

1. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

1. Предмет и задачи селекции

Селекция (лат. *seligere* – «выбирать») наука о методах создания новых и улучшения существующих пород животных, сортов растений штаммов микроорганизмов.

Селекция разрабатывает способы воздействия на растения и животных с целью изменения их наследственных качеств в нужном для человека направлении. Селекцией называют также отрасль сельского хозяйства, занимающуюся выведением новых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур и пород животных.

Селекция растений – это наука о создании новых сортов и гибридов растений, превосходящих существующие по урожайности, качеству и пригодных для возделывания в условиях современных интенсивных технологий. Селекция плодовых и овощных культур как учебная дисциплина описывает методы создания новых сортов и гибридов плодовых и овощных культур, а также их генетические особенности и процесс размножения (производства семян овощных культур и посадочного материала плодовых культур).

История селекции

Первоначально в основе селекции лежал искусственный отбор, когда человек отбирает растения или животных с интересующими его признаками. До XVI—XVII веков отбор происходил нерегулярно и неметодично: для посева отбирали лучшие плоды (на посадку) или особи (для воспроизводства) просто рассчитывая на повторение результата.

Только в последние столетия, ещё не зная законов генетики, стали использовать отбор сознательно и целенаправленно, скрещивая экземпляры с ярко выраженными полезными свойствами.

Однако методом отбора человек не может получить принципиально новых свойств у разводимых организмов, так как при отборе можно выделить только те генотипы, которые уже существуют в популяции. Поэтому для получения новых пород и сортов животных и растений применяют гибридизацию, скрещивая растения с желательными признаками и в дальнейшем отбирая из потомства те особи, у которых полезные свойства выражены наиболее сильно. Например, один сорт пшеницы отличается прочным стеблом и устойчив к

полеганию, а сорт с тонкой соломиной не заражается стеблевой ржавчиной. При скрещивании растений из двух сортов в потомстве возникают различные комбинации признаков. Но отбирают именно те растения, которые одновременно имеют прочную соломину и не болеют стеблевой ржавчиной. Так создается новый сорт.

Задачи современной селекции

1. Увеличение урожайности. Потенциальная урожайность диких предков культурных видов в десятки, а то и сотни раз меньше. Так, урожайность дикой пшеницы находится на уровне 1-2 ц/га, современные сорта на высоком агрофоне способны давать до 100 ц/га. Дикая лесная яблоня дает мелкие плоды кислого и горько-кислого вкуса, а урожайность с одного дерева в десятки раз меньше, чем урожайность сортов, созданных человеком.
2. Улучшение качества и внешнего вида продукции.
3. Выведение сортов, устойчивых к болезням и вредителям.
4. Создание сортов, пригодных для возделывания в условиях интенсивных современных технологий.
5. Создание сортов, обладающих высокой экологической пластичностью.
6. Продвижение культур на север.
7. Создание новых видов растений.

История селекции (эволюция методов селекции)

Историю селекции растений можно разделить на 4 основных этапа.

Этап примитивной селекции. Окультуривание растений – это процесс искусственного отбора, проводимый людьми для получения растений, обладающих более желательными чертами, чем дикие растения, и который делает их зависимыми от искусственной, обычно улучшенной среды. Считается, что окультуривание растений началось 9-11 тысяч лет назад. Многие культуры, выращиваемые в настоящее время, являются результатом одомашнивания в древние времена, около 5000 лет назад в Старом Свете и 3000 лет назад в Новом Свете. В период неолита одомашнивание занимало минимум 1000 лет и максимум 7000 лет. Сегодня все основные продовольственные культуры происходят из одомашненных сортов. Почти все одомашненные растения, используемые сегодня для производства продуктов питания и ведения сельского хозяйства, были одомашнены

в центрах происхождения. В этих центрах до сих пор существует большое разнообразие близкородственных дикорастущих растений, так называемых «диких родственников» сельскохозяйственных культур, которые также могут использоваться для улучшения современных сортов путем селекции растений.

Этап народной селекции. Растение, происхождение или отбор которого обусловлено прежде всего преднамеренной деятельностью человека, называется культивным видом, а разновидности, произошедшие из дикой популяции из-за селективного использования в течение длительного исторического отрезка в определенном регионе называется местным сортом.

Люди веками торговали полезными растениями из далеких стран и именно в эпоху великих географических открытий и колонизации в Европу было завезено огромное количество видов, ранее не произрастающих на данной территории. Впоследствии возделывание новых растений в регионах или зонах, в которых данный вид не встречался было названо интродукцией. А виды, завезенные в регион и успешно прошедшие акклиматизацию – интродуцированными. Древнее сельское хозяйство дало два важных результата: растения, которые больше всего любили люди, стали выращивать во многих местах и сады и фермы с большим биологическим разнообразием предоставили растениям некоторые возможности для скрещивания, которые были бы невозможны для их диких предков. Прибытие Колумба в Америку в 1492 году вызвало беспрецедентный перенос растительных ресурсов между Европой и Новым Светом.

Этап промышленной селекции.

Этап научной селекции.

Эксперименты Грегора Менделя с растениями гибридизацией привели к его законам наследования. Эта работа стала широко известной в 1900-х годах и легла в основу новой науки генетики, которая стимулировала исследования многих ученых-растениеводов, посвященных улучшению растениеводства путем селекции растений.

Однако успешные коммерческие селекционные предприятия начали создаваться с конца 19 века. Gartons Agricultural Plant Breeders в Англии была основана в 1890-х годах Джоном Гартоном, который был одним из первых, кто осуществил перекрестное опыление сельскохозяйственных растений и коммерциализировал вновь созданные сорта. Он начал экспериментировать с искусственным перекрестным опылением сначала зерновых растений, затем видов

трав и корнеплодов и разработал далеко идущие методы селекции растений.

