий, средней длины, плотный; цитологический маркер – увеличенный блок теломерного гетерохроматина в хромосоме 2R/7R; морфологический маркер – отсутствие антоциана на растении.

**Линия 37-10** длинностебельная, высота – 115–120 см; масса 1000 зерен – 33–35 г; окраска алейронового слоя зерновки – светлая; габитус куста – промежуточный; восковой налет влагалища флагового листа – слабый; время колошения – позднее; лист, расположенный под флаговым листом, – длинный; восковой налет на колосе – отсутствует; опушение под колосом – отсутствует; колос прямостоячий, средней длины, плотный; цитологический маркер – крупный С-блок на теломере хромосомы 2R/7R (аналогично линии 37–13); морфологический маркер – отсутствие антоциана на растении.

**Линия 26** имеет стебель средней длины, высота – 90–95 см; масса 1000 зерен – 35–40 г; окраска алейронового слоя зерновки – темная; с антоциановым окрашиванием колеоптиле; куст – прямостоячий; восковой налет влагалища флагового листа – средний; время колошения – среднее; лист, расположенный под флаговым листом, – средней длины; опушение под колосом – отсутствует; колос прямостоячий, средней длины и плотности; цитологический маркер – мелкий блок теломерного гетерохроматина в коротком плече хромосомы 4R.

**Линия Д-4** короткостебельная, высота – 65–70 см; масса 1000 зерен – 38–44 г; озерненность при самоопылении – 70–80%, позднеспелая; окраска алейронового слоя зерновки – светлая, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – промежуточный; восковой налет влагалища флагового листа – средний; раннее время колошения; второй лист – короткий; колос – плотный, средней длины, полупоникший со средним восковым налетом; слабое опушение под колосом.

**Линия Д-7** короткостебельная, высота – 70–75 см; масса 1000 зерен – 35–40 г; озерненность при самоопылении – 75–80%, среднеспелая; окраска алейронового слоя зерновки – светлая, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – стелющийся; восковой налет влагалища флагового листа – сильный; среднее время колошения; второй лист – короткий; колос – среднерыхлый, средней длины, полупоникший со средним восковым налетом; сильное опушение под колосом.

**Линия Д-16** короткостебельная, высота – 58–63 см; масса 1000 зерен – 38–40 г; озерненность при самоопылении – 65–70%, среднеспелая; окраска алейронового слоя зерновки – светлая, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус ку-

ста – промежуточный, ближе к стелющемуся; восковой налет влагалища флагового листа – средний; раннее время колошения; второй лист – короткий; колос – плотный, короткий, с горизонтальным положением и со слабым восковым налетом; слабое опушение под колосом.

**Линия Д-21** короткостебельная, высота – 70–75 см; масса 1000 зерен – 32–37 г; озерненность при самоопылении – 70–75%, раннеспелая; окраска алейронового слоя зерновки – светлая, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – промежуточный; восковой налет влагалища флагового листа – сильный; раннее время колошения; второй лист – средний; колос – среднерыхлый, длинный, полупоникший с сильным восковым налетом; среднее опушение под колосом.

**Линия Д-24** – происхождение – Польша; короткостебельная, высота – 60–65 см; масса 1000 зерен – 35–40 г; озерненность при самоопылении – 80–85%; среднеспелая; окраска алейронового слоя зерновки – светлая, с антоциановым окрашиванием колеоптиле; габитус куста – промежуточный; восковой налет влагалища флагового листа – средний; среднее время колошения; второй лист – средней длины; колос – среднерыхлый, длинный, полупоникший, с восковым налетом; среднее опушение под колосом.

### 11.3. Секалотритикум

#### 11.3.1. Формы секалотритикум

Ржано-пшеничные амфидиплоиды с цитоплазмой ржи (секалотритикум) созданы путем интрогрессивной гибридизации тетраплоидных сортов озимой ржи с гексаплоидными тритикале. Секалотритикум имеет плазмогены ржи и их полигеном, включающий геномы ржи и пшеницы, функционирует в отличие от тритикале в ржаной цитоплазме. Созданные формы секалотритикум являются ценным исходным материалом для рекомбинационной селекции адаптивных и высокопродуктивных ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи и могут использоваться при изучении эффектов ржаной и пшеничной цитоплазм [38, 39].

**Форма 109<sub>-1</sub>** создана на генетической основе тетраплоидной озимой ржи Новосибирская и гексаплоидного тритикале Л-246 (Новосибирская × Л-246 × Л-246); форма гексаплоидная, кариотип представлен полными наборами хромосом R, A и B геномов (RRAABB, 6x=42); тип развития – озимый; растения среднерослые – 120 см; позднеспелые; колос остистый, длинный – до 13 см, пониклый, рыхлый, покрыт слабым восковым налетом; опушение под колосом – слабое; зерно крупное (масса 1000 зерен до 51 г), светлой окраски; фертильность – от 74,5 до 80,0%; урожайность достоверно выше стандартного сорта тритикале Михась.

**Форма 110<sub>-2</sub>** создана на генетической основе тетраплоидной озимой ржи Новосибирская и гексаплоидного тритикале Л-246 (Новосибирская × Л-246 × Л-246); форма гексаплоидная, кариотип представлен полными наборами хромо-

сом R, A и В геномов (RRAABB,  $6x=42$ ); цитологические маркеры – крупные теломерные блоки в спутнике и длинном плече 1R хромосомы, причем С-блок на теломере длинного плеча в два раза больше. Тип развития – озимый; растения средней высоты – 117–123 см, среднеспелые; колос остистый, средней длины – 10–11 см с длинными остями; колосковые чешуи и ости окрашены; зерно крупное (масса 1000 зерен 47–49 г); озерненность колоса сравнительно низкая – до 70%, что связано с выщеплением растений с нарушенным процессом микроспоорогенеза; урожайность ниже стандартного сорта тритикале Михась.

**Форма 221-<sub>1</sub>** создана на генетической основе тетраплоидной озимой ржи Новосибирская и гексаплоидного тритикале Л-303; гексаплоидная, кариотип представлен полными наборами хромосом R, A и В геномов (RRAABB,  $6x=42$ ); цитологические маркеры – наличие на теломере длинного плеча 1R хромосомы сравнительно мелкого (примерно в два раза) С-блока по сравнению с блоком в спутнике и наличие в длинном плече 6R хромосомы серии из 4 интеркалярных С-блоков; тип развития растений – озимый; высота растений составляет 111–117 см; колос средней длины – около 10 см, полупоникший, остистый, плотный; озерненность – 68,5–70%; масса 1000 зерен – высокая (до 49 г); уступает стандарту сорту Михась по урожайности.

**Форма 222-<sub>1</sub>** создана на генетической основе тетраплоидной озимой ржи Новосибирская и гексаплоидного тритикале CHD-888 (Польша); гексаплоидная, кариотип представлен полными наборами хромосом R, A и В геномов (RRAABB,  $6x=42$ ); тип развития растений – озимый; растения сравнительно низкие – 94–114 см, среднеспелые; колос длинный, остистый, среднеплотный; фертильность высокая – 81,3%; зерно сравнительно мелкое, масса 1000 зерен – 35–39 г; урожайность ниже стандартного сорта тритикале Михась.

### 11.3.2. Хромосомно-замещенные линии тритикале и секалотритикум

Хромосомно-замещенные линии созданы путем интрогрессивной гибридизации тритикале или секалотритикум с мягкой озимой пшеницей. Могут использоваться в практической селекции тритикале и секалотритикум и в исследованиях по изучению эффектов замещений хромосом [39].

**Хромосомно-замещенная линия тритикале 104** создана на генетической основе тритикале сорта Михась и мягкой пшеницы Копылянка (Михась × Копылянка × Копылянка); гексаплоидная ( $6x=42$ ), замещение 1D/1A и 6D/6A; тип развития – озимый; раннеспелая; растения низкорослые – 50–55 см; тритикальный морфотип колоса; окраска зерна светлая; по продуктивности превосходит исходную форму.

**Хромосомно-замещенная линия секалотритикум 129** создана на генетической основе секалотритикум (Папараць × АД 60) с мягкой пшеницей Луцковлянка (Папараць × АД 60) × Луцковлянка × Луцковлянка); гексаплоидная ( $6x=42$ ), замещение 1D/1R; тип развития – озимый; растения средней высоты; колос с морфотипом исходного секалотритикум; фертильность высокая – 95%; зи-

мостойкость высокая – до 100%; продуктивность линии выше по сравнению с исходным секалотритикум.

**Хромосомно-замещенная линия секалотритикум 227** создана на генетической основе секалотритикум (Новосибирская × Л-246) и мягкой пшеницы Гармония; гексаплоидная ( $6x=42$ ), ржаной геном представлен только 2R хромосомой, а остальные замещены на хромосомы D генома пшеницы; тип развития – озимый; колос пшеничного морфотипа; фертильность высокая – 90%; среднеспелая; продуктивность линии выше по сравнению с исходным секалотритикум.

**Хромосомно-замещенная линия секалотритикум 63** создана на генетической основе секалотритикум (Папараць × АД 60) и мягкой пшеницы Копылянка; гексаплоидная ( $6x=42$ ), замещение 1D/1R; тип развития – озимый; раннеспелая; колос морфотипа исходного секалотритикум; продуктивность выше, чем у исходных форм.

## 11.4. Тритикале озимое

### 11.4.1. Формы озимого тритикале

Формы тритикале изучены и отобраны по сравнительно высокой совместимости с тетраплоидной озимой рожью и представляют интерес как доноры геномов пшеницы при создании ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотритикум [39].

**Форма NE 83T-12** – происхождение США; гексаплоидная (AABBRR,  $6x=42$ ); тип развития – озимый; совместимость с тетраплоидной рожью – 7–12%; высота растений средняя – 90–125 см; форма раннеспелая; колос средней длины – до 10 см, поникший, среднеплотный, покрыт слабым восковым налетом; имеется опушение под колосом; масса зерна с колоса и масса 1000 зерен – высокие (2,5 и 40,9 г соответственно); озерненность колосьев в среднем – 77%; зерно светлое; уступает по урожайности сорту тритикале Михась.

**Сорт Уго** – происхождение Польша; гексаплоидный (AABBRR,  $6x=42$ ); тип развития – озимый; совместимость с тетраплоидной рожью – 7–12%; растения низкие – 80–90 см; сорт среднеспелый; колос средней длины – до 10 см, полупоникший, плотный, покрыт слабым восковым налетом; опушение под колосом – сильное; масса зерна с колоса и масса 1000 зерен – сравнительно высокие (1,9 и 48,4 г соответственно); озерненность колосьев в среднем – 80,7%; зерно светлое; урожайность ниже, чем у сорта тритикале Михась.

## 11.5. Тритикале яровое

### 11.5.1. Формы гексаплоидного тритикале с реконструированным кариотипом

Формы гексаплоидного тритикале с реконструированным кариотипом получены при гибридизации октоплоидного тритикале 25АД20 с тетраплоидным тритикале ПРАТ 21. Выделены из гибридного материала на основе анализа морфологических признаков колоса с последующим определением хромосомного

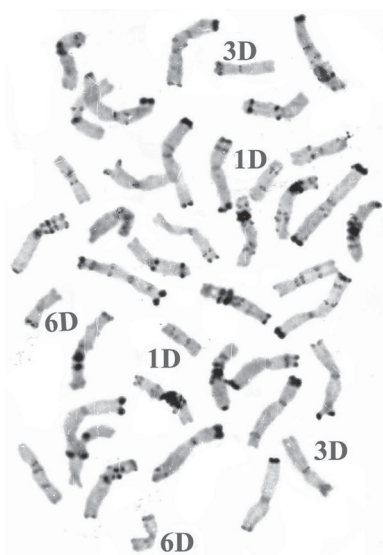


Рис. 11.2. Кариотип формы МПП(5) с 1D(1A)-, 3D(3A)- и 6D(6B)-замещениями хромосом

состава дифференциальным окрашиванием хромосом по Гимза (рис. 11.2, 11.3). Содержат различные типы D(A)- и D(B)-замещений хромосом. Характеризуются высоким уровнем цитологической стабильности, что обеспечивает сохранение межгеномных замещений хромосом в ходе смены поколений. Главным достоинством форм является высокое содержание белка в зерне (18–20%), что обусловлено присутствием в их кариотипе хромосом D генома пшеницы. Характеризуются устойчивостью к основным фитозаболеваниям: мучнистой росе, ржавчине и септориозу. Могут быть использованы для интрогрессии в существующие районированные сорта тритикале хромосом D генома с целью создания высокобелковых форм [40, 41].

**Форма МПП(5).** Содержание белка в зерне – 18,08%. Растения характеризуются наличием воскового налета, более выраженного в нижней их части. Колос слабоверетеновидной формы

с короткими остями в верхней части. Плотность опушения шейки колоса средняя. Высота растений – 93–96 см. Длина главного колоса – 9–10 см, число цветков в главном колосе – 55–58, количество зерен в главном колосе – 30–32, завязываемость зерен – 57–61%, масса зерна с главного колоса – около 1 г, масса зерна с растения около – 1,6 г, масса 1000 зерен – 32–35 г.

Имеет неоднородный хромосомный состав – в пределах формы встречаются растения с 1D(1A)-, 2D(2B)-, 3D(3A)- и 1D(1A)-, 3D(3A)-, 6D(6B)-замещениями хромосом (рис. 11.2).

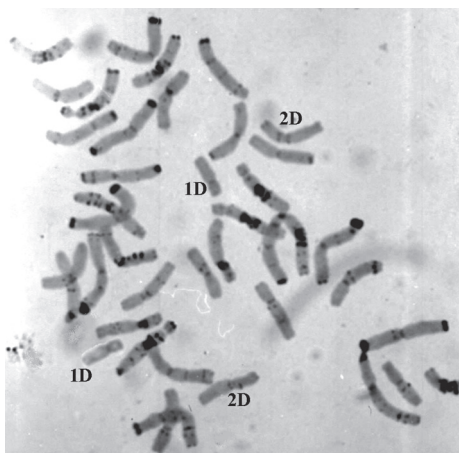


Рис. 11.3. Кариотип формы MV(2) с 1D(1A)- и 2D(2B)-замещениями хромосом

**Форма MV(2).** Содержание белка в зерне – 18,29%. Растения без воскового налета. Колос слабоверетеновидный, остистый. Плотность опушения шейки колоса средняя. Высота растений – 100–105 см. Длина главного колоса – 9–10 см, число цветков в главном колосе – 57–59, количество зерен в главном колосе – 34–37, завязываемость зерен 60–62%, масса зерна с главного колоса – около 1,4 г, с растения – 2–3 г, масса 1000 зерен – 38–41 г.

Характеризуется наличием двух типов замещений хромосом: 1D(1A) и 2D(2B) (рис. 11.3).

**Форма МI(1).** Содержание белка в зерне – 20,15%. Растения характеризуются



наличием воскового налета, более выраженного в нижней их части. Колос слабоверетеновидной формы, остистый. Плотность опушения шейки колоса средняя. Высота растений – 82–84 см. Длина главного колоса – 9–10 см, число цветков в главном колосе – 61–64, количество зерен в главном колосе – 36–38, завязываемость зерен – 59–61%, масса зерна с главного колоса – около 1,5 г, масса зерна с растения – 2–3 г, масса 1000 зерен – 42–47 г.

Имеет неоднородный хромосомный состав – в пределах формы встречаются растения с четырьмя [1D(1A), 2D(2B), 3D(3A) и 6D(6B)], тремя [1D(1A), 2D(2B) и 6D(6B)] и двумя [1D(1A) и 2D(2B)] межгеномными замещениями хромосом [42].

**Форма МП(3).** Содержание белка в зерне – 19,79%. Растения имеют хорошо выраженный восковой налет. Колос веретеновидный с короткими остями в верхней части. Плотность опушения шейки колоса слабая. Высота растений – 90–95 см. Длина главного колоса – 9–10 см, число цветков в главном колосе – 55–57, количество зерен в главном колосе – 25–28, завязываемость зерен – 46–49%, масса зерна с главного колоса – около 1 г, масса зерна с растения – около 1,5 г, масса 1000 зерен – 35–37 г.

Характеризуется наличием в кариотипе четырех межгеномных замещений хромосом 1D(1A), 2D(2B), 3D(3A) и 6D(6B) [43].

### 11.5.2. Линии тритикале, маркированные генами *Vrn*

Линии тритикале, маркированные определенными доминантными генами *Vrn*, контролирующими потребность в яровизации и наряду с генами *Ppd* скорость и тип развития растений, синтезированы на основе почти изогенных по данной системе генов линий мягкой пшеницы сортов Triple Dirk, Мироновская 808 (*Triticum aestivum* L.), различающихся по чувствительности к фотопериоду. В качестве опылителя использовали озимую диплоидную рожь *Secale cereale* L. (сорт Восход) и яровую аллоплазматическая рожь, полученную в лаборатории цитогенетики растений ИГиЦ НАНБ [44, 45].

Анализ результатов многолетних опытов позволил сделать вывод об ингибирующем эффекте новой генетической среды тритикале на экспрессию доминантных *Vrn* генов: в подавляющем большинстве линии тритикале выколашиваются значительно позже, чем соответствующие исходные линии пшеницы. Однако из набора созданных нами тритикале, маркированных *Vrn* генами, отобраны линии, которые по продолжительности периода всходы – колошение (числу дней до колошения – ЧДК) приближались к родительским линиям пшеницы [46, 47].

В данный каталог включены 4 октоплоидные и 4 гексаплоидные линии тритикале, маркированные доминантными генами *Vrn 1*, *Vrn 2* и *Vrn 1 Vrn 2* с яровым типом развития, наиболее ранние по сроку колошения и созревания в условиях Беларуси, характеризующиеся устойчивостью к засухе, болезням (септориозу и мучнистой росе), вредителям (шведской мухе).

### 11.5.2.1. Октоплоидные линии

**Линия 2** с доминантным геном *Vrn 1* выделена из комбинации Triple Dirk D × Аллорожь. Число дней до колошения (ЧДК) – 63–64. Тип куста в фазе кушения – промежуточный. Высота растений – 110–120 см. Форма колоса – цилиндрическая, имеются короткие остевидные отростки, длина колоса – 10–11 см, число колосков – 18–22; число зерен – 14–23; окраска колоса при созревании – белая. Опушение шейки колоса – отсутствует, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – слабое. Восковой налет на влагалище флагового листа и стебле – сильный. Окраска зерновки – белая.