Уильям Фаррер произвел революцию в выращивании пшеницы в Австралии, широко выпустив в 1903 г. грибок. устойчивый штамм пшеницы "Federation", который был разработан в результате его селекционной работы в течение двадцати лет с использованием теорий Менделя.

С 1904 года до Второй мировой войны в Италии , Назарено Стрампелли создал ряд гибридов пшеницы. Его работа позволила Италии увеличить производство сельскохозяйственных культур во время так называемой «битвы за зерно » (1925–1940), а некоторые сорта экспортировались в зарубежные страны, такие как Аргентина, Мексика и Китай. Работа Стрампелли заложила основы Нормана Борлоуга и Зеленой революции .

Зеленой революции

В 1908 году Джордж Харрисон Шул описал гетерозис , также известный как гибриды силы. Гетерозис описывает тенденцию потомков определенного кросса превосходить обоих родителей. Обнаружение пригодности гетерозиса для селекции растений привело к развитию инбредных линий, которые демонстрируют преимущество гетеротической урожайности при их скрещивании. Кукуруза была первым видом, в котором гетерозис широко использовался для получения гибридов.

К 1920-м годам статистические методы были разработаны для анализа действия генов и различия наследственных вариаций от вариаций, вызванных окружающей средой. В 1933 году Маркус Мортон Роудс описал еще один важный метод селекции, цитоплазматическую мужскую стерильность (CMS), разработанный у кукурузы. CMS - это наследуемый по материнской линии признак, который заставляет растение производить стерильную пыльцу . Это позволяет получать гибриды без необходимости трудоемкого удаления метелок .

Эти ранние методы селекции привели к значительному увеличению урожайности в Соединенных Штатах в начале 20 века. Подобное повышение урожайности не производилось в других местах до тех пор, пока после Второй мировой войны , Зеленая революция не увеличила производство сельскохозяйственных культур в

развивающихся странах в 1960-х. Это замечательное улучшение было основано на трех основных культурах. Сначала был разработан гибрид кукурузы, затем был разработан высокоурожайный и чувствительный к потребляемой среде «полукарликовая пшеница» (для которой селекционер CIMMYT NE Борлоуг получил Нобелевскую премию мира в 1970 г.), а третье место заняли высокоурожайные сорта «низкорослого риса». Аналогичные заметные улучшения были достигнуты в отношении других культур, таких как сорго и люцерны.

Молекулярная генетика и биореволюция

Интенсивные исследования в молекулярной генетике привели к разработке технологии рекомбинантной ДНК (обычно называемой геной инженерией). Развитие биотехнологических технологий открыло много возможностей для селекции сельскохозяйственных культур. Таким образом, в то время как менделевская генетика позволила селекционерам растений выполнять генетические преобразования в нескольких культурах, молекулярная генетика дала ключ как к манипуляциям с внутренней генетической структурой, так и к «созданию» новых сортов в соответствии с заранее определенным планом.

Эволюция методов селекции

В исторической ретроспективе методы селекции развивались следующим образом.

Отбор – самый древний и простой метод селекции, и сама селекция по определению.

Гибридизация – искусственное скрещивание растений. Впервые искусственную гибридизацию осуществил английский садовод Томас Фэйрчайлд, скрестив в 1717 году разные виды гвоздик. Гибридизацией создано подавляющее большинство сортов и гибридов многих видов сельскохозяйственных культур. Гибридизация открыла огромные возможности для селекции, развивая ее как в практическом, так и теоретическом аспектах.

Мутагенез (индуцированный мутагенез, полиплоидия).

Мутагенез — процесс изменения в нуклеотидной последовательности ДНК, приводящий к мутациям.

В 1925 г. в опытах на дрожжевых клетках и плесневых грибах Г. А. Надсон и Г.Ф. Филиппов выявили действие ионизирующих излучений на генетический аппарат клетки, сопровождающееся наследственной передачей вновь приобретенных признаков. Так, исследуя влияние рентгеновских лучей на половой

процессу у низших грибов, они обратили внимание на появление отдельных колоний оранжевого цвета. Изучение этих новых форм грибов показало их резкое отличие от исходной культуры — они были способны образовывать жиры и оранжевый пигмент. Наблюдением грибов в течение многих поколений было показано, что речь идёт о наследуемых изменениях, таким образом, было установлено, что рентгеновские лучи обладают мутагенным действием. В 1927 г. это подтвердил Г. Мёллер на дрозофиле, а затем Л. Стадлер — на кукурузе.

Затем исследования были проведены на мышах и других организмах. Сайт-направленный мутагенез (англ. site-directed mutagenesis) (сайт-специфический мутагенез или олигонуклеотид-направленный мутагенез) является методом молекулярной биологии, который используется, чтобы создать конкретные и преднамеренные изменения в последовательности ДНК, гена и продуктов генов. Используется для исследования структуры и биологической активности ДНК, РНК и белков, а также для белковой инженерии. Сайт-направленный мутагенез был впервые применен в 1974 году в лаборатории Чарлза Вайсмана.

Культура протопластов

Генетическая инженерия

Метод редактирования генома

2. СОРТОВЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

1. Понятие о сорте и сортовых признаках, и свойствах растений.

Селекция растений является наукой о создании новых сортов сельскохозяйственных культур. В ее задачу входит сбор, создание и изучение исходного материала, оценка полученных новых форм и образцов, испытание, районирование и внедрение в производство выведенных сортов.

Главная цель селекционной работы заключается в создании новых сортов, способных давать более высокие урожаи, увеличивать валовые сборы продуктов растениеводства и улучшать их качество. Вся деятельность селекционных учреждений и селекционеров направлена на выполнение тех неотложных задач, которые стоят перед сельскохозяйственным производством по созданию достаточного количества продуктов питания для населения и сырья для легкой и пищевой промышленности.

Под **сортом** понимается совокупность сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам культурных растений, созданных и размноженных для возделывания в соответствующих природных и производственных условиях с целью повышения урожайности, качества продукции и экономической эффективности производства.

Создаваемые человеком сорта предназначаются для получения высоких стабильных урожаев определенного вида продукции нужного качества. Растения, составляющие сорт, характеризуются общностью происхождения, имеют схожую генетическую основу и размножены из одного или из нескольких исходных индивидуумов. Степень сходства растений, составляющих сорт, определяется как исходным селекционным материалом (гибриды, мутанты, гибридо-мутанты, полиплоиды и др.), так и методами используемого отбора (индивидуальный, массовый, клоновый и др.). Сорт создается для определенных почвенно-климатических зон, где для него имеется возможность наиболее полной реализации потенциальной возможности генотипа.

Сорта сельскохозяйственных культур по своему происхождению подразделяются на местные (созданные в результате действия естественного и искусственного отборов в определенной местности) и селекционные (созданные на основе научных методов селекции).

В зависимости от способов выведения получают сорта-популяции, создаваемые путем массового отбора перекрестноопыляющихся (свекла) или самоопыляющихся растений; сорта-линии, получаемые путем индивидуального отбора растений самоопыляющихся культур (горох, томат и др.), представляющие потомство, размноженное от одного растения. Сорта гибридного происхождения создаются путем скрещивания родительских форм с последующим отбором ценных растений для дальнейшего их размножения. Сорта-клоны, получаемые методом индивидуального отбора у вегетативно размножаемых культур (плодовые, земляника).

Гибриды в зависимости от способа получения подразделяются на простые, двойные, трехлинейные, межлинейные, сорто-линейные, линейно-сортовые. Для получения гибридов используют стерильные аналоги, фертильные аналоги закрепители стерильности и фертильные аналоги восстановители фертильности.

Сорта и гибриды могут быть перспективными, районированными, дефицитными и стандартными. Перспективными признаются сорта и гибриды, которые успешно проходят государственное испытание, подтверждают свои преимущества, но требуют перед районированием прохождения производственного испытания и размножения в системе первичного семеноводства. Районированные сорта и гибриды заносятся в Государственный реестр охраняемых сортов и разрешаются для использования в производстве. Дефицитными являются районированные сорта и гибриды, по которым не полностью развернуто семеноводство и ощущается недостаток семян.

Стандартом являются лучшие районированные сорта и гибриды, по которым в государственном испытании осуществляется сравнение всех испытываемых новых сортов на госсортоучастках (ГСУ) и государственных сортоиспытательных станциях (ГСС).

К сорту, как средству сельскохозяйственного производства, предъявляются большие требования. В нем должна быть удачно совмещена высокая стабильная продуктивность с устойчивостью к неблагоприятным условиям производства, к болезням и вредителям. Он должен быть пластичным, т.е. обладать широким диапазоном нормы реакции, быть отзывчивым на вносимые удобрения и другие агротехнические приемы, иметь совершенную архитектуру. Пластичные сорта за счет особенностей генотипа и широты нормы реакции в государственном и производственном сортоиспытаниях дают более стабильные и высокие урожаи по годам на различных сортоучастках и сортоиспытательных станциях. На основании

полученных данных такие сорта районируются на больших территориях и занимают обширные ареалы распространения.

Продуктивность сорта любой сельскохозяйственной культуры зависит от его генотипа и условий окружающей среды. Особое значение имеют такие признаки, как зимостойкость, засухоустойчивость, устойчивость к болезням, вредителям, дружность созревания, продолжительность вегетационного периода. Чем полнее соответствуют условия произрастания сорта его генотипу, тем продолжительнее сохраняются и стойко поддерживаются его типичность, чистота, высокие посевные качества и другие хозяйственно-биологические признаки и свойства. Вместе с тем известно, что условия произрастания культурных растений изменяются по годам, поэтому наблюдаются отклонения в реализации потенциальных возможностей сортов.

2. Группировка признаков. Изменение признаков под влиянием внешней среды.

При селекционной работе нужно хорошо знать признаки растений, чтобы проводить оценку и отбор, уделяя особое внимание хозяйственно ценным показателям.

Под признаками понимают отдельно взятые особенности растения, которые его характеризуют и по которым его можно узнать. Каждое растение имеет очень много признаков. Для удобства изучения их группируют на:

Морфологические, которые характеризуют внешнее строение растения;

Анатомические, характеризующее внутреннее строение растения, его тканей, клеточной структуры.

Физиологические – признаки, характеризующие жизненные процессы, происходящие в растении.

Биологические – характеризуют рост и развитие растения, смену фаз и периодов в жизни растения.

Биохимические – содержание сахаров, кислот, биологически активных веществ.

Для плодотворной селекционной работы надо хорошо знать уже существующие сорта. Во всем многообразии сортов нужно, прежде всего, уметь отличать сорта друг от друга. Обычно сорта овощных и плодовых растений отличаются друг от друга не по одному какому-то признаку, а по группе признаков, характерной для данного сорта. Эта

группа признаков называется сортовым комплексом признаков. В сортовой комплекс входят, прежде всего, морфологические признаки, т. к. они сравнительно быстро и легко учитываются, полно и отчетливо характеризуют сорт. Но при оценке сорта очень важны также биологические особенности, физиологические свойства сорта, его производительная оценка, происхождение.