**Линия 4** с доминантным геном *Vrn 2* выделена из комбинации Triple Dirk B × Восход. ЧДК – 64–65. Тип куста в фазе кушения – промежуточный. Высота растений – 90–100 см. Форма колоса – цилиндрическая, имеются короткие ости по всей длине колоса, длина колоса – 9–10 см, число колосков – 17–19; число зерен – 14–22; окраска колоса при созревании – белая. Опушение шейки колоса – отсутствует, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – слабое. Восковой налет на влагалище флагового листа и стебле – сильный. Окраска зерновки – белая.

**Линия 42(1)** с доминантным геном *Vrn 1* выделена из комбинации Мироновская 808-1 × Аллорожь. ЧДК – 65–67. Тип куста в фазе кушения – промежуточный. Высота растений – 90–100 см. Форма колоса – цилиндрическая, длина остей – средняя, длина колоса – 9–11 см, число колосков – 19–22; число зерен – 17–19; окраска колоса при созревании – белая. Плотность опушения шейки колоса – слабая, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – среднее. Восковой налет на влагалище флагового листа – слабый, на стебле – средний. Окраска зерновки – белая.

**Линия 25** с доминантными генами *Vrn 1 Vrn 2* выделена из комбинации Мироновская 808-12 × Восход. ЧДК – 57–60. Тип куста в фазе кушения – полустелющийся. Высота растений – 100–120 см. Форма колоса – цилиндрическая, имеются остевидные отростки, длина колоса – 12–14 см, число колосков – 18–21; число зерен – 14–26; окраска колоса при созревании – белая. Плотность опушения шейки колоса – слабая, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – среднее. Восковой налет на влагалище флагового листа – сильный, на стебле – средний. Окраска зерновки – белая.

Октоплоидные линии тритикале 2, 4, 42(1), 25 характеризуются более поздними сроками колошения, а также более низкой продуктивностью по сравнению с родительскими линиями пшеницы. Октоплоидные линии с полным набором хромосом мягкой пшеницы и ржи (AABBDDRR) представляют интерес в генетическом плане, так как позволяют определить влияние генома ржи на экспрессию доминантных генов *Vrn* в генотипе октоплоидных тритикале.

#### 11.5.2.2. Гексаплоидные линии

**Линия 3(9)** с доминантным геном *Vrn 1* выделена из комбинации Triple Dirk D × Аллорожъ. ЧДК – 51–52. Тип куста в фазе кущения – полупрямостоячий. Высота растений – 120–130 см. Форма колоса – веретеновидная, имеются длинные ости по всей длине колоса, длина колоса – 9–10 см, число колосков – 20–23; число зерен – 35–53; масса 1000 зерен – 40–45 г; масса зерна с колоса – 2 г; окраска колоса при созревании – белая. Опушение шейки колоса – отсутствует, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – слабое. Восковой налет на влагалище флагового листа и стебле – сильный. Окраска зерновки – белая.

**Линия 49(10)** с доминантным геном *Vrn 2* выделена из комбинации Triple Dirk B × Восход. ЧДК – 51–54. Тип куста в фазе кущения – полупрямостоячий. Высота растений – 110–130 см. Форма колоса – цилиндрическая, длина остей – средняя, длина колоса – 9–10 см, число колосков – 23–25; число зерен – 50–55; масса 1000 зерен – 40–45 г; масса зерна с колоса – 2 г; окраска колоса при созревании – белая. Плотность опушения шейки колоса – средняя, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – отсутствует. Восковой налет на влагалище флагового листа – сильный, на стебле – средний. Окраска зерновки – белая.

Гексаплоидные линии 3(9) и 49(10) созданы на основе фотонейтрального сорта мягкой пшеницы Triple Dirk, являются наиболее ранними по сроку колошения и рекомендуются в качестве источников раннего колошения при создании форм и сортов тритикале для условий Беларуси.

**Линия 39(6)** с доминантным геном *Vrn 1* выделена из комбинации Мироновская 808-1 × Аллорожъ. ЧДК – 58–59. Тип куста в фазе кущения – полупрямостоячий. Высота растений – 110–130 см. Форма колоса – пирамидальная, ости – длинные, длина колоса – 12–13 см, число колосков – 25–28; число зерен – 50–68; масса 1000 зерен – 60–65 г; масса зерна с колоса – 4 г; окраска колоса при созревании – белая. Плотность опушения шейки колоса – сильная, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – отсутствует. Восковой налет на влагалище флагового листа – слабый, на стебле – средний. Окраска зерновки – белая.

**Линия 24(2)** с доминантными генами *Vrn 1 Vrn 2* выделена из комбинации Мироновская 808-12 × Восход. ЧДК – 58–63. Тип куста в фазе кущения – полустелющийся. Высота растений – 130–150 см. Форма колоса – пирамидальная, ости – длинные, длина колоса – 11–13 см, число колосков – 22–25; число зерен – 40–65; масса 1000 зерен – 50–55 г; масса зерна с колоса – 3–4 г; окраска колоса при созревании – белая. Плотность опушения шейки колоса – сильная, опушение наружной поверхности нижней колосковой чешуи – слабое. Восковой налет на влагалище флагового листа – сильный, на стебле – средний. Окраска зерновки – белая.

Гексаплоидные линии 39(6) и 24(2) созданы на основе яровых аналогов фоточувствительного сорта пшеницы Мироновская 808, характеризуются высокими показателями продуктивности и рекомендуются для использования в селекции [47, 48].

## 11.6. Ячмень

### 11.6.1. Замещенные линии ячменя

Создана коллекция алло- и изоплазматических линий ячменя, содержащая 84 варианта различных ядерно-плазменных комбинаций (12 типов цитоплазм × 7 типов ядер) [49].

В качестве источников цитоплазм использованы формы *Hordeum vulgare*: Atlas, Himalaya, L1, L2 и *H. spontaneum*: W1, W3, W4, W5, W7, W8, W9, W10, а источников ядер – *Hordeum vulgare*: Роланд, Зазерский, Вежа, Гонар, Прима, Гастинец, Визит (табл. 11.1).

Алло- и изоплазматические линии растений сочетают в себе одинаковые ядерные и различные цитоплазматические гены и являются удобной моделью, позволяющей исследовать взаимодействие генетических систем клетки [50, 51].

Таблица 11.1. Источники ядерных и цитоплазматических геномов коллекции алло- и изоплазматических линий ячменя

Источники цитоплазмы			Источники ядра	
Виды	Образцы CPI*	Происхождение	Сорта К**	Происхождение
<i>H. vulgare</i>	Atlas 77151	Калифорния	Зазерский 85 26965	Беларусь
»	Himalaya 94435	Непал	Роланд 26897	Швеция
»	L1 77168	Иран	Вежа 29912	Беларусь, Швеция
»	L2 77169	Иран	Прима Беларуси 29323	Беларусь
<i>H. spontaneum</i>	W1 77133	Израиль	Визит 29914	Беларусь
»	W3 7129	Израиль	Гонар 29405	Беларусь
»	W4 77129	Израиль	Гастинец 29915	Беларусь
»	W5 77144	Израиль		
»	W7 77137	Израиль		
»	W8 77135	Израиль		
»	W9 7141	Израиль		
»	W10 7154	Иран		

\* CPI – Commonwealth Plant Introduction.

\*\* К – № каталога ВИР.

**Замещенные линии с ядром сорта Гастинец** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Гастинец (Flave × HVS 59393/79) яровой, двурядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос средней плотности, высота растения – 81–95 см, скороспелый, устойчив к полеганию, листовым болезням, пыльной головне, отзывчив на высокий агрофон. Аллоплазматические линии с ядром сорта Гастинец являются более адаптивными к неблагоприятным климатическим условиям, чем их эуплазматический аналог: в холодный и дождливый год замещение цитоплазмы приводило к достоверному увеличению показателей продуктивности по сравнению с эуплазматическим аналогом [52].

**Замещенные линии с ядром сорта Зазерский 85** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Зазерский 85 (отбор из селекционного образца Э–544) яровой, двурядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос средней плотности, высота растения – 81–95 см, средне-спелый, неустойчив к пыльной головне.

**Замещенные линии с ядром сорта Вежа** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Вежа получен в результате индивидуального отбора из селекционного номера WW7860 (Швеция) с последующим индивидуальным отбором линий, яровой, шестирядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос рыхлый, высота растения – 61–70 см, скороспелый, устойчив к полеганию, листовым болезням, засухе.

**Замещенные линии с ядром сорта Гонар** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Гонар (отбор из F<sub>2</sub> (Flare × HVS 59393/79)) яровой, двурядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос рыхлый, растение высокое (111–125 см), среднеспелый, устойчив к полеганию, листовым болезням, отзывчив на высокий агрофон.

**Замещенные линии с ядром сорта Визит** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Визит (KM1192 × Зазерский 85) яровой, двурядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос средней плотности, высота растения – 81–95 см, среднепоздний, устойчив к полеганию, листовым болезням, среднеустойчив к пыльной головне, неустойчив к корневым гнилям.

**Замещенные линии с ядром сорта Прима Беларуси** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Прима Беларуси (ХВС 97620/76 × KM1192) яровой, двурядный, габитус куста – полустелющийся, колос средней плотности, высота растения – 81–95 см, среднепоздний, среднеустойчив к полеганию, восприимчив к пыльной головне.

**Замещенные линии с ядром сорта Роланд** (12 линий) обладают аналогичными данному сорту морфологическими признаками. Сорт Роланд (Луид × Телус (Швеция)) яровой, двурядный, габитус куста – полупрямостоячий, колос средней плотности, высота растения – 81–95 см, среднеспелый, среднеустойчив к мучнистой росе, гельминтоспориозу, карликовой ржавчине. Сорт интенсивного типа, отзывчив на высокий агрофон и оптимальные сроки посева.

## 11.7. Лен

### 11.7.1. Коллекционные образцы диких видов льна

Наблюдаемое сужение генетического базиса культивируемых сортов льна является следствием использования в селекционных программах ограниченного спектра исходного материала. Необходимо расширение генофонда льна введением новых ценных генов, связанных с устойчивостью к болезням, низкой температуре, засухе и другим неблагоприятным факторам окружающей среды [53].

С целью создания коллекции в 2002 г. были высажены образцы диких видов льна, полученные из Генетических банков растений Германии (г. Гатерслебен), Венгрии (г. Тапиоселе) и России (ВИР). Коллекция включала 21 образец. Вследствие того что в полевых условиях большинство диких видов либо не взошли, либо не достигли стадии цветения из-за продолжительного вегетационного периода, в коллекцию были заложены только виды *Linum bienne*, *L. angustifolium*, *L. austriacum*, *L. perenne*, *L. grandiflorum*.

***L. bienne*** – семена получены из Венгрии, происхождение – неизвестно. Окраска венчика – светло-синяя, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая.

***L. angustifolium*** – семена получены из России (г. Пушкин), происхождение – Бельгия. Окраска венчика – фиолетовая, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая.

***L. austriacum*** – семена получены из Венгрии, происхождение – неизвестно. Окраска венчика – синяя, окраска пыльника – сероватая, окраска семян – темно-коричневая.

***L. perenne*** – семена получены из Венгрии, происхождение – Швейцария. Окраска венчика – синяя, окраска пыльника – сероватая, окраска семян – темно-коричневая.

***L. grandiflorum*** – семена получены из Венгрии, происхождение – Швейцария. Окраска венчика – пурпурная, окраска пыльника – сероватая, окраска семян – коричневая.

Источником желательных генов наряду с дикими родственными видами могут служить примитивные образцы льна, которые длительное время возделывались на территории Беларуси и вследствие этого обладают специфическими коадаптивными генными комплексами [54, 55].

Для создания коллекции белорусских стародавних образцов культурного льна (*L. usitatissimum* L.) были получены семена из Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова. В процессе изучения коллекционных образцов кроме компонентов урожая (высота растения, техническая длина стебля, количество соцветий, количество коробочек, количество и вес семян с растения) учитывались морфофизиологические признаки (высота растения, площадь листьев) на различных стадиях онтогенеза, проводились фенологические наблюдения, у изучаемых образцов были отмечены даты появления первых цветков и коробочек [56, 57].

### 11.7.2. Коллекционные образцы *L. usitatissimum*

**к-37** – тип долгунцовый, селекция Альтгаузена. Место сбора – Витебская губерния, 1922 г. Окраска венчика – синяя, окраска пыльника – сероватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – раннее.

**к-186** – тип долгунцовый, селекция Альтгаузена. Место сбора – Витебская губерния, 1922 г. Окраска венчика – синяя, окраска пыльника – сероватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.





**к-5455** – примитивный, тип долгунцовый. Место сбора – Белостокский р-н, 1940 г., собиратель – Фляксбергер. Окраска венчика – фиолетовая, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.

**к-5465** – примитивный, тип долгунцовый. Место сбора – Вилейская область, 1947 г. Окраска венчика – светло-синяя, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.

**к-5990** – примитивный, тип смешанный ( д/м ). Место сбора – Гродненская область, 1954 г., собиратель – В. Т. Красочкин. Окраска венчика – синяя, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.

**к-5991** – примитивный, тип смешанный (д/м). Место сбора – Гродненская область, 1955 г., собиратель – В. Т. Красочкин. Время начала цветения – среднее.

**к-6221** (Местный Белорусский) – примитивный, тип долгунцовый. Место сбора – Барановичская область, 1958 г. Окраска венчика – фиолетовая, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.

**к-6601** (Белорусский 1) – тип долгунцовый, Могилевская опытная станция, 1964 г. Окраска венчика – фиолетовая, окраска пыльника – синеватая, окраска семян – коричневая. Время начала цветения – среднее.

По признакам высота растения и техническая длина можно выделить образцы К-5451 и К-6601, отличающиеся высокими показателями данных признаков. По количеству коробочек выделился образец долгунцового типа К-37.

В каталог нового генофонда льна культурного (*Linum usitatissimum* L.) включены также полученные нами линии, регенеранты льна-долгунца соматического происхождения (в качестве эксплантов использовали сегменты гипокотилия), сорта льна масличного – доноры по признакам продуктивности семян и содержанию масла в семени [58, 59].

**Л1.** Лен-долгунец, белоцветковая линия, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, раннеспелая. По высоте и проценту выхода волокна превосходит родительский сорт Baltuchai на 10–12%, обладает устойчивостью к полеганию.

**Л2.** Лен-долгунец, белоцветковая линия, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, среднеспелая. Стабильно превосходит исходный сорт Л-41 по признакам продуктивности волокна.

**Форма 1.** Лен-долгунец, трансгрессивная форма выделена из гибридной комбинации Родник × Могилевский ( $F_2$ ), голубоцветковая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, устойчива к фузариозному увяданию.

**Форма 2.** Лен-долгунец, трансгрессивная форма выделена из гибридной комбинации К-65 × Белинка ( $F_2$ ), белоцветковая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, среднеспелая, высокопродуктивная (выход волокна – 25–30%), устойчива к полеганию и фузариозному увяданию.

**Р1.** Лен-долгунец, регенерант от сорта Белинка. Окраска лепестков – белая, окраска пыльника – синеватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – корич-

невая, среднеспелый, устойчив к полеганию, превосходит родительский сорт Белinka по высоте растения и устойчивости к фузариозному увяданию.

**R2.** Лен-долгунец, регенерант от сорта Балтучай. Окраска лепестков – белая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, раннеспелый, устойчив к полеганию, превосходит исходный родительский сорт по основным элементам продуктивности волокна и семян.

**Сорт Gold Flax** (Канада). Лен масличный, окраска лепестков – голубая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – желтая, оболочка семени не окрашена (семена имеют желтый цвет за счет окраски семядолей), содержание масла в семенах – 41–43%, относится к редкому типу льна (solin) и характеризуется уникальным, нетрадиционным сочетанием жирных кислот (содержание  $\alpha$ -линоленовой кислоты – от 1,58 до 5%).

**Сорт Лирина** (Германия). Лен масличный, окраска лепестков – голубая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, высокопродуктивный, устойчив к полеганию, фузариозу. Содержание масла – 40–43%.

**SU-6-15** (Чехия). Лен масличный, окраска лепестков – белая, окраска пыльника – сероватая, коробочка – шаровидная, окраска семян – коричневая, многосемянный, содержание масла – 40–43%.

**K-5594** (коллекция ВНИИ льна, Россия). Лен масличный, окраска лепестков – белая, пыльники – оранжевые, оболочка семени не окрашена – семена желтые, содержание масла – 40–42%. Высокая общая комбинационная способность по числу коробочек, числу семян на растение.

## 11.8. Линии томата

Многомаркерные мутантные линии Мо 500 и Мо 628 получены из Института генетики Республики Молдова. Линии могут служить хорошим модельным объектом в генетических исследованиях при изучении процессов рекомбинации и кроссинговера. Обозначения, характеристика и локализация мутантных генов соответствуют общепринятым в литературе [60, 61].

**Многомаркерная мутантная линия Мо 500** ( $aw\ d / aw\ d, m-2\ c / m-2\ c$ ), гомозиготная по рецессивным сцепленным генам-маркерам 2-й и 6-й хромосом.

Линия Мо 500 имеет следующие отличительные признаки: стебли без антоциана ( $aw$ ), короткий гипокотиль, укороченные междоузлия, листья со сморщенной поверхностью, с уменьшенным числом сегментов, растения идентифицируются как карлики ( $d$ ), имеют очень мелкие пятна на листе – крапчатость ( $m-2$ ), настоящий лист обычно цельный, а последующие листья рассечены в меньшей степени, чем у растений, несущих доминантный аллель  $S$ . Тип куста – детерминантный. Размер плода – мелкий, яйцевидной формы со средней ребристостью. Число камер в плоде – 2. Зеленое пятно у основания плода (перед созреванием) – отсутствует. Окраска плода при созревании – желтая. Время созревания – среднее.

Гены *aw* и *d* сцеплены во 2-й хромосоме.

Гены *m-2* и *c* сцеплены в 6-й хромосоме.

*m-2* (6,77) – *motted-2*. Очень мелкие хлоротические пятна на листьях, проявление которых зависит от температуры.