Признаки сортовых комплексов используют для диагностики сорта, т. е. для его описания по характерным признакам, позволяющим составить о нем правильное и ясное представление, а также в качестве систематических показателей, когда устанавливают принадлежность данного растения к сорту или разновидности, подвиду и др.

Признаки в селекции рассматривают также с точки зрения их хозяйственного значения. При этом одни признаки имеют прямое хозяйственное значение, другие его не имеют. Признаки, имеющие хозяйственное значение, бывают двух видов – хозяйственно положительные и хозяйственно отрицательные. Выше уже говорилось, что один и тот же признак может быть или положительным, или отрицательным, а зависимости от назначения получаемой продукции.

У овощных растений к хозяйственно положительным признакам относятся, например, белая окраска кочана на разрезе, мясистость плодов томатов, темная окраска свеклы, равная гладкая поверхность корнеплода, устойчивость к заболеваниям, холодостойкость и т. д. Хозяйственно отрицательные признаки придают растениям или сорту плохие качества, снижают их хозяйственную ценность, например: рыхлость кочана капусты, ребристость плодов томатов, белые кольца на поперечных разрезах свеклы, поражаемость болезнями и др.

К признакам, не имеющим прямого хозяйственного значения, относятся: форма стручков, окраска цветков, опушенность листьев, рассеченность листьев и др. Эти признаки используются обычно как показатели однородности сорта.

Хозяйственное значение признаков не остается постоянным и изменяется в зависимости от ряда причин. При плохой агротехнике хозяйственные признаки часто ухудшаются. Урожайность сорта и качество овощей снижаются: корнеплоды моркови деформируются, редис становится деревянистым, салат образует грубые листья и т. д.

Хозяйственное значение листьев меняется также в зависимости от климатических условий. Например, позднеспелость сортов становится отрицательным признаком по мере продвижения в северные районы, где требуются более скороспелые сорта. Жаровыносливость и засухоустойчивость имеет значение на юге, а в условиях нашей

республики приобретает значение устойчивость к пониженным температурам.

Хозяйственное значение признака иногда связано со способами использования овощей. Например, для столовых и салатных сортов лука ценный признак – крупный размер луковицы, а для консервных сортов необходимы мелкие луковицы, наиболее удобные для маринования.

Овощные растения очень отзывчивы на условия произрастания. Они сильно изменяются в зависимости от почвы, агротехники, погодных условий. Условия произрастания могут настолько изменять овощные растения, что установить принадлежность его к сорту бывает затруднительно. Например, когда редис с круглой формой корнеплода выращивают на тяжелых почвах, могут обрабатываться корнеплоды удлиненной формы, у моркови образуются уродливые корнеплоды.

Наблюдения показывают, что изменчивость различных признаков под влиянием внешней среды неодинакова: имеются признаки очень сильно реагирующие даже на незначительное изменение условий произрастания, а имеются и более консервативные признаки, которые меняются незначительно даже при сильных изменениях условий среды. Например, у корнеплодов на изменение площади питания очень сильно реагирует такой признак как диаметр и длина корнеплода, а признаки окраски корнеплода и листовой пластинки почти не меняются. Промежуточное положение занимает такой признак, как число листьев в розетке.

Наблюдения также показали, что изменчивость одноименных признаков у различных сортов одного и того же вида имеет явно выраженную направленность, т. е. качественные изменения признаков при одинаковых изменениях условий произрастания у различных сортов одинаковы. Могут отличаться только количественные характеристики. Например, у одного сорта моркови диаметр корнеплода при удвоении площади питания увеличивается в 2 раза, а у другого – в 1.5. О первом в этом случае можно сказать, что он более отзывчив на увеличение площади питания.

Изменчивость признаков под влиянием условий среды имеет большое значение при выращивании овощных культур. На основе ее в овощеводстве разработаны агротехнические приемы, позволяющие направлять развитие растений в сторону получения высоких урожаев.

Изменчивость признаков под влиянием среды учитывают при районировании овощных культур. Районы, в которых хозяйственно ценные признаки под влиянием почвенно-климатических условий проявляются в сильной степени, избираются для их возделывания.

Изменчивость признаков под влиянием среды учитывают на многих этапах селекционного процесса: при оценке и отборе растений, при подборе пар для скрещивания и т. д.

На изменчивость растений оказывают влияние семена. Собранные даже с одного растения, они различаются по весу, размерам, химическому составу, скорости прорастания и другим свойствам. Главной причиной неоднородности семян является их различное положение на растении, а следовательно, неодинаковые условия их формирования.

Неоднородность семян приводит к неоднородности выросших из них растений. Как правило, чем крупнее и семена, тем крупнее и качественные выросшие из них растения. Из сказанного следует вывод о том, что неоднородность семян влияет на проявление наследственности и тем самым затрудняет проведение точной оценки растения.

В практике селекции выравнивание семян в некоторой степени достигается их делением на фракции по размеру, а также выращиванием семенных растений на небольших площадях и сбором семян с определенных ветвей и плодов.

Значение изменчивости признаков, вызываемой различными условиями среды и неоднородностью семян, позволяет правильно учитывать и оценивать признаки, точнее разбираться в явлении изменчивости растений и быстрее ориентироваться в селекционном процессе.