**Многомаркерная мутантная линия Мо 628** (*ful e / ful e, hl a / hl a*), гомозиготная по рецессивным сцепленным генам-маркерам 4-й и 11-й хромосом.

Линия Мо 628 имеет следующие отличительные признаки: желтая окраска листьев в точках роста (*ful*), листья с почти цельнокрайними сегментами, центральная жилка листа искривлена (*e*), волосков нет ни на гипокотиле, ни на остальных частях растения (*hl*), недостаток антоциана проявляется в гипокотиле, семядолях и в листьях сеянцев (*a*). Тип куста – индетерминантный. Размер плода – средний, округлой формы со средней ребристостью. Число камер в плоде – 2–3. Зеленое пятно у основания плода (перед созреванием) – отсутствует. Окраска плода при созревании – красная. Время созревания – среднее.

Гены *ful* и *e* сцеплены в 4-й хромосоме.

Гены *hl* и *a* сцеплены в 11-й хромосоме.

Изучение комбинационной способности этих линий показало, что при условии подбора соответствующего второго компонента скрещивания истинный гетерозис у гибридов  $F_1$  с участием линий МО 500 и Мо 628 доходил до 85–100% [62].

## 11.9. Картофель

### 11.9.1. Соматклоны картофеля

Коллекция соматклонов картофеля создана методом многоступенчатого отбора на комплексную резистентность к X- и L-вирусам в пределах 3 сортов белорусской селекции: Альтаир, Аксамит, Явар и примитивного культурного вида *S. andigenum* K15541. Выделение устойчивых к X- и L-вирусам клонов проводили в течение 5 лет в полевых условиях на естественном инфекционном фоне. Для диагностических целей использовали метод иммуноферментного анализа (ELISA-тест) и метод визуальной оценки по степени развития симптомов заболевания. В результате многоступенчатого отбора получены клоны, которые длительно сохраняют признак резистентности к вирусам, значительно превосходят контрольные популяции исходных сортов по степени устойчивости к этим патогенам и обладают рядом других хозяйственно ценных признаков [63–65].

**Общая характеристика коллекции.** Созданная коллекция включает клоны картофеля с геномами сортов Аксамит (80/1, 103/4, 185/2, 188/3); Альтаир (275/4, 92/5, 94/2, 93/2); Явар (152/2, 157/7, 52/1, 113/4) и клоны примитивного культурного вида *S. andigenum* (103/5–2, 108/4–4). В 2004 г. коллекция дополнена 4 образцами, полученными от самоопыления клонов от сортов Явар (37/20, 40/1, 44/5) и Аксамит (41/2).

## 11.9.2. Клоны, полученные при вегетативном размножении

### 11.9.2.1. Клоны от сорта Явар

**Клон 152/2** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. Устойчив к Y-вирусу картофеля. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 157/7** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. Устойчив к Y-вирусу картофеля. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 52/2** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. Устойчив к Y-вирусу картофеля. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. Характеризуется низким качеством крахмала. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 113/4** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

### 11.9.2.2. Клоны от сорта Альтаир

**Клон 275/4** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. Характеризуется средним качеством крахмала. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 94/2** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клуб-

ня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 93/2** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 92/5** стабилен по признаку устойчивости к L-вирусу, обнаруживает изменчивость по устойчивости к X-вирусу. По отдельным элементам продуктивности (масса клубней с растения, количество клубней с растения, средняя масса клубня) превосходит исходный сорт. Обладает высокой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

#### ***11.9.2.3. Клоны от сорта Аксамит***

**Клон 80/1** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. Характеризуется низкой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 103/4** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходного сорта. Характеризуется низкой степенью ягодообразования. Обладает высоким качеством крахмала. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 185/2** стабилен по признаку устойчивости к L-вирусу, обнаруживает изменчивость по резистентности к X-вирусу. Обладает низкой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 188/3** стабилен по признаку устойчивости к L-вирусу, обнаруживает изменчивость по резистентности к X-вирусу. Обладает низкой степенью ягодообразования. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

#### ***11.9.2.4. Клоны от примитивного культурного вида S. andigenum K15541***

**Клон 103/5-2** стабилен по признаку устойчивости к X- и L-вирусам, наследует высокую степень резистентности к этим вирусам при вегетативном размножении в отличие от исходной формы. По морфологическим признакам не отличается от исходной формы.

**Клон 108/4-4** стабилен по признаку устойчивости к L-вирусу, обнаруживает изменчивость по резистентности к X-вирусу. По морфологическим признакам не отличается от исходной формы.



### 11.9.3. Клоны, полученные путем самоопыления

#### 11.9.3.1. Клоны от сорта Явар

**Клон 37/20** высокоустойчив к X-, L- и Y-вирусам картофеля. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 40/1** высокоустойчив к X-, L- и Y-вирусам картофеля. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

**Клон 44/5** высокоустойчив к X-, L- и Y-вирусам картофеля. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

#### 11.9.3.2. Клон от сорта Аксамит

**Клон 41/2** высокоустойчив к X-, L- и Y-вирусам картофеля. По морфологическим признакам не отличается от исходного сорта.

В качестве доноров признака устойчивости к X-и L-вирусной инфекции для генофонда можно рекомендовать все коллекционные клоны от сорта Явар (152/2, 157/7, 52/1, 113/4); клоны 275/4, 94/2, 93/2 от сорта Альтаир, так как они обладают не только комплексной устойчивостью к вирусам, но и превосходят исходные сорта-популяции по ряду элементов продуктивности [66].

## 11.10. Сахарная свекла

### 11.10.1. Линии сахарной свеклы гиногенетического происхождения

Гиногенетические линии сахарной свеклы получены в лаборатории цитогенетики растений путем культивирования семян в культуре *in vitro*. Доноры линий – растения диплоидных сортов Белоцерковская односемянная 40 и Янаш А3 и тетраплоидного сорта Верхняячская 103 (селекция Белорусской зональной опытной станции по сахарной свекле и Белоцерковской опытно-селекционной станции ВНИС) [67–71].

**Линия В 103 ДГ** диплоидная, многосемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семян тетраплоидного растения-донора от сорта Верхняячская многосемянная 103. Сахаристость достигает 19%. Дигаплоид. Может представлять интерес как многосемянный опылитель.

**Линия Ян СУГ** диплоидная, многосемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семян диплоидного растения-донора от сорта Янаш А3. Сахаристость достигает 18%. Удвоенный гаплоид, полученный в результате полиплоидизации растений-регенерантов при длительном культивировании *in vitro*.

**Линия Ян КУГ/РК** диплоидная, многосемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семян диплоидного растения-донора от сорта Янаш А3. Сахаристость достигает 18%. Удвоенный гаплоид, сформированный как линия после колхицинирования и двух циклов культуры *in vitro*. Представляет интерес как компонент в скрещиваниях с линией Бц 40СУГ/РК.

**Линия Бц 40СУГ/ РК** диплоидная, односемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семянпочек диплоидного растения-донора от сорта Белоцерковская односемянная 40. Сахаристость достигает 17%. Удвоенный гаплоид, полученный в результате полиплоидизации растений-регенерантов при их длительном микроклональном размножении и двух циклов культуры *in vitro*. Представляет интерес как компонент в скрещиваниях с линией Ян КУГ/РК.

**Линия Бц 40 СУГ/РК 30 Gy** диплоидная, односемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семянпочек диплоидного растения-донора от сорта Белоцерковская односемянная 40. Сахаристость достигает 17%. Удвоенный гаплоид, полученный в результате полиплоидизации растений-регенерантов при их длительном микроклональном размножении и облученный на стадии культуры *in vitro* дозой 30 Gy. Линия устойчива к церкоспорозу.

**Линия Бц 40 СУГ/РК 300 Gy** диплоидная, односемянная, индуцирована в культуре неоплодотворенных семянпочек диплоидного растения-донора от сорта Белоцерковская односемянная 40. Сахаристость достигает 17%. Удвоенный гаплоид, полученный в результате полиплоидизации растений-регенерантов при длительном микроклональном размножении и облученный на стадии культуры *in vitro* дозой 300 Gy. Линия устойчива к ризктониозу.

## 11.11. Подсолнечник

### 11.11.1. Коллекция линий

В лаборатории нехромосомной наследственности при финансовой поддержке компании «Соя-Север и Ко» проводится работа по созданию самоопыленных родительских форм гибридов масличного подсолнечника – материнских линий-закрепителей стерильности пыльцы и их стерильных аналогов на цитоплазме *Helianthus petiolaris* и отцовских линий-восстановителей фертильности пыльцы, адаптированных к выращиванию в условиях Беларуси [72, 73].

Линии представляют практический интерес для получения гибридов  $F_1$ , характеризующихся высокой выравненностью растений по высоте, одновременно с созревания, что улучшает качество семян, гетерозисом по сбору масла и устойчивостью к патогенам.

Линии создавались методом инбридинга – многократного (5–6 лет) принудительного самоопыления и отбора лучших растений [74].

Исходным материалом для создания линий служили сорта, простые межлинейные гибриды на стерильной цитоплазме, линии-закрепители стерильности селекции ближнего и дальнего зарубежья, а также гибриды, полученные нами от линейно-сортовых и межлинейных скрещиваний.

В настоящее время получены семена линий 5–6-го поколений инбридинга и стерильных аналогов материнских линий 4–5-го беккроссов.

**Линия-восстановитель фертильности пыльцы М 708/04 Rf** имеет стерильную цитоплазму вида *Helianthus petiolaris* L. Растения ветвистые по всей части стебля, центральная корзинка плоская – 8–10 см. Средняя высота растения –

95–97 см, продолжительность вегетационного периода от всходов до физиологической спелости – 92–97 дней. Листья темно-зеленой окраски, слегка бугорчатые. Окраска семян – черная, форма – продолговатая. Масличность семян в 2004 г. – 48,2%. Rf-линия обладает высокой пыльцевой продуктивностью и длительным периодом цветения. Количество растений, не пораженных склеротинией ко времени уборки, – 97,8%.

**Линия-восстановитель фертильности пыльцы М 780/04 Rf** имеет стерильную цитоплазму вида *Helianthus petiolaris* L. Растения ветвистые по всей части стебля, центральная корзинка плоская – 8–11 см. Средняя высота растения – 95–100 см, продолжительность вегетационного периода от всходов до физиологической спелости – 89–94 дня. Листья зеленой окраски, гладкие. Окраска семян – черная, форма – продолговатая. Масличность семян в 2004 г. – 42,0%. Rf-линия обладает высокой пыльцевой продуктивностью и длительным периодом цветения. Количество растений, не пораженных склеротинией ко времени уборки, – 95,0%.

**Линия-закрепитель стерильности М 606/04 В.** Растения однокорзиночные. Корзинка плоская – 14–16 см с вертикальным расположением. Средняя высота растения – 102–104 см, продолжительность вегетационного периода от всходов до физиологической спелости – 90–95 дней. Листья светло-зеленой окраски, гладкие. Окраска семян – черная, форма – яйцевидно-продолговатая. Масличность семян в 2004 г. – 55,7%. Количество растений, не пораженных склеротинией ко времени уборки, – 100%.

**Линия-закрепитель стерильности М 638/04 В.** Растения однокорзиночные. Корзинка плоская – 15–18 см, наполовину наклоненная вниз. Средняя высота растения – 107–113 см, продолжительность вегетационного периода от всходов до физиологической спелости – 92–97 дней. Обладает высокой пыльцевой продуктивностью. Листья темно-зеленой окраски, гладкие. Окраска семян – черная, форма – яйцевидно-продолговатая. Масличность семян в 2004 г. – 51,6%. Количество растений, не пораженных склеротинией, – 98%.

## Литература

1. Коваль С. Ф., Коваль В. С., Тымчук С. М., Богуславский Р. Л. Генетические коллекции: проблемы формирования, сохранения и использования // Цитология и генетика. – 2003. – № 4. – С. 46–53.
2. Мережко А. Ф. Проблема доноров в селекции растений. – СПб., 1994. – 128 с.
3. Гурьева И. А. Генофонд кукурузы на Украине // Генетическая коллекция растений. – Новосибирск, 1995. – Вып. 3. – С. 69–138.
4. Еремин Г. В. Генетические коллекции плодовых // Общие проблемы биологии. – М., 1983. – С. 87–110 (Итоги науки и техники, т. 2).
5. Железнов А. В., Железнова Н. Б. Проблема сохранения и использования генетических ресурсов растений // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 6–27.
6. Крупнов В. А., Воронина С. А., Лобачев Ю. В., Сейфулин Р. Г., Цапайкин А. П., Елесин В. А., Кастов В. И., Семенов В. Н. Изогенные линии пшеницы Саратовского селекционного центра // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 165–204.
7. Матвиенко Н. И. Банки генов // Общие проблемы биологии. – М., 1983. – С. 3–36 (Итоги науки и техники, т. 1).
8. Мику В. Е. Генетические коллекции кукурузы // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 56–86.

9. Митрофанова О. П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. – 1994. – Т. 30, № 10. – С. 1306–1316.
10. Петров Ц. А., Шутяев А. М. Архив генетических фондов лесных древесных растений // Общие проблемы биологии. – М., 1983. – С. 111–139 (Итоги науки и техники, т. 2).
11. Проданович С., Еванович Б., Перович Д., Лакич Н., Младенов Н. Генетическое разнообразие зародышевой плазмы озимой пшеницы Югославии // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1995. – Вып. 3. – С. 167–178.
12. Разорителева Е. К., Таран С. Ф., Усатов А. В. Генетическая коллекция пластомных мутантов подсолнечника // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 197–216.
13. Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетические коллекции растений и их использование // Общие проблемы биологии. – М., 1983. – С. 3–27 (Итоги науки и техники, т. 1).
14. Шевченко В. В., Гриних Л. И. Генетические коллекции арабидопсиса // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 28–55.
15. Шмараев Г. Е., Подольская А. П. Генетическая коллекция кукурузы и пути ее использования в селекции // Генетические коллекции растений. – Новосибирск, 1994. – Вып. 2. – С. 138–159.
16. Жученко А. А. мл., Рожмина Т. А. Мобилизация генетических ресурсов льна / ВИЛАР, Москва, ВНИИЛ. Торжок, 2000. – 224 с.
17. Sears E. R. The aneuploids of common wheat // Missouri AGR.EXP.STA.RES.BULL. – 1954. – N 572. P. 1–58.
18. Dylenok L. A., Khotyljova L. V., Yatsevich A. P. Genetic investigation of common wheat by application of monosomic lines // Proc. of 7<sup>th</sup> Intern. Wheat Genetic Symposium. – Cambridge, 1988. – P. 6–9.
19. Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Яцевич А. П., Куделко Л. И., Хомич Е. А., Анисимова Н. В. Генетические исследования пшеницы с использованием анеуплоидов // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1996. – № 2. – С. 68–72.
20. Dylenok L. A., Khotyljova L. V., Khomich E. A., Yatsevich A. P. A new method for developing a series of monosomic lines of spring wheat Opal // EWAC Newsletter. – 1995. – P. 24–25.
21. Dylenok L. A., Khotyljova L. V., Yatsevich A. P., Kudelko L. I. Study on the frequency of functioning 20- and 21-chromosome female and male gametes in Opal monosomic lines // Abstract of the 11<sup>th</sup> EWAC Conference dedicated of the memory of O. I. Maystrenko. – Novosibirsk, Russia, 2000. – P. 28.
22. Khotyljova L. V., Dylenok L. A., Yatsevich A. P., Kudelko L. I., Anisimova N. V. Aneuploidy as factors of genetics variability formation in spring wheat // Spring symposium of plant cytogenetics. – Poland, Cieszyn, 1997. – P. 42.
23. Yatsevich A. P., Dylenok L. A., Kudelko L. I., Anisimova N. V. Genetic variability in disomic lines of spring wheat Opal for quantitative traits // Abstracts the 12<sup>th</sup> Intern. EWAC Workshop. – 1–6 July 2002, John Innes Centre, Norwich, UK / Norwich Research Park, Colney, Norwich. – 2002. – P. 24.
24. Шантуренко М. Н., Хотылева Л. В. Пути формирования генетической изменчивости у дисомных линий мягкой яровой пшеницы Опал // Доклады НАН Беларуси. – 2002. – Т. 46, № 6. – С. 5–12.
25. Kudelko L. I., Anisimova N. V., Dylenok L. A., Yatsevich A. P., Shapturenko M. N. Use of Opal disomic lines for studying heterosis in wheat // Abstract of the 11<sup>th</sup> EWAC Conference dedicated of the memory of O. I. Maystrenko. – Novosibirsk, Russia, 2000. – P. 90–91.
26. Шантуренко М. Н. Генетическая гетерогенность дисомных линий яровой пшеницы Опал и оценка сопряженности методов ее определения // Доклады НАН Беларуси. – 2004. – Т. 49, № 2. – С. 82–85.
27. Шантуренко М. Н., Куделко Л. И., Яцевич А. П., Хотылева Л. В. Формирование нового исходного материала на основе генетической гетерогенности дисомных растений пшеницы из потомства анеуплоидов // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 11. – С. 1498–1504.
28. Orlov P. A., Khotlyanik N. V. Development and investigation of wheat dihaploid alloplasmic lines // Proc. Intern. Conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines». – Novosibirsk, 2001. – P. 94–97.

29. Orlov P. A., Sidor L. S. Evaluation of the intervarietal wheat diversity by parameters of morpho-genetic potential in cell and tissue culture // Collected scientific Articles of 1 Regional Conf. «Cell Nuclei of Plants – Expression and reconstruction». – Minsk, 28–29 July 2001. – Minsk, 2001. – P. 98–103.

30. Сидор Л. С., Орлов П. А. Процессы морфогенеза в культуре листовых эксплантов некоторых видов пшеницы (*Triticum*) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2002. – № 4. – С. 29–32.

31. Orlov P. A., Trukhanovetz N. L., Ruban V. V., Pyko V. I., Agurkova Z. A. Application of wheat dihaploid lines for preserving genetic resources of agronomic valuable traits // Proc. Intern. Conf. «Biotechnology approaches for exploitation and preservation of plant resources». – Yalta, 2002. – P. 61–62.

32. Voluevich E. A., Bulovichik A. A. Interaction of nuclear and cytoplasmic genetic systems of host-plant in common wheat resistance to leaf rust // Proc. Intern. Conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines». – Novosibirsk, 2001. – P. 111–114.

33. Волуевич Е. А., Булойчик А. А., Михно А. М. Влияние чужеродного плазмона на экспрессию преодолённых генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Доклады НАН Беларуси. – 2002. – Т. 46, № 2. – С. 78–80.

34. Булойчик А. А., Волуевич Е. А., Михно А. М. Эффекты генома и плазмона на экспрессию преодолённых генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 2. – С. 11–19.

35. Волуевич Е. А., Булойчик А. А., Михно А. М. Эффекты генома и плазмона растения-хозяина на экспрессию преодолённых генов устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине // Материалы 1-й Всероссийской конференции по иммунитету растений к болезням и вредителям. – СПб., 2002. – С. 77–78.

36. Гордей С. И., Шимко В. Е., Гордей И. А. Особенности восстановления фертильности при создании систем ЦМС Р-типа («пампа») озимой ржи *Secale cereale* L. // Материалы 2-й конференции МОГиС им. Н. И. Вавилова, посвященной 115-летию Н. И. Вавилова «Актуальные проблемы генетики». – Москва, 20–21 февраля 2003 г. – М., 2003. – Т. 1. – С. 56.

37. Шимко В. Е., Кульминская И. В., Гордей И. А., Гузюк Л. И. Анализ микроспорогенеза у самофертильных линий озимой ржи (*Secale cereale* L.) // Весці НАН Беларусі. – 2005. – № 3. – С. 56–60.

38. Люсигов О. М., Гордей И. А. Формирование и хромосомная структура генома секалотритикум // Материалы Международной конференции «Клеточные ядра и пластиды растений: биохимия и биотехнология». – Минск, 26–28 мая 2004 г. – С. 13–19.

39. Белько Н. Б., Гордей И. А., Хохлова С. А., Щетько И. С., Быченко А. П. Создание секалотритикум – экспериментальный ароморфоз и эффективный путь расширения генофонда амфидиплоидов пшеницы с рожью // Материалы Международной научно-практической конференции «Стратегия и тактика экономически целесообразной адаптивной интенсификации земледелия». – Жодино, 2004. – Т. 2. – С. 28–35.

40. Дубовец Н. И., Дымкова Г. В., Сычева Е. А., Соловей Л. А., Штык Т. И. О перспективности синтеза гексаплоидных тритикале с множественными межгеномными замещениями хромосом пшеницы // Материалы Международной научно-практической юбилейной конференции, посвященной 160-летию БСХА «Проблемы производства продукции растениеводства и пути их решения». – Горки, 2000. – С. 212–216.

41. Dubovets N. I., Dymkova G. V., Solovej L. A., Shtyk T. I., Bormotov V. E. A study on spring hexaploid triticales with mixed wheat component of karyotype // Proc. 5<sup>th</sup> Intern. Triticale Symposium. – Poland, 2002. – P. 303–310.

42. Дубовец Н. И., Дымкова Г. В., Соловей Л. А., Штык Т. И., Бормотов В. Е. Гексаплоидные тритикале с комбинированным A/B/D геномом пшеницы // Материалы юбилейной конференции, посвященной 100-летию профессора А. Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Тимирязевской Академии. – Москва, 2002. – С. 97–99.

43. Дымкова Г. В., Дубовец Н. И., Соловей Л. А., Штык Т. И. Морфобиологическая и технологическая характеристика гексаплоидных форм тритикале // Материалы 2-й конференции МОГиС им. Н. И. Вавилова, посвященной 115-летию Н. И. Вавилова «Актуальные проблемы генетики». – Москва, 20–21 февраля 2003 г. – М., 2003. – Т. 2. – С. 279–280.

44. Каминская Л. Н., Корень Л. В., Хотылева Л. В. Генетический контроль скорости развития тритикале // Материалы 2-й конференции МОГиС им. Н. И. Вавилова, посвященной 115-летию Н. И. Вавилова «Актуальные проблемы генетики». – Москва, 20–21 февраля 2003 г. – М., 2003. – Т. 1. – С. 84–86.



45. Корень Л. В., Каминская Л. Н. Влияние *Vrn* и *Ppd* генов на экологическую адаптацию и продуктивность пшеницы и тритикале в условиях Беларуси // Тез. докл. III съезда ВОГиС России «Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития». – Москва, 6–12 июня 2004 г. – С. 105.
46. Каминская Л. Н., Салина Е. А., Корень Л. В., Хотылева Л. В., Леонова И. Н., Ефремова Т. Т., Адонина И. Г. Молекулярно-генетические аспекты изменения экспрессии *vrn* генов у тритикале // материалы международной научной конференции «молекулярная генетика, геномика и биотехнология». – Минск, 24–26 ноября 2004 г. – С. 68–69.
47. Корень Л. В., Орловская О. А., Ходорцова Л. Ф., Каминская Л. Н. Создание нового исходного материала тритикале, адаптированного к условиям Беларуси // Материалы 1 Международной научной конференции «Актуальные проблемы экологии». – Гродно, 6–8 октября 2004 г. – Гродно, 2005. – Ч. 1. – С. 240–243.
48. Корень Л. В., Домаш В. И. Биохимические показатели зерна тритикале в зависимости от скорости развития растений // Сб. научных трудов «Проблемы сельскохозяйственной радиологии и пути их решения». – Горки, 2004. – Вып. 1. – С. 93–96.
49. Давыденко О. Г., Трибуш С. О., Даниленко Н. Г., Сычева И. М. Сравнительный анализ митохондриальной ДНК у изо- и аллоплазматических линий ячменя // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 6. – С. 788–795.
50. Goloenko I. M., Lukhanina N. V., Shimkevich A. M., Aksyonova E. A., Danilenko N. G. and Davydenko O. G. Productivity characteristics of substituted barley lines collection with marked chloroplast and mitochondrial genomes // Cellular & Molecular Biology Letters. – 2002. – Vol. 7, N 2A. – P. 483–491.
51. Луханина Н. В., Шимкевич А. М., Голоенко И. М., Давыденко О. Г. Влияние различных цитотипов коллекции замещенных линий ячменя на признаки продуктивности // Материалы VIII съезда генетиков и селекционеров Республики Беларусь «Генетика и селекция в XXI веке». – Минск, 23–25 июля 2002 г. – С. 105–107.
52. Goloenko I. M., Teljatnicova A. A., Lukhanina N. V. and Davydenko O. G. Some nucleocytoplasmic combinations of barley substituted lines collection change the productivity characteristics // Proc. Intern. Conf. «Genetic Collections, Isogenic and alloplasmic lines». – Novosibirsk, Jul 30 – Aug 3, 2001. – P. 70–74.
53. Lemesh V. A., Khotyljova L. V. Phylogenetic relationships among varieties of cultivated flax and its wild relatives // Proc. Intern. Sci. Conf. «Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia». – 2000. – Vol. 1. – P. 70–72.
54. Хотылева Л. В., Лемеш В. А., Войнило В. А., Луканская А. Э., Грушецкая З. Е. Сравнительная оценка стародавних сортов льна // Материалы международной конференции «Актуальные проблемы адаптивной интенсификации земледелия на рубеже столетий». – Щучин, 16 июня 2000 г. – С. 205–207.
55. Лемеш В. А., Луканская А. Э., Войнило В. А., Хотылева Л. В. Оценка белорусских ландрас и стародавних сортов льна в современных условиях // Материалы Международной научно-практической конференции «Итоги и перспективы развития селекции, семеноводства, совершенствования технологии возделывания и первичной переработки льна-долгунца». – Торжок, 16–18 ноября 2000 г. – С. 29–30.
56. Lemesh V. A., Lukanskaya A. E., Voinilo V. A., Khotyljova L. V. Morphophysiological and molecular-genetic evaluation of old Byelorussian flax accessions // Proc. 2<sup>th</sup> Global Workshop of the FAO European Cooperative Research Network on Flax and other Bast Plants. – Borovets, Bulgaria, June 3–6, 2001. – P. 86–93.
57. Луканская А. Э., Грушецкая З. Е., Лемеш В. А., Хотылева Л. В. Морфофизиологический и молекулярно-генетический анализ коллекции стародавних белорусских образцов льна // Материалы VIII съезда генетиков и селекционеров Республики Беларусь «Генетика и селекция в XXI веке». – Минск, 23–25 июля 2002 г. – С. 100–101.
58. Полонецкая Л. М., Хотылева Л. В., Давыденко О. Г., Сакович В. И., Трус Н. К. Потенциал генетической изменчивости у сортов льна масличного (*Linum usitatissimum* L.) // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2004. – № 1. – С. 58–63.
59. Полонецкая Л. М., Хотылева Л. В., Сакович В. И. Оценка стабильности и генотипической изменчивости популяций льна-долгунца (*Linum usitatissimum elongata* L.), сформированных на



основе регенерантов соматического происхождения // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2005. – № 2. – С. 51–54.

60. Тарутина Л. А., Кавцевич В. Н., Капуста И. Б., Посканная С. И. Влияние маркерных генов на генетические параметры полигенной изменчивости у гибридов тепличных томатов // Материалы Международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Д. К. Беляева «Современные концепции эволюционной генетики». – Новосибирск, 9–12 сентября 1997 г. – Ч. II. – С. 235–236.

61. Тарутина Л. А., Кавцевич В. Н., Посканная С. И., Хотылева Л. В., Капуста И. Б. Влияние маркерных генов на полигенную изменчивость у гибридов тепличных томатов // Доклады НАН Беларусі. – 2000. – Т. 44, № 1. – С. 72–75.

62. Тарутина Л. А., Хотылева Л. В., Капуста И. Б., Кавцевич В. Н. Использование генетически маркированных линий в селекции тепличных томатов на гетерозис // Материалы 2-й конференции МОГиС им. Н. И. Вавилова, посвященной 115-летию Н. И. Вавилова «Актуальные проблемы генетики». – Москва, 20–21 февраля 2003 г. – М., 2003. – Т. 1. – С. 248–249.

63. Палилова А. Н., Ахраменко А. Д., Павлючук Н. В. Стабилизация признаков, определяющих продуктивность картофеля при отборе на устойчивость к вирусам // Материалы Международной конференции «Актуальные проблемы адаптивного земледелия на рубеже столетия». – Щучин, 2000. – С. 305–309.

64. Palilova A. N., Vlasova A. B. Analysis of resistant to potato virus X and potato leafroll virus clones of *Solanum tuberosum* in reply to infection with viruses // Horticulture and Vegetable Growing Scientific works of the Lithuanian Institute of Horticulture and Lithuanian University of Agriculture. – Baitai, 2000. – P. 438–443.

65. Павлючук Н. В., Палилова А. Н., Ахраменко А. Д., Пыко В. И. Меж- и внутривидовая изменчивость признака устойчивости к вирусам примитивных культурных видов картофеля // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2003. – № 1. – С. 24–27.

66. Палилова А. Н., Ахраменко А. Д., Павлючук Н. В. Клоновый отбор на устойчивость к комплексу вирусов – эффективный способ создания ценного исходного материала для селекции резистентных сортов картофеля // Материалы Международной конференции «Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших с/х культур для решения приоритетных задач селекции». – СПб.: ВИР, 2001. – С. 367–368.

67. Svirshchevskaya A. M., Dolezel J. Karyological characterization of sugar beet gynogenetic lines cultured in vitro // J. of Applied Genetics. – 2001. – Vol. 42, N 1. – P. 21–32.

68. Свирицевская А. М., Бормотов В. Е., Бычко Е. А., Милько Л. В., Баслык Г. Н., Первенкова Е. А. Гинонез *in vitro*: создание и изучение коллекции линий сахарной свеклы // Материалы Международного Симпозиума «Молекулярные механизмы генетических процессов и биотехнология». – Москва, 18–21 ноября 2001 г., Минск, 22–24 ноября 2001 г. – М., 2001. – С. 417–418.

69. Svirshchevskaya A. M. New germplasm through gynogenesis in sugar beet // XVI<sup>th</sup> EUCARPIA Section Genetic Resources Workshop «Broad Variation and Precise Characterization – Limitation for the Future». – Poznan, Poland, May 16–20, 2001. – Poznan, Poland, 2002. – P. 100–107.

70. Свирицевская А. М., Бычко Е. А., Милько Л. В., Баслык Г. Н., Первенкова Е. А., Бормотов В. Е. Биотехнология в селекции сахарной свеклы // Материалы научно-практической конференции, посвященной 75-летию опытной станции по сахарной свекле «Состояние и пути развития производства сахарной свеклы в Республике Беларусь». – Несвиж, 10–11 июля 2003 г. – С. 29–34.

71. Svirshchevskaya A. Beta genetic resources in Belarus // Report of a Working Group on Beta and World Beta Network: Second joint Meeting. – 23–26 October 2002, Bologna, Italy. Intern. Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. Part II National collections. – 2004. – P. 25–27.

72. Волотович А. А., Силкова Т. А., Фомченко Н. С., Прохоренко О. В., Горбаченко Ф. И., Давыденко О. Г. Комбинационная способность и гетерозис у подсолнечника *Helianthus annuus* L. // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2005. – № 2. – С. 47–50.

73. Волотович А. А. Оценка перспективности новых гибридных комбинаций масличного подсолнечника. // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2005. – № 3. – С. 118–120.

74. Давыденко О. Г., Силкова Т. А., Горбаченко Ф. И., Фомченко Н. С., Волотович А. А. Комбинационная способность линий масличного подсолнечника // Доклады Нац. акад. наук Беларусі. – 2003. – Т. 43, № 6. – С. 71–73.

## Глава 12

---

### КОМПЬЮТЕРНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Направление «Информационные основы повышения эффективности управления селекционными процессами на базе современных компьютерных средств и новых информационных технологий» является важным и актуальным. Однако в настоящее время на рынке информационных продуктов отсутствуют современные объектно-ориентированные программные средства для обработки генетико-селекционных данных и оптимизации и ускорения процесса количественной оценки нового генофонда по показателям продуктивности с учетом влияния факторов среды (общая и специфическая комбинационная способность, коэффициенты наследуемости, зависимость урожайности от эколого-генетических факторов, устойчивость к основным биотическим и абиотическим стрессам, минимизация приемов интенсификации выращивания). Имеющиеся статистические пакеты, например SYSTAT, STATGRAPH, STATISTICA, нацелены на обработку обезличенных данных и не включают блока генетико-статистического анализа, учитывающего специфику требований селекционера. Контакты с исследователями разных стран показывают, что учесть генетико-селекционную специфику при обработке данных в стандартных пакетах очень трудно. Различается даже терминология, применяемая в традиционной математической статистике и в биометрии, не говоря уже об отсутствии специализированных программ биометрической обработки данных в рамках генетико-селекционных моделей.

#### **12.1. Пакеты прикладных генетико-статистических программ для персональных компьютеров**

##### **12.1.1. Пакет РИШОН**

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси является ведущим учреждением республики в области математической генетики и моделирования селекционного процесса. Более 30 лет в институте разрабатываются прикладные программы для ЭВМ по генетико-статистическому анализу экспериментальных данных и математическому моделированию. У истоков этого процесса стояли такие ученые, как академики П. Ф. Рокицкий, Н. В. Турбин и Л. В. Хотылева, члены-корреспонденты А. В. Кильчевский и В. К. Савченко, доктор биологических наук О. О. Кедров-Зихман, кандидат биологических наук Л. А. Тарутин и др. Появление в конце 1980-х годов персональных компьютеров позволило поста-

вить задачу объединения уже накопленного багажа программ в единый пакет, соответствующий современному уровню требований по части удобства и легкости его использования. К 1995 г. под операционную систему MS DOS был создан пакет прикладных генетико-статистических программ для персональных компьютеров РИШОН, в который вошло около 40 программ по различным видам биометрического анализа [1] (рис. 12.1):

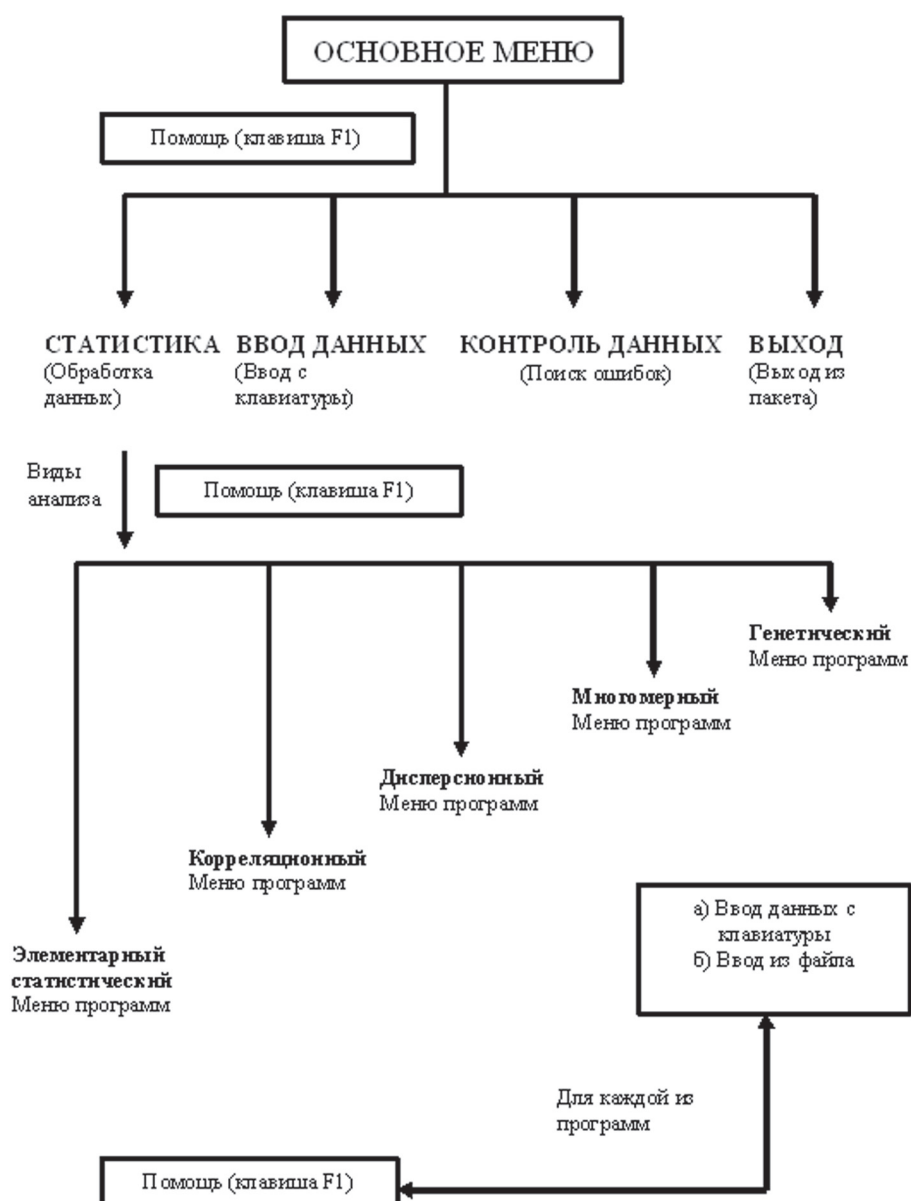


Рис. 12.1. Схема пакета прикладных генетико-статистических программ РИШОН

- **Элементарный статистический анализ** – первичная обработка, вычисление критериев Стьюдента и Фишера, сравнение распределений, разбиение по классам;

- **Корреляционный анализ** – выбор уравнения регрессии (17 различных аппроксимирующих формул, включая полином степени N), определение множественной нелинейной регрессии, вычисление корреляционного отношения, нахождение линейных корреляций, вычисление корреляций по Спирмену и т. п.;

- **Дисперсионный анализ** – однофакторный, двухфакторный и трехфакторный (в том числе учет неполноблочных планов, расчет коэффициентов наследуемости);

- **Многомерный анализ** – построение дендрограммы, компонентный анализ, разные виды кластерного анализа;

- **Генетический анализ** – вычисление общей и специфической комбинационной способности (по четырем методам Гриффинга), оценка комбинационной способности при скрещивании с тестерами, нахождение генетических параметров по методу Хеймана, определение экологической стабильности и пластичности по Эберхарту и Расселу, вычисление путевых коэффициентов Райта и целый ряд других методов.