В процессе развития растений также имеет место изменчивость признаков. Ее учет имеет существенное значение для точной оценки растений при отборе. Признаки, изменяющиеся в онтогенезе растений, подразделяют на связанные с метамерными (повторяющиеся) органами (листья, цветки, плоды) и с неметамерными (неповторяющимися) органами (корнеплоды, кочаны). За изменчивостью признаков метамерных органов наблюдают как в онтогенезе всего растения, так и в онтогенезе органа к которому признаки относятся, а за изменчивостью признаков неметамерных органов – только в онтогенезе органа, к которому признаки принадлежат.

В процессе развития растений признаки изменяются различно. Особенно разнообразна изменчивость метамерных органов. Здесь возможны случаи, когда признаки изменяются как в онтогенезе отдельного органа, так и в онтогенезе растения в целом. Например, Форма листьев у салата: каждой фазе развития соответствует своя форма листьев.

Имеются признаки, которые, изменяясь в онтогенезе органа, слабо или почти совсем не изменяются по фазам онтогенеза всего растения (окраска плодов, цветков, листьев). Например, окраска плодов томатов на всех кистях растения изменяются одинаково от зеленой до красной. Встречаются признаки, которые, не изменяются в онтогенезе растения, к таким признакам относится рассеченность, бугорчатость, складчатость листьев, махровость цветков. Например, рассеченность листа редиса, определившись очень рано, сохраняется в дальнейшем без изменений. В онтогенезе не всего растения этот признак обнаруживает большую изменчивость: рассеченность листовой пластинки изменяется у листьев редиса по мере их появления (первый лист имеет одну-две доли, затем количество долей увеличивается до средних листьев и затем уменьшается к верху).

Сравнительно редко встречаются признаки, которые не изменяются ни в онтогенезе отдельного органа, ни в онтогенезе всего растения. Так, у двухкамерных сортов томата двухкамерность плода всегда остается постоянной.

Для оценки растений по признакам метамерных органов обычно находят идентичные фазы развития этих органов и при том такие, во время которых признаки выражены наиболее сильно.

Признаки метамерных органов (кочанов, корнеплодов) могут сильно изменяться в онтогенезе (форма качана или корнеплода); другие признаки изменяются слабее (плотность кочана); третьи не изменяются совсем (окраска кочана или корнеплода).

Степень изменчивости признаков неметамерных органов оказывает влияние на точность оценки растений при отборе. По признакам, сильно изменяющимся за время развития органа, точную оценку растению дать труднее, чем по признакам, изменяющимся не значительно.

3. Сопряженность признаков и корреляции.

Изменение одного признака растения всегда сопровождается одновременным изменением других признаков. Например, изменение скороспелости кочанной капусты связано с изменением размера кочана (чем больше скороспелым является сорт, тем размеры кочана меньше). Такие явления взаимосвязи признаков называются корреляциями.

Корреляции, наблюдаемые в пределах одной и той же особи, т. е. физиологическими корреляциями, не представляет интереса в селекции. Большое значение имеют корреляции, которые обнаруживаются путем

сравнения между собой различных генотипов. Такие корреляции относятся к коррелятивной изменчивости. Изучение корреляции показало, что связи между признаками имеют различный характер, и что они относятся к двум формам корреляций – прямолинейной и криволинейной.

При прямолинейной корреляции изменение одного признака ведет к пропорциональному изменению другого признака, т. е. по мере увеличения или уменьшения одного признака другой признак также увеличивается или уменьшается.

При криволинейной корреляции при увеличении одного признака другой также увеличивается, но до определенного значения, после чего уменьшается.

Прямолинейная корреляция может быть прямой или положительной, при которой увеличению одного признака соответствует уменьшению другого.

В качестве примера прямолинейной положительной корреляции можно привести связь между числом дней от всходов до образования цветonoсного стебля у салата и длиной листьев розетки: увеличению числа дней от всходов до образования стебля соответствует увеличению средней длины листьев розетки. Такая же корреляция наблюдается у редиса между числом дней до образования стебля и диаметром корнеплода: чем позже образуется цветонос, тем больше диаметр корнеплода.

Примером прямолинейной отрицательной корреляции может служить взаимосвязь между числом зачатков и толщиной чешуй луковицы у лука репчатого: увеличение числа зачатков вызывает уменьшение толщины чешуй.

Криволинейную корреляцию можно наблюдать у лука репчатого между числом листьев до первой ветви и числом цветочных побегов (стрелок) с увеличением числа листьев число стрелок до определенного предела (6-7 листьев) возрастает, а затем начинает уменьшаться.

Для точного исследования корреляций используются математические методы.

Количественным выражением корреляционной зависимости является коэффициент корреляции. Величина коэффициента корреляции может изменяться от -1 до $+1$, причем знак плюс указывает на положительную зависимость между признаками, а знак минус – на отрицательную. Зависимость считается сильной, если коэффициент корреляции равен от 0.5 до 1.0, слабой от 0.25 до 0.5 и очень слабой (несущественной) – при коэффициенте ниже 0.25.

Примером хорошей корреляции может служить зависимость размеров корнеплода у редиса и редьки, кочанов у кочанной капусты от длинны вегетационного периода. Коэффициент корреляции между этими признаками выражается цифрами от +0.52 до +0.82.

Более слабая взаимосвязь наблюдается между длиной вегетационного периода и сборчатостью листьев у салата, плотностью кочана у капусты, числом листьев до первого соцветия у томатов. Величина коэффициентов корреляции для этих признаков составляет примерно +0.27 – +0.35.