В отличие от других программных биометрических продуктов того периода, таких, как DAVEP-PC (Германия), Биостат (Молдова) (см. в Интернет главу 11 в учебнике [2]: URL <http://library.timacad.ru/download/genetics/11.pdf>), пакет РИШОН ориентирован на запросы генетиков и селекционеров, в первую очередь растениеводов. Он обладает удобным интерфейсом, снабжен сквозной терминологией, что позволяет легко и естественно перейти от стандартных статистических методов обработки экспериментальных данных к блоку генетического анализа.

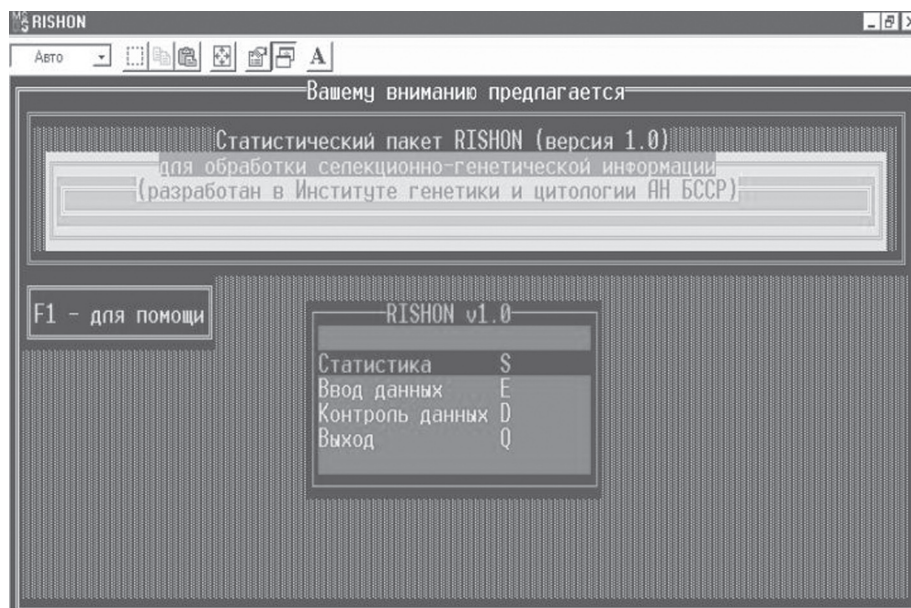


Рис. 12.2. Стартовая страница пакета РИШОН

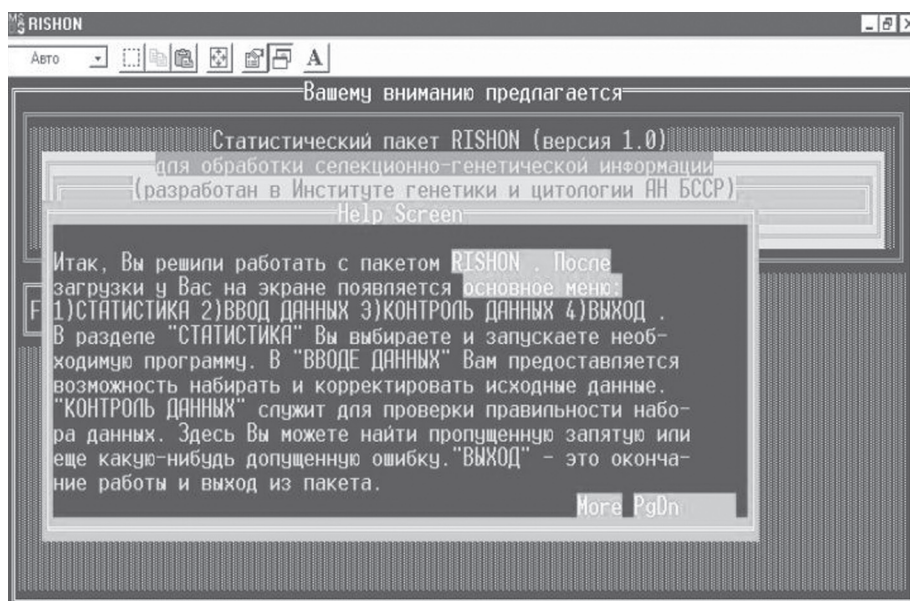


Рис. 12.3. Первая страница помощи в пакете РИШОН

Программы составлены таким образом, что позволяют в ходе корреляционного, дисперсионного или генетического анализа провести всю необходимую первичную статистическую обработку исходных данных и выдать их пользователю. При желании в ряде программ можно использовать уже полученные ранее расчеты основных статистических параметров. Результаты всех расчетов можно по выбору сохранить в файле или вывести на печать. Оболочка пакета написана на Си, программы первоначально – на Бейсике, затем большая их часть переведена на Паскаль. Это позволило весь пакет поместить на одну дискету емкостью 1,2–1,44 МВ (рис. 12.2, 12.3).

Блок генетического анализа занимает около трети всего пакета и постоянно пополняется новыми программами. В настоящее время в него входит более 10 программ, написанных как по известным из литературы методам анализа (см., например, [3]), так и на основе оригинальных, разработанных в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси моделей (программа ADIS определения адаптивной способности по [4] и др.).

Ориентированность на запросы генетики сельскохозяйственных растений позволила внедрить пакет в практику учебного процесса на биологическом факультете Гомельского государственного университета, ряде кафедр Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. Пакет был также передан для использования на Опытную станцию по птицеводству НАН Беларуси, в Институт генетики и физиологии хлопчатника АН Таджикистана.



### 12.1.2. Пакет АБ-Стат\*

Пакет прикладных программ АБ-Стат предназначен для статистического анализа результатов селекционных, генетических и медико-биологических экспериментов и является продолжением и развитием пакета программ «Сигма», созданного Б. Ю. Аношенко для СМ ЭВМ в 1986 г. Удобство и простота пакета привели разработчика в 1991 г. к необходимости перевода его на IBM-совместимые персональные компьютеры, несмотря на наличие большого количества разнообразных «фирменных» программных продуктов по статистической обработке результатов экспериментов (Framework, Statgraf, MSTAT, Systat и др.).

АБ-Стат не является идеальным или универсальным пакетом, но имеет ряд преимуществ. В частности, простая структура обрабатываемого файла данных (обычный текстовый файл, иногда называемый ASCII файл), который может быть подготовлен в любом текстовом редакторе (Лексикон, Norton editor, Multi edit, Word и т. д.) или «экспортирован» почти из любых других программных продуктов (Dbase, Paradox, Statgraphics и т. п.), позволяет быстро и оперативно проводить как предварительную, так и основную обработку данных. Файл данных или результаты его обработки также могут быть быстро и легко переведены в другие программные продукты для дальнейшего анализа, графического представления или создания баз данных. Файл данных содержит краткую поясняющую информацию, что позволяет хорошо ориентироваться даже в старых файлах данных. Каждый файл может содержать по несколько задач, отдельно обрабатываемых программами, причем задача, как и сам файл, содержит поясняющую информацию.

К числу преимуществ пакета следует отнести также его диалоговые средства. В частности, все программы работают в диалоговом режиме (вопрос – ответ, краткое меню – выбор варианта). В пакете предусмотрена защита от неверного ответа. Кроме того, каждая задача файла может обрабатываться отдельно в диалоговом режиме.

Результаты могут по желанию пользователя выводиться на печать, экран или в файл. Форма представления результатов – в основном таблицы и графики. Ширина выводной строки обычно 80 символов, т. е. ширина стандартного листа формата А4. Однако, по указанию пользователя, она может быть расширена до 250 символов. Если таблица больше указанного количества символов, то она печатается частями.

Для всех критериев сравнения ( $t$ -,  $F$ -,  $U$ -,  $\chi$ -квадрат) и других статистических показателей (коэффициенты корреляции, асимметрии, эксцесса и т. д.), требующих определения их достоверности, находится их статистическая вероятность. Чтобы не загружать расчетные таблицы лишними цифрами, их достоверность указывается звездочками. Для уровня значимости более 5% – одной, а для уровня более 1% – двумя звездочками. Например: 2,76\*\* 1,99\* 1,87 значит, что 2,76

---

\* Данный раздел написан по материалам, любезно предоставленным разработчиком пакета АБ-Стат к. б. н. Б. Ю. Аношенко, ведущим научным сотрудником Института генетики и цитологии НАН Беларуси, которому авторы выражают свою искреннюю признательность. См. также [5].



достоверно отличается при  $p < 0,01$ , 1,76 при  $0,01 < p < 0,05$ , а 1,87 отличается не достоверно.

В данную версию пакета АБ-Стат включены следующие программы (см. табл. 12.1).

Таблица 12.1. Перечень программ, входящих в состав пакета АБ-Стат

№ п/п	Название	Размер файла (байт)	Предназначение программы
<i>Программы статистической обработки</i>			
Программы предварительной обработки файлов данных			
1	PROW	38,570	проверка данных
2	CONC	32,686	конкатенация (объединение) данных
3	RASP	30,184	печать данных
Программы вычисления элементарных показателей			
4	STAT	38,027	средние и корреляции
5	RCORR	33,755	ранговая корреляция по Спирмену
Программы дисперсионного анализа			
6	ANOVA	39,410	многофакторный (до 6) анализ
7	WOST	30,282	восстановление пропущенных данных
8	ANVAR	45,633	одно- и двухфакторный дисперсионный анализ неравномерных комплексов
Программы сравнения			
9	TTEST	39,953	сравнение по $t$ -критерию Стьюдента
10	UTEST	32,922	сравнение по $U$ -критерию Манна–Уитнея
11	ChiSQ	34,965	сравнение частот по критерию $\chi^2$ -квадрат
Программы графического представления данных			
12	HIST	41,003	гистограммы и др. одномерные графики
13	DIAGR	36,931	двумерные графики рассеивания
Программы регрессионного анализа			
14	REGR	43,649	регрессии от одного аргумента
15	POLREG	38,907	множественная полиномиальная регрессия
16	WPATH	33,707	путевые коэффициенты Райта
Программы многомерной классификации			
17	KLASR	37,865	кластерный анализ признаков
18	KLASX	37,791	кластерный анализ объектов
19	DISCR		линейный дискриминантный анализ
Сервисные программы			
20	CLR	13,054	очистка экрана
21	TrLIT	19,658	транслитерация текстов
<i>Специальные программы</i>			
22	FIELD	52,221	учет пестроты почвенного плодородия
23	GRIF	41,628	анализ общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности
24	EcoSTB	34,012	определение экологической стабильности

№ п/п	Название	Размер файла (байт)	Предназначение программы
<i>Программы оптимизации селекционного процесса</i>			
25	BelSq	31,368	планирование селекционных скрещиваний по методу «белорусского квадрата»
26	Shema	40,061	составление схем посева и печати журнала полевых наблюдений
27	Cr-Bsd	48,836	создание «bsd» и «fld» файлов и проверка соответствия журнала схеме посева
28	TestS	48,786	оценка образцов по комплексу признаков в селекционных питомниках
29	CrFile	34,340	создание файла средних значений по линиям, комбинациям скрещивания, родительским формам

Размер всех exe-файлов составляет 1058950 байт, описание программ – 579344 байт. Итого – 1638294 байт, т. е. чуть больше одной дискеты формата 1,44 К. Пакет АБ-Стат может работать при оперативной памяти (RAM) объемом 512 К. В процессе работы большинство программ создают временные рабочие файлы, объем которых зависит от объема обрабатываемых данных, что требует дополнительной свободной дисковой памяти (обычно не более 360 К).

Практически все программы ограничены по количеству переменных (признаков) – до 50, но не ограничены количеством наблюдений (исключение – программы ANOVA, REGR и RCORR). В связи с этим объем файла данных зависит от емкости диска, а работа некоторых программ может занимать больше времени, чем в других пакетах программ.

Почти все программы пакета АБ-Стат учитывают в своей работе пропущенные значения. Исключение – программа многофакторного дисперсионного анализа ANOVA, для которой создана специальная программа восстановления пропущенных значений (см. программу WOST).

Следует подчеркнуть, что пакет АБ-Стат не предназначен для обработки баз данных, так как не имеет возможности выбора и группировки данных по сложным условиям. Графические возможности пакета ограничены псевдографикой. Для графических целей более целесообразно использовать системы ведения и анализа баз данных (например, Dbase, Paradox, Lotus 1-2-3), а также системы графического представления результатов (в частности, Harvard Graphics, Boeing Graph).

### 12.1.3. Программа BIODIS

При обработке экспериментальных данных, как правило, предполагается, что они подчиняются нормальному, или Гауссову, распределению. В крайнем случае используется еще биномиальное распределение, а для редких событий или малых выборок – соответственно распределения Пуассона и Стьюдента. В частности, только эти распределения рассматриваются в известном учебном пособии П. Ф. Рокицкого «Биологическая статистика» [6]. Однако необходимо

учитывать, что в целом ряде случаев биологические данные могут отвечать другим распределениям, например, распределению Максвелла, Шарлье и т. д. [7].

Важно четко представлять характер распределения, которому подчиняются экспериментальные данные, поскольку в случае его несовпадения с нормальным распределением нельзя использовать статистические методы, на нем основанные. В частности, к неверным выводам приведет применение таких популярных в биологии статистических показателей, как среднее и среднеквадратичное отклонение. Некорректно также для описания дисперсии применять стандартную ошибку среднего и т. д. [8]. Здесь следует вспомнить работы О. О. Кедрова-Зихмана, который много внимания уделял проверке нормальности распределений биологических данных. Он показал, что в значительном числе случаев наблюдается сильное отклонение от нормального распределения, что можно определить по величине статистических моментов порядка выше второго: коэффициентов эксцесса и асимметрии (в случае нормального распределения они равны 3 и 0 соответственно). Например, нельзя ожидать нормального распределения при создании синтетических гибридных популяций. Развитый О. О. Кедровым-Зихманом математический аппарат изложен им в ряде работ, в частности в монографии «Поликросс-тест в селекции растений» [9].

Нами создана программа BIODIS (BIOMetrical DIStribution) для персональных ЭВМ, дающая в руки биологов удобный в пользовании инструмент для быстрой и надежной оценки вида распределения экспериментальных данных вне зависимости от их характера [10]. Программа написана на Паскале, размер ее ехе-файла 136 КБ.

Программа позволяет сделать выбор между семью следующими распределениями: нормальное, биномиальное, Пуассона,  $t$ -распределение (Стюдента), Максвелла, геометрическое, равномерное. При этом учитывается характер экспериментальных данных, т. е. величина выборки (больше или меньше 20 измерений в обрабатываемом массиве) и наличие так называемых «выбросов» (или грубых ошибок измерений), так что экспериментатор может задать соответствующий режим обработки.

Для оценки достоверности гипотезы о виде распределения на выбор предлагаются три критерия:  $\chi^2$ , Колмогорова и  $\omega^2$ . При этом в программу встроены рекомендации по применению того или иного критерия согласия.

В частности, отмечается, что критерий  $\chi^2$  является стандартным в биометрии для проверки гипотезы согласия. Недостатком метода является то, что предусмотренная в нем группировка данных по классам (интервалам) приводит к некоторой потере информации. К числу его преимуществ помимо универсальности относится то, что при его применении нет необходимости учитывать точные значения наблюдений. Однако применять этот критерий рекомендуется для выборок, чей объем превышает 50 значений.

Критерий согласия Колмогорова применяется в случаях, когда имеет место непрерывное распределение (нормальное, Максвелла, Стюдента, равномерное). Он наиболее удобен для малых выборок, но его использование обычно затруднено большим объемом вычислений. Применение ЭВМ снимает это ограничение.

В отличие от критерия Колмогорова тест  $\omega^2$  применим как для непрерывных, так и дискретных распределений. Поскольку он работает с каждым измерением, его рекомендуется применять для выборок малого объема. Степень близости экспериментального и теоретического распределений измеряется более слабой метрикой, поэтому он слабее реагирует на экстремальные данные, т. е. он предпочтительнее для обработки данных с «выбросом».

После открытия файла необходимо выбрать интересующий фактор, типы распределения и критерий согласия. Можно также задать условие на выборку – малая (до 20 значений) или с «выбросами». По умолчанию задается стандартный характер выборки.

Результаты вычислений выводятся на экран и могут быть по желанию распечатаны на принтере.

Ниже приводятся примеры таких вычислений.

Пример 1.

Отчет

Файл – MAS\_KOL.TM

Фактор – Масса зерен колоса. Г

Объем выборки: 21

Математическое ожидание: 1.066190476

Среднеквадратическое отклонение: 0.102687691

Медиана: 1.0400000000

Распределение: Нормальное

Критерий:  $\chi$ -квадрат = 4.451585906

Данные согласуются с распределением.

С помощью анализа отчета, выдаваемого программой, можно подбирать наиболее подходящее распределение, даже если гипотеза о распределении подтвердилась для нескольких законов.

Пример 2.

Для фактора «Выход мутантов» (файл ZONA. TM) подошли распределения:

- Нормальное  $W_1 = 0.0704$ ;
- Геометрическое  $W_2 = 0.1372$ ;
- Стьюдента  $W_3 = 0.0716$ .

Сравнивая значения статистики критерия, можно сделать вывод, что лучше всего описывает данные модель нормального распределения, так как  $W_1 < W_2$  и  $W_1 < W_3$ .

Таким образом, предложенная программа BIODIS представляется удобным инструментом для оценки характера эмпирического распределения как первого этапа биометрической обработки данных. Она снабжена дружелюбным интерфейсом, обширным справочным и рекомендательным материалом, который поможет в работе с программой биологам, не имеющим достаточных знаний по математической статистике.

#### 12.1.4. Модернизация пакетов РИШОН и АБ-СТАТ

За годы, прошедшие с момента создания пакетов РИШОН и АБ-СТАТ, их дизайн, ориентированный на операционную систему MS DOS, морально устарел. Назрела необходимость перевода пакетов на более современную платформу. В начале 2000-х годов нами была предпринята попытка разработки комплексной программы теоретико-информационного анализа генетических процессов у сельскохозяйственных растений с учетом влияния средовых факторов в формализме MS Excel [11]. С учетом этого опыта представляется перспективным создать пакет прикладных генетико-селекционных программ для персональных компьютеров с современным пользовательским интерфейсом на платформе MS Windows, т. е. определить принципы и дизайн пакета, интегрировав в него базы генетико-селекционных данных, разработать обновленный пакет прикладных генетико-селекционных программ и апробировать его на конкретных экспериментальных данных.

В предлагаемом для разработки пакете прикладных генетико-селекционных программ на современной, удобной и привычной для пользователей платформе Windows будет реализован системный подход, позволяющий осуществить весь комплекс необходимых вычислений, в частности, провести генетико-статистическую обработку данных на ЭВМ, дать количественную оценку перспективности тех или иных генотипов для использования в селекционном процессе, спланировать оптимальные севообороты, сделать расчеты наиболее экономичного использования удобрений и препаратов химической защиты растений и т. д.

Кроме того, в процессе общения с пользователями встала задача совершенствования генетической части пакета, ее существенного расширения за счет создания ряда новых компьютерных моделей, позволяющих еще больше упростить процесс обработки экспериментальных данных и дающих возможность извлекать дополнительную информацию из анализируемого материала (например, экспресс-метод наименьших квадратов для обработки данных, сгруппированных по типу «шаблона»; программа доказательства генотипического различия между группами сортов по эколого-географическому происхождению; анализ преимущества сортов по показателям величины признака, его стабильности и пластичности; интегральная оценка генотипов по сумме признаков с учетом их взаимодействия со средой и др.) [12].

Разработанные новые генетико-статистические компьютерные модели позволяют получать более полную информацию о развитии количественных признаков сельскохозяйственных растений в зависимости от генотипа и условий среды и на этой основе рекомендовать перспективные для селекции и агротехники сорта, определять задачи и направления гибридизационных программ и т. д.

В целом современный пакет прикладных генетико-селекционных программ для персональных компьютеров с удобным пользовательским интерфейсом на платформе Windows будет востребован в учебных, научно-исследовательских и селекционных учреждениях республики и стран СНГ и явится хорошим примером использования информационных технологий для оптимизации и ускорения

селекционного процесса. В частности, только в высших учебных заведениях биологического и аграрного профиля страны имеется свыше 10 тысяч потенциальных пользователей – студентов и преподавателей. Еще не менее 1,5 тысячи специалистов можно насчитать в научно-исследовательских и селекционных учреждениях Беларуси. С учетом России, Украины и Казахстана эту цифру можно смело увеличить на порядок. Разработка при ее переводе на английский язык может также пользоваться спросом в дальнем зарубежье.

## 12.2. Система компьютерной алгебры Mathematica

В настоящее время на Западе разработано несколько универсальных компьютерных систем, дающих специалистам-нематематикам возможность решать ряд сложных задач в области своих исследований «в формульном представлении», не вдаваясь в математические тонкости. К ним можно отнести системы Maple, MathCAD, MatLab, Mathematica. Наиболее мощной и эффективной из них является система Mathematica, разработанная в США коллективом авторов под руководством профессора С. Вольфрама и выпускаемая фирмой Wolfram Research Inc. Несмотря на то что основное назначение системы – символьные вычисления, она может быть использована и как «очень большой калькулятор», и для проведения численных вычислений с любой заданной точностью. На русском языке имеются пособия по компьютерной системе Mathematica [13, 14].

Посмотрим, как можно использовать систему компьютерной математики для решения биологических задач методами линейного программирования. В качестве искусственного примера возьмем типичный случай из сельскохозяйственной практики. Пусть в зерносовхозе производят пшеницу и рожь, причем возможно использовать три сорта пшеницы и два сорта ржи, отличающиеся по урожайности, качеству зерна и требованиям к агротехнике. Для каждого сорта установлен расход на один гектар органических и минеральных удобрений, гербицидов и средств защиты растений. Разумеется, известна урожайность каждого сорта с 1 га, а следовательно, и прибыль. Трудовые затраты по каждой культуре и сорту примерно одинаковы (выше для пшеницы на 20–30%). Сколько гектаров зернового клина (обычно это 1000–2000 га) надо отвести под тот или иной сорт, чтобы прибыль была максимальной в условиях ограниченности материальных ресурсов? Это типичная задача линейного программирования. Исходные данные для ее решения в расчете на площадь в 1000 га приведены в табл. 12.2.

Таблица 12.2. Цифровые данные к задаче о нахождении оптимального плана посевных площадей

Параметры	Пшеница			Рожь		Ресурсы
	Сорт А	Сорт В	Сорт С	Сорт М	Сорт N	
Трудовые затраты	1,3	1,2	1,2	1	1	1300
Расход удобрений	7	5	5,5	4	3,5	7500
Расход гербицидов	8	5	6	3	2	5600
Прибыль	11,5	6,5	8	5	4	
Посевная площадь	$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_4$	$x_5$	1000



Получаем следующую математическую задачу:

$$\begin{aligned} z &= 11,5x_1 + 6,5x_2 + 8x_3 + 5x_4 + 4x_5 \rightarrow \max, \\ 1,3x_1 + 1,2x_2 + 1,2x_3 + x_4 + x_5 &\leq 1300, \\ 7x_1 + 5x_2 + 5,5x_3 + 4x_4 + 3,5x_5 &\leq 7500, \\ 8x_1 + 5x_2 + 6x_3 + 3x_4 + 2x_5 &\leq 5600, \\ x_1 + x_2 + x_3 + x_4 + x_5 &\leq 1000, \\ x_i &\geq 0. \end{aligned}$$

В отличие от других аналогичных пакетов система Mathematica позволяет решить эту, на первый взгляд довольно сложную, задачу с помощью одной команды:

```
In[10]:=ConstrainedMax[11.5 x1 + 6.5 x2 + 8 x3 + 5 x4 +
4 x5, {1.3x1 + 1.2 x2 + 1.2 x3 + x4 + x5 <= 1300,
7x1 + 5 x2 + 5.5 x3 + 4 x4 + 3.5 x5 <= 7500,
8 x1 + 5x2 + 6 x3 + 3 x4 + 2 x5 <= 5600,
x1 + x2 + x3 + x4 + x5 <= 1000}, {x1, x2, x3, x4, x5}].
```

Результат выполнения этой команды приведен ниже. Из него видно, что выгоднее всего возделывать сорт А пшеницы и сорт N ржи:

```
Out[10]={8500., {x1 -> 600., x2 -> 0, x3 -> 0, x4 -> 0, x5 -> 400.}}.
```

Посмотрим, как изменятся результаты, если несколько модифицировать исходные данные, например, сделать одинаково прибыльными сорта А и С пшеницы. В этом случае коэффициент при  $x_1$  меняется с 11,5 на 8:

```
In[11]:=ConstrainedMax[8 x1 + 6.5 x2 + 8 x3 + 5 x4 +
4 x5, {1.3x1 + 1.2 x2 + 1.2 x3 + x4 + x5 <= 1300,
7x1 + 5 x2 + 5.5 x3 + 4 x4 + 3.5 x5 <= 7500,
8 x1 + 5x2 + 6 x3 + 3 x4 + 2 x5 <= 5600,
x1 + x2 + x3 + x4 + x5 <= 1000}, {x1, x2, x3, x4, x5}].
```

Выводы же меняются принципиально – становится более выгодным использовать сорт С пшеницы, причем существенно сокращаются посевные площади под сортом N ржи. Прибыль при этом несколько уменьшается:

```
Out[11]={7600., {x1 -> 0, x2 -> 0, x3 -> 900., x4 -> 0, x5 -> 100.}}.
```

Если на 20% увеличить прибыль от использования сорта М (коэффициент при  $x_4$  увеличивается от 5 до 6), становится экономически целесообразно сеять именно этот сорт ржи, причем общая прибыль при этом несколько возрастает (от 8500 до 8860):

```
In[12]:=ConstrainedMax[11.5 x1 + 6.5 x2 + 8 x3 + 6 x4 +
4 x5, {1.3x1 + 1.2 x2 + 1.2 x3 + x4 + x5 <= 1300,
7x1 + 5 x2 + 5.5 x3 + 4 x4 + 3.5 x5 <= 7500,
8 x1 + 5x2 + 6 x3 + 3 x4 + 2 x5 <= 5600,
x1 + x2 + x3 + x4 + x5 <= 1000}, {x1, x2, x3, x4, x5}],
Out[12]={8860., {x1 -> 520., x2 -> 0, x3 -> 0, x4 -> 480., x5 -> 0}}.
```

Из приведенных примеров видно, насколько легко с помощью системы компьютерной математики решать задачи линейного программирования, проигрывать различные ситуации, а также проверять возможные последствия тех или иных управленческих решений (например, за счет регулирования закупочных цен и т. п.).

Мы рассмотрели так называемую «задачу на максимум». В генетике и селекции задача линейного программирования часто формулируется как «задача на минимум», или задача о диете или оптимальном рационе. Пусть имеется  $n$  видов продуктов, в которых содержится в разных количествах  $m$  видов питательных веществ. Обозначим через  $y_i$  количество купленного продукта  $i$ -того вида ( $i = 1, \dots, n$ ),  $b_i$  – цену единицы  $i$ -того продукта,  $c_j$  – необходимый минимум  $j$ -того питательного вещества ( $j = 1, \dots, m$ ), через  $a_{ij}$  – количество питательного вещества в единице  $i$ -того продукта. Тогда получаем систему

$$\begin{aligned} \sum y_i a_{ij} &\geq c_j \quad (j = 1, \dots, m), \\ y_i &\geq 0 \quad (i = 1, \dots, n), \\ \sum b_i y_i &\rightarrow \min. \end{aligned}$$

Легко заметить, что так же описывается в общем виде и задача о выборе оптимальной стратегии селекционного процесса, включении в него тех или иных дорогостоящих, но эффективных молекулярно-генетических методов.

### **12.3. Использование теории информации в обработке генетико-селекционных данных**

В современной биологии наибольшее распространение получили математические и кибернетические методы, связанные с традиционным статистическим подходом [2, 6, 15, 16 и др.]. Однако в целом ряде случаев экспериментальный материал заставляет сомневаться в самом существовании априорных моделей, на которых основана вся статистическая методология [17]. В этих обстоятельствах представляется необходимым строить анализ эколого-генетических селекционных данных на какой-то иной методологической основе, более адекватной характеру экспериментального материала. Излагаемый ниже материал дает пример такой информационной технологии – теоретико-информационного подхода. Он не требует от исследователя детального знакомства с идеологией применяемого метода. Все, что нужно, – это какие-то описывающие систему экспериментальные данные, используя которые можно, с одной стороны, проводить более обоснованную экстраполяцию результатов, полученных в пределах более или менее ограниченного числа наблюдений, а с другой – помочь в понимании механизма исследуемого.

#### **12.3.1. Теоретико-информационная мера оценки неопределенности**

Теория информации, заложенная работами К. Шеннона и Н. Винера (см. русский перевод [18, 19]) как сугубо техническая дисциплина, получила широкое распространение в биологии, психологии, лингвистике и других науках есте-

ственного и гуманитарного профиля. По сути дела теория информации представляет собой одну из возможных моделей измерения неопределенности. Основные особенности этого подхода изложены в классической работе Г. Кастлера «Азбука теории информации» [20, с. 25].

«1. Количество информации есть измеримая абстрактная величина, причем ее значение не зависит от объекта, точно так же, как длина, вес или температура имеют физический смысл независимо от природы нагретого объекта или объекта, имеющего длину или вес.

2. Информация связана с ансамблем возможных исходов некоторого события; ее величина зависит от вероятностей этих исходов, но не от их причин и не от их следствий».

Согласно К. Шеннону и Н. Винеру, количество информации, заключающееся в некоторой группе событий  $X = \{x_i\}$ , реализующихся с вероятностями  $p_i = p(x_i)$ , равно

$$H(X) = - \sum_i p(x_i) \log_2(p(x_i)).$$

Эта формула является отправной для построения всего математического аппарата теории информации. Ее развитие будет представлено в следующих параграфах на примере генетических процессов. Описываемая ею информационная функция очень похожа на энтропийную функцию Больцмана. Связь информации с энтропией и их взаимоотношения обсуждаются во многих работах, в том числе в известной книге Л. Бриллюэна «Наука и теория информации» [21].

Когда используется логарифм по основанию 2, тогда количество информации измеряется в бинарных символах – «битах». В принципе, можно использовать и другие основания логарифма. Когда применяются десятичные логарифмы, единица информации называется «хартли» в честь американского исследователя Р. В. А. Хартли, занимавшегося в 1920-е годы проблемами передачи информации. Если используются натуральные логарифмы, единица информации называется «нит».

Отметим некоторые свойства информационной функции. Во-первых, ее элементы независимы. Это значит, что функция

$$F_i = - p_i \log_2 p_i$$

зависит только от  $p_i$  (а не от какого-либо  $p_0$ ). Во-вторых, она непрерывна, так как малые изменения  $p_i$  ведут к малым изменениям  $F_i$  и  $H(X)$  в целом. В-третьих, эта функция аддитивна, т. е.

$$H(X, Y) = H(X) + H(Y).$$

В-четвертых, информационная функция, или, как ее еще называют, функция Шеннона–Винера, правильно нормирована. Это значит, что информация от пары равновероятных альтернативных событий ( $p_1 = p_2 = \frac{1}{2}$ ) равна единице:

$$H(X) = - \left( \frac{1}{2} \log_2 \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \log_2 \frac{1}{2} \right) = 1.$$

Как теория информации, так и математическая статистика имеют дело с вероятностями тех или иных событий и занимаются разработкой методов извлечения максимально полной информации из ограниченного запаса наблюдений или экспериментов. Даже строгое определение информации было впервые введено знаменитым статистиком Р. Фишером в его работе, посвященной теории оценок. Это заставляет многих математиков считать теорию информации одной из ветвей математической статистики, связанной с одной из возможных мер информации, а именно логарифмической мерой. Это приводит к замене обычных критериев проверки статистических гипотез на информационные (логарифмические). В частности, как отмечает академик А. Н. Колмогоров в предисловии к монографии С. Кульбака «Теория информации и статистика», информационный критерий [22]

$$I = -\sum_i (p_i - q_i) \log (p_i / q_i)$$

оказывается сильным конкурентом стандартного критерия  $\chi^2$ :

$$\chi^2 = -\sum_i (p_i - q_i)^2 / q_i$$

при проверке гипотезы о принадлежности выборки  $p_i$  к одному общему распределению  $q_i$ .

Общность корней и имеющееся сходство приводят к тому, что в обеих этих дисциплинах часто используются одни и те же методические приемы, в частности многомерные таблицы сопряженности признаков. Однако цели, ради которых они применяются, в статистике и теории информации различны. В математической статистике таблицы сопряженности признаков применяются в корреляционном и дисперсионном анализе для оценки достоверности различий действия разных факторов по отдельности и в совокупности. Та же самая цель оценки различий остается и при использовании в статистике информационной меры различий факторов. Иначе обстоит дело в теоретико-информационном подходе, как это будет видно из дальнейшего изложения. Здесь таблицы сопряженности признаков являются инструментом для построения так называемых каналов связи и вычисления на этой основе коэффициентов передачи информации от одних факторов (совокупностей факторов) к другим.

Любая сложная система состоит из частей, элементов, между которыми существуют более или менее сильные связи. Тогда наличие данных о состоянии одной части или элемента системы подразумевает наличие информации о состоянии другого, связанного с ним элемента системы. Эта информация тем больше, чем сильнее связь. С технической точки зрения такая взаимосвязь может быть представлена в виде канала, по которому от одного элемента к другому передается информация. Задача описания такой системы сводится, в определенной степени, к оценке эффективности передачи информации между элементами системы.

Чем больше элементов в изучаемой системе, тем сложнее бывает проведение информационного анализа [20, с. 42–43]. Так, в двухкомпонентной системе не-

обходимо учитывать связь между ее частями. Появление третьего элемента (или фактора) осложняет ситуацию так называемой «связью между связями». В системе из четырех элементов приходится учитывать связь между одной из частей и комплексом связей и т. д. Кроме того, в системах, состоящих из большого числа элементов, возможен эффект объединения, когда некоторые компоненты системы сильно взаимодействуют между собой, выступая как единое целое по отношению к остальной части системы. Вряд ли можно рассчитать все информационные потоки в таких сложных системах вручную, без применения вычислительной техники. Одна из возможных компьютерных схем, примененная к генетическим процессам, приводится в настоящей главе.