Степень сопряженности признаков может меняться под влиянием ряда причин. Чаще всего коэффициент корреляции варьирует в зависимости от условий среды. Например, сопряженность признаков – диаметр корнеплода и длина листьев прикорневой розетки у редиса, выращенного в обычных условиях, выразилось коэффициентом корреляции +0.29, а у редиса, выращенного при низкой агротехнике – +0.45.

Коэффициент корреляции изменяется при изменении погодных условий.

Степень сопряженности между признаками меняется в зависимости от возраста растения. У взрослых растений она не такая, как у молодых.

Изучение корреляционных связей между признаками позволяет обосновать некоторые приемы селекции. На основе корреляций можно начинать отбор среди растений, находящихся еще на ранних стадиях развития, например, отбирать капусту на плотность кочана, когда она имеет 6-8 листьев, т. е. в возрасте рассады.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГИБРИДИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

1. Изучение особенностей наследования признаков плодовых культур
2. Принципы подбора компонентов скрещивания
3. Скрещивания для получения гибридов первого и последующих поколений

Межсортовой (или внутривидовой) гибридизацией называют скрещивание сортов или форм, принадлежащих одному виду.

Межсортовая гибридизация - основной и наиболее популярный метод селекции плодовых и ягодных растений. С ее помощью создано

большинство современных сортов этих культур. Как правило, на этапах создания исходного материала межсортовая гибридизация нередко уступает по эффективности другим методам селекции - отдаленной гибридизации, мутагенезу, полиплоидии, но на последующих этапах селекционного процесса она становится основным методом улучшения плодовых и ягодных растений.

Эффективность применения межсортовой гибридизации зависит от степени полиморфизма в пределах вида. Чем более разнообразные сорта имеет тот или иной вид, тем эффективнее использование этого метода. Межсортовая гибридизация незаменима в случаях, когда необходимо получить гибридные семьи в большом количестве. Это бывает при создании гибридов с заданным комплексом признаков и при проведении генетического анализа наследования признаков, поскольку эффективность генетического анализа определяется объемом гибридных семей.

В основу современных селекционных программ у плодовых и ягодных растений должны быть положены генетические критерии подбора родительских форм и выбор оптимальных схем скрещивания. Для этого необходимо знание частной генетики плодовых растений - данных по идентификации генотипов ценных сортов и гибридов, полученных в результате генетического анализа наиболее важных для селекции признаков.

Ввиду сложности плодовых растений как объекта генетических исследований знания по их частной генетике ограничены.

В основе изучения наследования качественных признаков у плодовых и ягодных растений лежит гибридологический анализ, а при работе с количественными признаками используют генетико-статистические подходы.

Гибридологический анализ. Проведение анализа того или иного признака начинают с изучения его изменчивости среди исходных форм. При изучении качественных признаков прежде всего выясняют, сколько и каких состояний (модальностей) имеет этот признак. Например, стоит задача - изучить наследование окраски кожицы у яблони. Изучая изменчивость этого признака у разнообразных современных сортов, выясняют, сколько типов окраски кожицы плода различают у яблони. Установлено, что имеются два типа окраски: основная и покровная. При этом основная окраска варьирует от почти белой и желтой до зеленой со всеми переходами, а покровная - от полного отсутствия до сплошной и интенсивно-красной.

Изучают также изменчивость признака в пределах сорта для оценки норм реакции изучаемых генотипов по данному признаку. Изучение изменчивости признака среди исходных форм заканчивается разработкой шкалы учета признака для объективной оценки.

Исходные формы для скрещиваний подбирают в зависимости от их фенотипов. Желательно, чтобы среди исходных форм были представлены все оригинальные фенотипы, известные среди формового разнообразия данного плодового растения.

Следующий этап - разработка системы скрещиваний. В идеале для получения гибрида F1 следует запланировать диаллельную схему – скрещивание всех исходных форм между собой, взятых и в качестве отца и матери (реципрокные скрещивания). Если это возможно (для форм самоплодных), в схему включают также потомство от самоопыления. При получении гибрида F1 используют потомство от самоопыления, от скрещивания между гибридами одной семьи (сибскрещивания), от скрещивания с одним из родителей (беккроссы) или с сортом, имеющим комплекс рецессивных признаков (анализирующие скрещивания).

При осуществлении разработанной схемы скрещиваний надо обеспечить получение истинных гибридов. Для этого необходимо своевременно и тщательно провести изоляцию, кастрацию, опыление и съем гибридных плодов. Не менее важно получить достаточно большое число гибридных растений по каждой комбинации скрещивания. Желательно для большинства плодовых и ягодных растений иметь гибридные семьи в пределах 200...300 гибридов. Однако получить такие крупные семьи многих плодовых культур (вишни, черешни, сливы, персика и др.) трудно из-за плохой всхожести семян. Это вносит искажения в результаты генетического анализа, как и появление среди гибридов нежизнеспособных или бесплодных растений.

При выращивании гибридов в селекционном питомнике и саду следует стремиться к сохранению в живом виде до плодоношения максимално большего числа гибридов. Браковок при выращивании сеянцев не проводят. По достижении растением стадии развития, когда изучаемый признак хорошо выражен, дают оценку фенотипов. Подсчитывают численность различных фенотипов по каждой комбинации и обобщают в целом по всей системе скрещивания. Далее проводят собственно гибридологический анализ, логика рассуждений которого полностью соответствует традиционной схеме. Постепенно приходят к непротиворечивой гипотезе, которая моделирует генети-

ческую систему признака. Прогнозируется минимальное число генов, контролирующих признак и способы взаимодействия аллелей.

Иногда задача анализа состоит в изучении сцепления между интересующими селекционера признаками. В этом случае учет расщепления ведут одновременно по изучаемому комплексу признаков. Используя соответствующие алгоритмы, подтверждают или отвергают гипотезу о сцеплении.

Генетико-статистический анализ количественных признаков.

Отличается использованием специфических статистических методов, главным образом различных модификаций дисперсионного анализа. Анализ сводится к оценкам основных способов взаимодействия аллелей. Следует признать, что всякий признак есть конечный результат действия многих генов. В генетическом анализе под числом генов, контролирующих признак, понимают некоторую условность, а именно - число генов, по которым отличаются генотипы особей, соответствующие разным генотипам.

Если генотип одного сорта отличается от генотипа другого сорта по одному гену, контролирующему проявление признака, то такое наследование называют моногенным (олигогенным). Например, если генотип иммунного сорта (к парше яблони - сорт Прима) отличается от восприимчивых сортов только по аллели одного гена (у сорта Прима ген Vf), то такая устойчивость называется моногенной. Соответственно, если различие наблюдается по двум генам – наследование дигенное и т. д. вплоть до полигенного, определяемого действием многих генов.

Если установлено минимальное число генов, контролирующих различие между состояниями того или иного признака (фенотипами), то можно судить о генетической системе (каркасе) признака. Знание числа генов, контролирующих различие между теми или иными фенотипами, позволяет наиболее эффективно построить схему скрещиваний, определить минимальные объемы гибридных семей и прогнозировать частоту проявления различных генотипов.

Если селективируемый признак моногенный, то работа по созданию необходимых генотипов облегчается. Она зависит от числа аллелей гена и от способа межаллельных взаимодействий. В простейшем случае аллельных состояний гена минимум два. Если допустить существование только одной аллели, то генетическая изменчивость отсутствует. Верхний предел числа аллелей одного гена установить в принципе невозможно, так как новые аллели непрерывно возникают в результате мутационного процесса.

У плодовых и ягодных растений известно лишь сравнительно малое число моногенных признаков (отсутствие шипиков на побегах малины, красная окраска листьев у яблони, алычи, черемухи; опушение кожицы плода у персика и абрикоса и т. д.), связанных чаще с качественными характеристиками признаков сорта. Большинство же хозяйственно ценных признаков полигенно, о чем свидетельствует непрерывный характер изменчивости по этим признакам в гибридном потомстве.

В анализе генетической системы признака важное значение имеет анализ взаимодействия аллелей одного и того же гена и взаимодействия аллелей различных генов. В первом случае говорят о доминирования, во втором - о типе эпистаза.

У плодовых и ягодных растений встречается три типа доминирования: кодоминирование - действие аллелей не зависит друг от друга. Гетерозигота (Aa) отличается по фенотипу от обеих гомозигот (AA и aa соответственно). Примером этого служит действие гена E (наличие желёзок) у персика. В гомозиготном состоянии (EE) форма желёзок почковидная, в гетерозиготном (Ee) - шаровидная;

полудоминирование - действие аллелей аддитивно, то есть фенотип определяется числом полудоминантных аллелей. Гетерозигота (Ac) промежуточна по фенотипу относительно доминантной (AA) и рецессивной (aa) гомозигот. Пример проявления действия полудоминантных аллелей - промежуточное наследование такого признака, как сроки созревания у многих плодовых растений. У персика неполное доминирование отмечается также: аллель Gr/gg (листья красные / листья зеленые); аллель L/l (цветок крупный колокольчатый / мелкий колокольчатый);

доминирование - одна аллель (доминантная) подавляет действие другой аллели (рецессивной) в гетерозиготе. Гетерозигота (Aa) по фенотипу не отличается от доминантной гомозиготы (AA). Пример - действие гена Aa, контролирующего красную окраску листьев у яблони и алычи. Красную окраску имеют листья гибридов (Aaap), не отличаясь от гомозиготы (AaAa).

Анализ взаимодействия аллелей разных генов позволяет различать эпистаз независимо от того, двумя, тремя или большим числом генов контролируется признак.

Экспериментальных данных о проявлении эпистаза у плодовых и ягодных растений сравнительно немного, но они свидетельствуют о важном значении взаимодействия различных аллелей при формировании генетической структуры многих важных признаков. И. М. Ряднова и Ю. А. Волчков установили, что окраска мякоти персика опре-

деляется не одной аллелью, как считали большинство исследователей, а группой генов в составе одного доминантного гена — ингибитора и небольшого числа доминантных генов желтой окраски. У домашней сливы установлено проявление эпистаза аллели Vv (фиолетовая окраска кожицы) над аллелью Rr (красная окраска кожицы).

Завершающий этап генетического анализа - определение принадлежности того или иного локуса к группе сцепления. Под группой сцепления обычно понимают отдельную хромосому. У плодовых растений проведение моносомного или нуллисомного анализа для определения группы сцепления очень сложно и пока не проведено, поэтому группы сцепления не определены.