### **12.3.2. Теоретико-информационные основы моделирования генетических и селекционных процессов на ЭВМ**

В процессе теоретико-информационного анализа биологической системы решается следующая последовательность задач:

- 1) классифицируются характеристики объектов по значимости в определении величины интересующего показателя или признака;
- 2) выделяются уровни этого признака, соответствующие различным значениям рассматриваемых показателей;
- 3) устанавливается закон изменения этих уровней при всех возможных сочетаниях значений.

В итоге с помощью ЭВМ строится логическая схема взаимодействия элементов системы – модель исследуемого явления, выясняются потоки информации в такой модели, определяются зависимые и независимые свойства. В дальнейшем модель может использоваться для выдачи прогнозов поведения этой и аналогичных систем в тех ситуациях, когда экспериментальные работы не проводились (например, иные экологические или географические условия, изменения климата, применение новых агротехнических мероприятий) или просто невозможны (в частности, при временном прогнозе).

С кибернетической точки зрения любая система может быть представлена в виде «черного ящика» с  $N$  входами (действующими факторами или параметрами) и  $M$  выходами (результатирующими параметрами или явлениями). Так обстоит дело при решении задач классификации или распознавания, с которыми приходится сталкиваться в геоботанике, биогеоценологии и смежных дисциплинах [23]. При обработке генетических и эколого-генетических данных сама структура задачи позволяет упростить анализ, сведя все выходы системы к одному, имеющему явно выраженный биологический смысл. Это может быть, например, вес тысячи зерен, выход мутаций, средняя продолжительность жизни, размер популяции или иной интегральный показатель, в котором фокусируется влияние действующих на систему факторов [24].

Пусть явление  $Y$  имеет  $m$  различных состояний  $y_1, y_2, \dots, y_m$ , а каждый из  $N$  факторов  $X_i$  имеет  $n(i)$  различных состояний  $x_1, x_2, \dots, x_{n(i)}$ . Когда состояния фак-

тора и явления  $x_{ij}$  и  $y_k$  независимы, вероятности их одновременного наблюдения связаны между собой хорошо известной в теории вероятностей формулой

$$p(y_k, x_{ij}) = p(y_k)p(x_{ij}).$$

В этом предположении для условной вероятности наблюдения состояния  $y_k$  при условии, что состояние  $x_{ij}$  уже реализовалось, справедливо равенство

$$p(y_k/x_{ij}) = p(y_k, x_{ij}) / p(x_{ij}) = p(y_k)p(x_{ij}) / p(x_{ij}) = p(y_k).$$

Любое взаимодействие между  $x_{ij}$  и  $y_k$  нарушает это равенство. В частности, когда  $p(y_k/x_{ij}) > p(y_k)$ , говорят, что информация передается от  $x_{ij}$  к  $y_k$ . Таким образом, задача исследователя на первом этапе сводится к отысканию таких взаимодействующих пар  $y_k, x_{ij}$  и к оценке степени этого взаимодействия.

Для этого в теории информации вводятся так называемые энтропийные функции

$$H(Y) = -\sum_k p(y_k) \log_2(p(y_k)),$$

$$H(X_i) = -\sum_j p(x_{ij}) \log_2(p(x_{ij})),$$

$$H(X_{ij}) = -\sum_k p(y_k/x_{ij}) \log_2(p(y_k/x_{ij})),$$

$$I(Y, x_{ij}) = H(Y) - H(Y/x_{ij}),$$

$$T(Y, X_i) = \sum_j p(x_{ij}) I(Y/x_{ij}).$$

Здесь  $H(Y)$  – максимальная энтропия явления  $Y$ ,  $H(X_i)$  – максимальная энтропия действующего фактора  $i$ ,  $H(Y/x_{ij})$  – условная энтропия явления  $Y$  для некоторого фиксированного состояния  $x_{ij}$ . Физический смысл  $I(Y, x_{ij})$  – это условная информация, которую можно получить о любом состоянии явления  $Y$  при некотором фиксированном состоянии фактора  $x_{ij}$ . Средняя информация, содержащаяся в такой системе, дается выражением  $T(Y, X_i)$ .

Из сопоставления этих формул видно, что

$$T(Y, X_i) = H(Y) + H(X_i) - H(Y, X_i) = T(X_i, Y),$$

где  $H(Y, X_i)$  определяются аналогично  $H(Y)$  и  $H(X_i)$ . Эта формула говорит, что с теоретико-информационных позиций совершенно безразлично, передается информация от  $X_i$  к  $Y$  или наоборот. Как будет видно в дальнейшем, это может быть важно при решении обратной задачи – предсказании значения действующего фактора по известному состоянию явления.

Операция по расчету величин  $p(y_k)$ ,  $p(y_k/x_{ij})$ ,  $H(Y)$ ,  $H(X_i)$ ,  $H(Y, X_i)$ ,  $T(Y, X_i)$  называется построением каналов связи [25]. Эффективность передачи информации от  $X_i$  к  $Y$  и от  $Y$  к  $X_i$  при этом определяется формулами

$$K(Y; X_i) = T(Y, X_i) / H(X_i), K(X_i; Y) = T(X_i, Y) / H(Y).$$



Можно рассчитать таким образом все  $2N$  коэффициентов  $K(Y; X_i)$  (прямые информационные потоки) и  $K(X_i; Y)$  (обратные информационные потоки) и ранжировать все действующие факторы по величине их влияния на результирующее явление и наоборот. Затем можно редуцировать количество действующих факторов, отбросив те из них, которые дают наименьшую информацию о системе.

Дальнейший многофакторный анализ, в котором учитывается взаимодействие двух, трех, четырех и т. д. действующих факторов, ведется уже только по наиболее информативным из них. Формулы для оценки степени взаимодействия факторов аналогичны приведенным выше выражениям, однако в качестве аргумента стоят сочетания  $\{X_i, X_j\}$ ,  $\{X_i, X_j, X_k\}$  и т. д. В частности, для двух факторов имеем:

$$H(X_i, X_j) = - \sum_{l,m} p(x_{il}, x_{jm}) \log_2(p(x_{il}, x_{jm})),$$

$$H(Y / x_{il}, x_{jm}) = - \sum_k p(y_k / x_{il}, x_{jm}) \log_2(p(y_k / x_{il}, x_{jm})),$$

$$I(Y / x_{il}, x_{jm}) = H(Y) - H(Y / x_{il}, x_{jm}),$$

$$T(Y, X_i, X_j) = \sum_{l,m} p(x_{il}, x_{jm}) I(Y / x_{il}, x_{jm}),$$

$$K(Y; X_i, X_j) = T(Y, X_i, X_j) / H(X_i, X_j), K(X_i, X_j; Y) = T(Y, X_i, X_j) / H(Y).$$

Представленный математический аппарат позволяет обработать экспериментальные данные и зафиксировать текущее состояние изучаемой системы, т. е.:

- 1) оценить зависимость явления от каждого фактора и их комбинаций;
- 2) измерить влияние каждого состояния любого фактора;
- 3) найти наиболее типичные состояния явления для каждого состояния действующего фактора;
- 4) изучить особенности взаимодействия различных состояний факторов, которыми определяется поведение явления.

### **12.3.3. Программное обеспечение для теоретико-информационного анализа и его верификация**

Использование теоретико-информационного анализа (ТИА) для расчетов вручную невозможно вследствие большого объема вычислений. Для облегчения задачи мы разработали соответствующее программное обеспечение для персонального компьютера. Предлагаемая система рассчитана на пользователей-непрофессионалов, т. е. обладает так называемым дружественным интерфейсом, облегчающим работу в ней биологам, мало знакомым с теорией информации и математической логикой:

- система управления электронными таблицами TabMan (Table Manager);
- программа первичного скрининга факторов CDMan (Class Division Manager);
- блок многофакторного анализа ICMAN (Information Channel Manager);
- система построения прогноза LoSMan (Logical Simulation Manager).

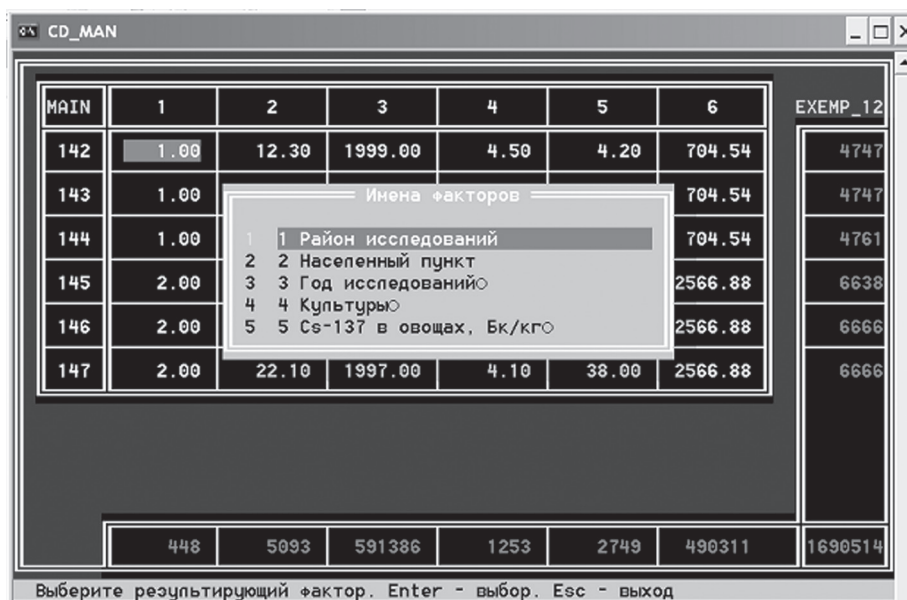


Рис. 12.4. Реализация ТИА для операционной системы MS DOS

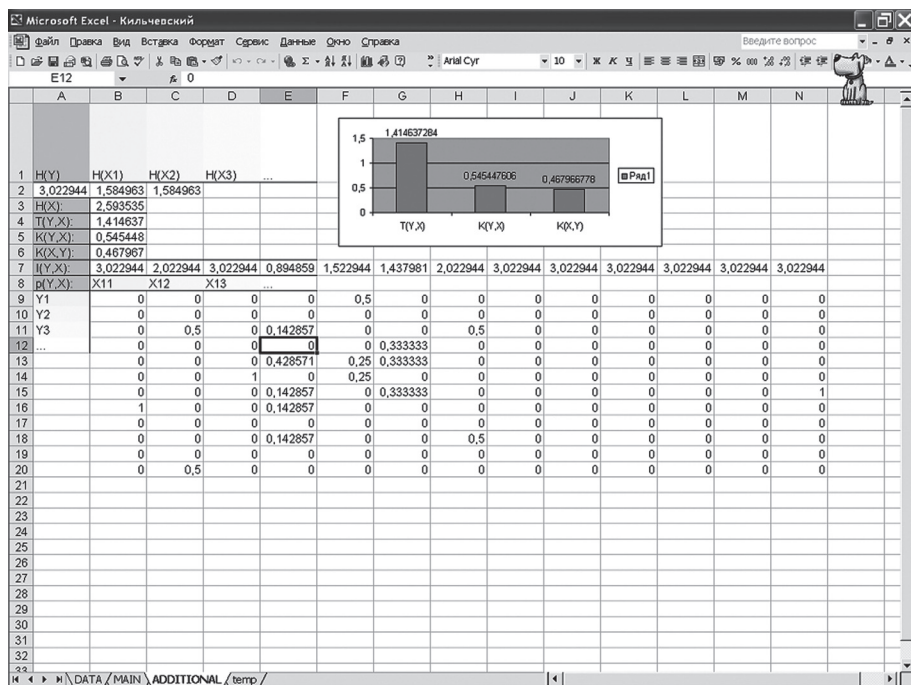


Рис. 12.5. Пример расчетов воздействия абиотических факторов на растения разных видов (программа теоретико-информационного анализа написана для MS Excel) [11]

Блоковая схема организации применена нами для операционной системы MS DOC. Соответствующее программное обеспечение для персональных компьютеров создано в середине 1990-х годов на Паскале (вариант BorlandPascal). На рис. 12.4 из нашей работы [26] приведен пример использования этой программы.

В настоящее время в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси разрабатывается версия программы на платформе Windows. Один из возможных вариантов ее реализации представлен на рис. 12.5.

Нами проведено тщательное сравнение результатов, полученных при информационном анализе и в традиционных статистических методах. Для таких расчетов были использованы данные, по которым проводился корреляционный и дисперсионный анализ в хорошо известных учебниках П. Ф. Рокицкого [6] и Г. Ф. Лакина [7], монографии Л. В. Хотылевой и Л. А. Тарутиной [27].

**Таблица 12.3. Сравнение расчетов теоретико-информационного (ТИА) и корреляционного (КА) анализа**

Литературный источник	Результирующий параметр	Действующий фактор	$r_{xy}$ , вывод КА	$K(Y; X)$ , вывод ТИА
[6, с. 112]	Вес гребешка у петушка	Вес тела петушка	0,87 Эффект имеется	0,693 Информативность велика
[6, с. 113]	Среднесуточный привес у бычка	Живой вес бычка при рождении	0,023 Эффекта нет	0,609 Информативность велика
[6, с. 126]	Количество заболеваний лептоспирозом	Количество выпавших осадков	0,37 Эффект недостоверен	0,385 Информативность невысока

Табл. 12.3 показывает, что информационная мера дает приблизительно те же результаты, что и корреляционный анализ. Правда, из этой схемы выпадает второй пример. Однако наблюдаемые различия могут быть объяснены сильной нелинейностью данных. В самом деле, проведенный нами регрессионный анализ этих данных дает аппроксимирующий полином вида:

$$Y = 4017,812 - 51,323X - 6,732X^2 + 0,231X^3 - 0,002X^4.$$

Ясно, что в этом случае использование корреляционного анализа неправомерно, и ТИА дает более правдоподобную оценку имеющегося взаимодействия.

В целом первая стадия ТИА похожа на корреляционный анализ. Здесь используется та же корреляционная решетка и проводится такое же разбиение на классы. Но информационный анализ позволяет изучать нелинейный случай и получать дополнительные сведения. Так, в третьем примере  $K(Y; X) = 0,385$ , т. е. информационный поток от фактора (количества осадков) к явлению (числу заболеваний лептоспирозом) невысок. В то же время обратный поток информации от явления к фактору значительно выше:  $K(X; Y) = 0,618$ . Это значит, что обратную задачу ТИА в данном случае можно решить, т. е. можно по числу зарегистрированных заболеваний судить о количестве выпавших осадков в месяцы

вспышки заболеваемости. Здесь налицо аналогия с таким математическим понятием, как условие необходимости и достаточности. Повышенная влажность является условием необходимым, но не достаточным, так как существуют другие факторы, определяющие поведение анализируемой системы. В то же время повышение заболеваемости является по отношению к влажности своеобразным условием достаточности (своеобразным потому, что на самом деле рост числа заболеваний не определяет погодных условий, а только позволяет судить о них). Еще один момент, который необходимо отметить, это отличие коэффициента передачи от коэффициента корреляции. В корреляционном анализе принимается, что связь отсутствует, если коэффициент корреляции меньше  $\pm 0,5$ . В информационном анализе все определяется относительным вкладом каждого действующего фактора. Как будет видно из следующего обсуждения, можно принимать во внимание и коэффициенты передачи 0,2–0,3 при условии, что другие факторы дают меньший информационный вклад в результирующее явление.

**Таблица 12.4. Сравнение расчетов теоретико-информационного (ТИА) и дисперсионного (ДА) анализа**

Литературный источник	Результирующий параметр	Действующий фактор	Вывод ДА	$K(Y, X)$ , вывод ТИА
[7, с. 162]	Урожай	Способ обработки почвы Повторность опыта	Эффекты недостоверны	0,437 0,395 Эффекты не различаются
[7, с. 183]	Процент жира в молоке	Добавки микроэлементов Группы коров	Эффект недостоверен Эффект имеется	0,087 0,355 Эффект от группы коров выше в 4,1 раза
[27, с. 40]	Длина початка кукурузы	Гибриды Место выращивания Взаимодействие гибриды $\times$ место выращивания	Эффект имеется Эффекта нет Эффект взаимодействия имеется	0,235 0,073 0,290 Эффекты гибридов и взаимодействия высокоинформативны

Табл. 12.4 подтверждает схожесть результатов информационного и дисперсионного анализа, однофакторного и двухфакторного. Однако ТИА и в этом случае дает несколько больше информации. В частности, можно определить классы, в которых связь неслучайна. Так, в первом примере наиболее информативны 1-й и 4-й способы обработки почвы, во втором случае можно сказать, что наиболее вероятный процент жира в молоке лежит в интервале 2,3–2,8% при общем размахе 2,0–4,8%.

Следует отметить, что приемы анализа с помощью ТИА близки к оценке связи через коэффициент корреляции. Однако измерение зависимости в информационных единицах более универсально и не требует от экспериментального материала тех ограничений (линейность, рандомизация, зависимость от объема

выборки и типа распределения и т. д.), которые неизбежны при использовании корреляционного метода. Поэтому ТИА особенно удобен для обработки постчернобыльских данных, когда налицо их значительная неустойчивость (в статистическом смысле). Эта нестабильность зачастую затрудняет определение коэффициентов регрессии, а также приводит к неэффективности других стандартных методов математической статистики. Невозможность объединить уникальные данные в один большой массив ведет к ограничению использования таких методов, как  $t$ - и  $\chi^2$ -критерии. В настоящее время похожие проблемы возникают при моделировании нестационарных экономических процессов, представленных одной-единственной реализацией. Для корреляционного анализа таких систем рядом российских ученых предлагаются невероятные подходы. Однако их интерпретация представляется затруднительной для биологов, не являющихся специалистами в области математики.

При анализе количественных признаков (рис. 12.6) можно ранжировать факторы по силе влияния на результирующий параметр (длину колоса, массу зерен в нем, число колосков и ряд других). Кроме того, полученные данные позволяют оценить классы, в которые могут попасть значения этого параметра при различных сочетаниях значений действующих факторов. Так, у массы зерен колоса при общем размахе 0,91–1,24 г связь наиболее сильна для класса 1,009–1,075 г, менее вероятно попадание в классы 1,141–1,207 г и 1,207–1,273 г. Учет взаимодействия факторов позволит извлекать больший объем информации об изучаемых явлениях.

Можно согласиться с мнением ряда специалистов о том, что теоретико-информационный анализ является качественным методом. Однако это высокоинформативный метод, объединяющий достоинства корреляционного и дисперсионного анализа. При этом он особенно эффективен на малых выборках, когда сомнительна гипотеза о существовании генеральной совокупности и стандартные статистические методы вообще не работают, что часто имеет место при экологическом испытании селекционного материала.

В целом ТИА может быть применен к большинству исследований эколого-биологического профиля, когда имеется необходимость в построении модели изучаемого явления. Так, в селекционно-генетическом процессе ТИА может стать основой для разработки методов, учитывающих экологические, географические, климатические и другие особенности проявления признаков, связанных с продуктивностью. Указанный подход представляется перспективным для прогнозирования развития исследуемых систем в гипотетических условиях (так называемый принцип «что, если...»), что также важно учитывать в процессе создания нового сорта.



Рис. 12.6. Анализ количественных признаков у дисомиков мягкой яровой пшеницы Опал. Зависимость массы колоса от различий в геноме (A, B, D) – I, высоты растения – II, продуктивной кустистости – III, числа зерен в колосе – IV, плотности колоса – V, числа дней до колошения – VI, длины колоса – VII

## Литература

1. Дромашко С. Е., Мац С. Р., Френкель Г. И. О логической схеме и структуре пакета прикладных программ по генетико-статистическим расчетам // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 9. – С. 1314–1316.
2. Смиряев А. В., Мартынов С. П., Кильчевский А. В. Биометрия в генетике и селекции растений. – М., 1992. – 269 с. (глава 11: URL <http://library.timacad.ru/download/genetics/11.pdf>).
3. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутин Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений. – Минск, 1974. – 181 с.
4. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Генотип и среда в селекции растений. – Минск, 1989. – 191 с.
5. Анощенко Б. Ю. Программы анализа и оптимизации селекционного процесса растений. Материалы 1-го съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Саратов, 20–25 декабря 1994 г.) // Генетика. – Т. 30 (прил.). – С. 8–9.
6. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Минск, 1973. – 319 с.
7. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М., 1990. – 352 с.
8. Реброва О. Ю. Описание процедуры и результатов статистического анализа медицинских данных в научных публикациях. Часть I. Описание статистического анализа в разделе «Материалы и методы». Представление данных в разделе «Результаты» // Международный журнал медицинской практики. – 2000. – № 4. – С. 43–46 (имеется ссылка в Интернет: <http://www.mediasphera.ru/tjmp/2000/4/r4-00-21.htm>).
9. Кедров-Зихман О. О. Поликросс-тест в селекции растений. – Минск, 1974. – 128 с.
10. Дромашко С. Е., Громыко О. М. Новая компьютерная программа для подбора вида распределения биологических данных // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 1. – С. 28–30.
11. Дромашко С. Е., Мащиц А. В. Теоретико-информационный анализ генетических процессов. Новая компьютерная программа в формализме Excel // Генетика и селекция в XXI веке: Материалы VIII съезда генетиков и селекционеров РБ. Минск, 23–25 июля 2002 г. – Минск, 2002. – С. 364–365.
12. Дромашко С. Е., Пятковская О. М., Клевченя Е. М. Пакет прикладных генетико-статистических программ для персональных ЭВМ РИШОН: пути совершенствования // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1997. – № 1. – С. 67–70.
13. Капустина Т. В. Компьютерная система Mathematica 3.0 для пользователей: Справочное пособие. – М., 1999. – 240 с.
14. Шмидский Я. К. Mathematica 5. Самоучитель. – М., 2004. – 592 с.
15. Cox D. R., Snell E. J. Applied statistics. Principles and examples. – London–New York, 1981. – 192 p.
16. Draper N. R., Smith H. Applied regression analysis. – New York, 1981. – 709 p.
17. Алимов Ю. А. Элементы теории эксперимента. Часть III. Опытная проверка утверждений математической статистики. – Свердловск, 1978. – 92 с.
18. Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. – М., 1968. – 326 с.
19. Шеннон К. Математическая теория связи // Работы по теории информации. – М., 1963. – С. 243–332.
20. Кастлер Г. Азбука теории информации // Теория информации в биологии. – М., 1960. – С. 9–53.
21. Бриллюэн Л. Наука и теория информации. – М., 1960. – 392 с.
22. Кульбак С. Теория информации и статистика. – М., 1967. – 408 с.
23. Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. – М., 1981. – 276 с.
24. Дромашко С. Е., Френкель Г. И., Дубовской Б. О. О возможности исследования генетических систем с помощью информационно-логического подхода // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 139–143.
25. Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки: Медицинская география. – М., 1969. – Вып. 3. – С. 5–74.
26. Дромашко С. Е. Математические и компьютерные модели в биологии: взгляд генетика. – Минск, 2006. – 139 с.
27. Хотылева Л. В., Тарутин Л. А. Взаимодействие генотипа и среды. – Минск, 1982. – 109 с.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редакторов . . . . .	5
<b>Глава 1. Генетико-экологические аспекты селекции растений (А. В. Кильчевский) . . . . .</b>	<b>6</b>
1.1. Устойчивое сельское хозяйство и задачи селекции . . . . .	6
1.2. Амбициозная научная повестка дня на 2005–2025 гг. в области геномики и биотехнологии растений . . . . .	8
1.3. Селекция растений и экология. . . . .	9
1.4. Селекция растений и информация . . . . .	12
1.5. Адаптивная селекция растений. . . . .	16
1.5.1. Адаптивная селекция – определение и особенности . . . . .	16
1.5.2. Изучение взаимодействия генотипа и среды на различных этапах селекционного процесса . . . . .	17
1.5.3. Экологическая организация селекционного процесса. . . . .	23
1.6. Селекция энергетически эффективных сортов . . . . .	24
1.7. Селекция на минимальное накопление поллютантов. . . . .	34
1.7.1. Химический состав растений как объект селекции . . . . .	34
1.7.2. Внутривидовая изменчивость растений по накоплению поллютантов . . . . .	35
1.7.3. Характер наследования накопления поллютантов. . . . .	40
1.7.4. Стратегия селекции растений на минимальное накопление поллютантов. . . . .	43
<b>Глава 2. Оценка взаимодействия генотипа и среды в адаптивной селекции растений (А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева) . . . . .</b>	<b>50</b>
2.1. Экологическая стабильность и пластичность: определение и методы оценки. . . . .	50
2.2. Оценка общей и специфической адаптивной способности генотипов. . . . .	61
2.3. Проблема фона в селекции растений . . . . .	68
2.4. Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе . . . . .	71
<b>Глава 3. Генетика гетерозиса (Л. В. Хотылева, Л. А. Тарутина) . . . . .</b>	<b>81</b>
3.1. Модель гетерозиса при аддитивно-доминантном характере наследования признака . . . . .	82
3.2. Модель гетерозиса при неаллельных взаимодействиях . . . . .	84
3.3. Гетерозис в $F_2$ . . . . .	86
3.4. Интерпретация генотипической изменчивости при гетерозисе. . . . .	86
3.5. Компоненты гетерозиса у гибридов $F_1$ кукурузы . . . . .	88
3.6. Неаллельные взаимодействия генов и гетерозис у гибридов тепличного томата . . . . .	90
3.7. Объяснение гетерозиса с точки зрения различных типов генного действия . . . . .	92
3.8. Выявление неаллельных взаимодействий путем сравнения ожидаемых и фактических показателей сложных гибридов. . . . .	95
3.9. Анализ генетической природы гетерозиса в диаллельных скрещиваниях . . . . .	102

3.10. Генетические и средовые компоненты вариации, определяющие гетерозис диаллельных гибридов. ....	106
3.11. Гетерозис и комбинационная способность. ....	110
3.12. Генетическая детерминация комбинационной способности. ....	114
3.13. Модели комбинационной способности в диаллельных скрещиваниях. ....	115
3.14. Проявление генных эффектов, определяющих гетерозис в различных условиях среды. ....	122
3.15. Взаимодействие генов при реализации генетического потенциала гетерозисных растений. ....	126
<b>Глава 4. Рекуррентный отбор (Л. Н. Каминская) . . . . .</b>	<b>137</b>
4.1. Реципрокный рекуррентный отбор. ....	139
4.2. Реципрокная рекуррентная селекция межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний. ....	149
4.2.1. Результаты первого цикла реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний. ....	153
4.2.2. Эффективность второго цикла отбора реципрокной рекуррентной селекции на основе межсортовых скрещиваний. ....	156
4.3. Рекуррентный отбор в улучшении популяций. ....	158
4.4. Условия применения рекуррентного отбора и ограничения, налагаемые разными факторами. ....	162
<b>Глава 5. Физиолого-биохимические основы селекции растений на гетерозис (В. В. Титок, В. А. Лемеш, С. И. Юренкова, Л. В. Хотылева) . . . . .</b>	<b>174</b>
5.1. Биоэнергетические процессы на ранних стадиях онтогенеза линий и гибридов кукурузы. ....	176
5.2. Физиологические аспекты гетерозиса у томатов в культуре <i>in vitro</i> . ....	193
5.3. Интегральные показатели энергетического метаболизма при формировании гетерозиса в онтогенезе льна-долгунца. ....	219
5.4. Особенности роста и развития льна-долгунца при гетерозисе. ....	243
<b>Глава 6. Цитогенетические методы в селекции растений (Н. И. Дубовец) . . . . .</b>	<b>261</b>
6.1. Роль цитогенетики в селекции растений. ....	261
6.2. Хромосомная инженерия зерновых культур – методология и методы исследований. ....	262
6.3. Развитие исследований в области хромосомной инженерии в Беларуси. ....	270
<b>Глава 7. Геномы органелл клетки и их роль в эволюции и селекции растений (О. Г. Давыденко, Н. Г. Даниленко, Е. А. Аксенова, И. М. Голоенко, Н. В. Луханина, М. Г. Синявская, А. М. Шимкевич) . . . . .</b>	<b>316</b>
7.1. Геном пластид высших растений. ....	317
7.2. Геном митохондрий высших растений. ....	322
7.3. Наследование органелльных ДНК у растений – принципы коадаптации генетических систем клетки. ....	326
7.4. Цитоплазматическая мужская стерильность: молекулярная природа феномена и возможности практического использования в селекции растений. ....	329
7.5. Изменчивость геномов органелл и возможность ее использования. ....	335
7.6. Эффект геномов органелл на экспрессию хозяйственно важных признаков. ....	341
7.7. Эффект геномов органелл на трансмиссию и рекомбинацию ядерных генов. ....	345

<b>Глава 8. Генетические основы иммунитета растений к грибным болезням (Е. А. Волуевич, А. А. Булойчик)</b> . . . . .	357
8.1. Эволюция взаимоотношений паразита и растения-хозяина. Типы устойчивости. . . . .	358
8.2. Специфичность полигенной устойчивости растения-хозяина к биотрофным грибным патогенам . . . . .	363
8.3. Остаточный эффект преодоленных генов устойчивости пшеницы . . . . .	367
8.4. Наследование устойчивости мягкой пшеницы к возбудителям грибных болезней. Символы главных генов резистентности . . . . .	372
8.5. Роль цитоплазмы растения-хозяина в формировании устойчивости к грибным патогенам. . . . .	375
8.6. Стратегия селекции на устойчивость растений к болезням . . . . .	402
8.7. Источники устойчивости мягкой пшеницы к грибным болезням . . . . .	406
<b>Глава 9. Анеуплоидия в генетических исследованиях пшеницы (М. Н. Шантуренко, Л. А. Дыленок, А. П. Яцевич, Н. В. Анисимова, Е. А. Хомич, Л. В. Хотылева)</b> . . . . .	420
9.1. Создание серии моносомных линий пшеницы Опал . . . . .	421
9.2. Генетическая функция отдельных хромосом в проявлении хозяйственно ценных признаков. . . . .	427
9.3. Роль ядра и цитоплазмы в генетическом контроле формирования количественных признаков. . . . .	439
9.4. Анеуплоидия как фактор формирования генетической изменчивости у пшеницы. Модели генетической гетерогенности дисомных линий Опал . . . . .	441
<b>Глава 10. Организационные основы работы с генетическими ресурсами растений в Европе и Беларуси (М. А. Кадыров, В. В. Горелик)</b> . . . . .	455
10.1. Основные цели работы с генетическими ресурсами растений . . . . .	455
10.2. Сохранение генофонда растений. . . . .	455
10.2.1. Способы сохранения. . . . .	455
10.2.1.1. Классификация способов сохранения . . . . .	455
10.2.1.2. Сохранение <i>in situ</i> . . . . .	455
10.2.1.3. Сохранение <i>ex situ</i> . . . . .	457
10.2.2. Организационные основы сохранения <i>ex situ</i> в Европейском регионе на современном этапе. . . . .	458
10.2.2.1. Крупнейшие генетические банки Европы . . . . .	458
10.2.2.2. Организация сохранения генресурсов растений на национальном уровне (на примере Чехии и Германии) . . . . .	460
10.2.2.3. Международное сотрудничество. . . . .	465
10.3. Правовые основы международного обмена генетическими ресурсами растений, используемыми в селекции . . . . .	475
10.3.1. Конвенция о биологическом разнообразии . . . . .	475
10.3.2. Международный Договор о растительных генетических ресурсах для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве. . . . .	476
10.3.3. Стандартное соглашение о передаче материала. . . . .	477
10.4. Реализация государственной программы «Генофонд» в Беларуси . . . . .	479
10.4.1. Предпосылки, цели и задачи Госпрограммы «Генофонд». . . . .	479
10.4.2. Структурная организация работы с генресурсами растений в Беларуси. . . . .	479
10.4.3. Коллекционный фонд в организациях-исполнителях ГП «Генофонд». . . . .	481
10.4.4. Информационное сопровождение работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси . . . . .	483

10.4.5. Изучение генресурсов растений <i>in situ</i> и мониторинг состояния природных популяций хозяйственно полезных видов . . . . .	483
10.4.6. Нормативно-правовая база работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси и международное сотрудничество . . . . .	484
<b>Глава 11. Генетические коллекции растений (Л. В. Хотылева, И. А. Гордей, Л. А. Тарутина, Л. В. Корень) . . . . .</b>	<b>488</b>
11.1. Пшеница яровая . . . . .	491
11.1.1. Серия моносомных линий яровой пшеницы Опал . . . . .	491
11.1.2. Серия дисомных линий яровой пшеницы сорта Опал . . . . .	493
11.1.3. Дигаплоидные линии яровой пшеницы . . . . .	496
11.1.4. Аллоплазматические линии яровой пшеницы на основе геномов сортов Gabo и Lee . . . . .	497
11.2. Рожь озимая . . . . .	499
11.2.1. Инцухт-линии озимой диплоидной ржи . . . . .	499
11.3. Секалотритикум . . . . .	501
11.3.1. Формы секалотритикум . . . . .	501
11.3.2. Хромосомно-замещенные линии тритикале и секалотритикум . . . . .	502
11.4. Тритикале озимое . . . . .	503
11.4.1. Формы озимого тритикале . . . . .	503
11.5. Тритикале яровое . . . . .	503
11.5.1. Формы гексаплоидного тритикале с реконструированным кариотипом . . . . .	503
11.5.2. Линии тритикале, маркированные генами Vrn . . . . .	505
11.5.2.1. Октоплоидные линии . . . . .	506
11.5.2.2. Гексаплоидные линии . . . . .	507
11.6. Ячмень . . . . .	508
11.6.1. Замещенные линии ячменя . . . . .	508
11.7. Лен . . . . .	509
11.7.1. Коллекционные образцы диких видов льна . . . . .	509
11.7.2. Коллекционные образцы <i>L. usitatissimum</i> . . . . .	510
11.8. Линии томата . . . . .	513
11.9. Картофель . . . . .	514
11.9.1. Соматоклоны картофеля . . . . .	514
11.9.2. Клоны, полученные при вегетативном размножении . . . . .	515
11.9.2.1. Клоны от сорта Явар . . . . .	515
11.9.2.2. Клоны от сорта Альтаир . . . . .	515
11.9.2.3. Клоны от сорта Аксамит . . . . .	516
11.9.2.4. Клоны от примитивного культурного вида <i>S. andigenum</i> K15541 . . . . .	516
11.9.3. Клоны, полученные путем самоопыления . . . . .	517
11.9.3.1. Клоны от сорта Явар . . . . .	517
11.9.3.2. Клон от сорта Аксамит . . . . .	517
11.10. Сахарная свекла . . . . .	517
11.10.1. Линии сахарной свеклы гиногенетического происхождения . . . . .	517
11.11. Подсолнечник . . . . .	518
11.11.1. Коллекция линий . . . . .	518
<b>Глава 12. Компьютерное обеспечение селекционных исследований (С. Е. Дромашко) . .</b>	<b>524</b>
12.1. Пакеты прикладных генетико-статистических программ для персональных компьютеров . . . . .	524
12.1.1. Пакет РИШОН . . . . .	524

12.1.2. Пакет АБ-Стат* .....	528
12.1.3. Программа BIODIS .....	530
12.1.4. Модернизация пакетов РИШОН и АБ-СТАТ .....	533
12.2. Система компьютерной алгебры Mathematica. ....	534
12.3. Использование теории информации в обработке генетико-селекционных данных .	536
12.3.1. Теоретико-информационная мера оценки неопределенности .....	536
12.3.2. Теоретико-информационные основы моделирования генетических и селекционных процессов на ЭВМ .....	539
12.3.3. Программное обеспечение для теоретико-информационного анализа и его верификация .....	541

Научное издание

# **ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ**

**В четырех томах**

**Том 1**

**ОБЩАЯ ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ**

Редактор *А. А. Баранова*

Художественный редактор *Т. Д. Царева*

Технический редактор *Т. В. Летьен*

Корректор *О. А. Рахубо*

Компьютерная верстка *Л. И. Кудерко, Л. В. Харитонова*

Подписано в печать 20.10.2008. Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. офс. № 1. Гарнитура Таймс.  
Усл. печ. л. 44,5. Усл. кр.-отт. 45,14. Уч.-изд. л. 46,3. Тираж 300 экз. Заказ 411.

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Белорусская наука».  
ЛИ 02330/0131569 от 11.05.2005. Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.

Отпечатано в РУП «Издательский дом «Белорусская наука».