Известны факты жесткого сцепления между различными генами у плодовых растений. У персика установлено плеiotропное действие генов, обуславливающих сцепление ряда признаков: зеленая, белая, светло-кремовая окраска кожицы плода - белая мякоть плода; темно-оранжевая кожица плода – желтая мякоть; неопушенная завязь нектарина и неопушенная кожица плода; отсутствие желёзок на листе и устойчивость к мучнистой росе; окраска плода и окраска листа; позднее цветение и стерильность цветка. Сцепление рецессивного гена g, определяющего голоплодность нектарина, с генами, контролирующими присутствие специфического белка, специфический аромат плодов нектарина, а также другие признаки позволяют выдвинуть гипотезу о том, что эти гены размещены в одной хромосоме, переданной нектарину от алычи в результате интрогрессивной гибридизации персика и алычи. В то же время считают, что если частота рекомбинации равна или больше 50 %, то гены локализованы в различных хромосомах. Без изучения соответствующих потомств делать выводы о сцеплении тех или иных генов только по факту наличия фенотипических корреляций соответствующих признаков преждевременно. Все перечисленные исследования признаков характерны для генов, локализованных в ядре. Однако имеются гены, локализованные в нескольких органеллах (пластидах, митохондриях). Поскольку при образовании гамет распределение их будет случайным и асимметричным, для них нельзя установить закономерности расщепления, характерной для ядерных генов.

О локализации генов в цитоплазме свидетельствуют наблюдения достоверных различий в расщеплениях при сравнении потомства от прямых и обратных скрещиваний, так как цитоплазма гибридам передается от матери. Это и приводит к тому, что по ряду признаков гибридное потомство отклоняется по фенотипу в сторону материнско-

го растения. Имеются также признаки, которые формируются при совместном действии как ядерных, так и цитоплазматических генов.

У плодовых растений имеется достаточно много сведений о большем влиянии генотипа материнского сорта, чем отцовского. Но их анализ выявляет противоречивость большинства фактов. Отсутствие точных данных, полученных в серии методически выдержанных опытов, не позволяет говорить о локализации определенных генетических систем в цитоплазме.

Из известных случаев контроля важного признака плазмогеном у плодовых растений следует назвать случай цитоплазматической мужской стерильности, изученной у сорта сливы Очаковская желтая В. А. Матвеевым. Установлено, что мужская стерильность сливы, персика и груши также контролируется плазмогенами.

2. Принципы подбора компонентов скрещивания

Результаты гибридизации определяются генотипами родительских форм. Исторически сложилось несколько принципов подбора родительских пар для скрещивания: сортовой, признаковый, эколого-географический и генетический.

Сортовой принцип. Основан на том, что в гибридизацию включаются сорта или формы, обладающие определенным комплексом ценных признаков. При этом не учитывается ни эколого-географическое, ни генетическое происхождение этих сортов (форм). Применение этого принципа не связано с предварительным изучением изменчивости тех признаков, ради улучшения которых работает селекционер. Не проводится оценка генетической компонентной изменчивости в общей фенотипической изменчивости при анализе исходного материала. Основным критерий для сортового подбора компонентов скрещивания - фенотипы родительских форм.

До последнего времени сортовой принцип подбора родительских пар был основным в селекции плодовых и ягодных растений. Отсутствие каких-либо иных оценок родительских компонентов, кроме фенотипических, было главной причиной малой эффективности скрещиваний. Главное условие эффективности скрещивания при сортовом подборе родительских форм - объем гибридной семьи. Чем он больше, тем выше шансы отобрать хотя бы одну ценную форму.

Как правило, отсутствие ценных гибридов среди семян, полученных от скрещивания сортов (форм), подобранных только по фенотипу, объясняется тем, что генотипы скрещиваемых форм особой

селекционной ценности не представляют. Их хорошая фенотипическая оценка, по существу, благоприятный результат взаимодействия широкой нормы реакции их генотипов в тех условиях среды, где проводилась оценка фенотипов.

Примеры использования сортового принципа подбора родительских компонентов скрещивания можно найти в истории селекции каждой плодовой культуры, особенно на первоначальных ее этапах. Однако необходимость иметь большое число гибридов в семье и многочисленные комбинации скрещивания делают использование в современных селекционных программах сортового принципа подбора пар бесперспективным. С развитием представлений о генотипе и фенотипе растений, других направлений современной генетики сортовой принцип вытесняется более эффективными подходами.

Признаковый принцип. Этот принцип подбора родительских форм близок к сортовому, но отличается от последнего тем, что в его основе лежат оценки не исходных сортов, а отдельных признаков. Если при сортовом подборе единицей дискретности выступает сорт, то при признаковом - отдельный признак или комплекс признаков. Фенотип сорта при этом как бы расщепляется на отдельные признаки. При этом наследственная природа признаков остается неизвестной. Этот подход можно считать более обоснованным, чем сортовой, поскольку его основу составляет анализ изменчивости признаков исходных сортов. Оценивается не только межсортовая компонента изменчивости, но и внутрисортовая (клоновая, модификационная или паратипическая). Это способствует формированию более точных представлений об эффективности или, наоборот, неэффективности селекции на тот или иной признак.

Например, значительное превышение доли межсортовой компоненты изменчивости над паратипической свидетельствует об эффективности подбора родительских форм по их фенотипам. Обратная ситуация соответственно свидетельствует о неэффективности такого подбора. Основа для таких суждений - результаты анализа структуры изменчивости признаков, полученные при использовании различных моделей дисперсионного анализа.

По значению признаки плодового растения не равнозначны. Существуют селекционно ценные признаки - продуктивность, качество плодов, устойчивость к неблагоприятным факторам среды и др. Это, как правило, сложные (интегральные, многокомпонентные) признаки. Одним из важнейших условий успешного использования признакового принципа подбора пар - разложение сложных признаков на компоненты. Например, зимостойкость плодовых растений опреде-

ляется такими компонентами, как сроки завершения вегетации, своевременная закалка, развитие максимальной морозостойкости, продолжительность и глубина зимнего покоя, темпы микро- и макрогенеза генеративных почек, различная реакция на потепление, способность к повторной закалке после оттепелей, темпы весеннего развития после завершения периода покоя. В разных климатических зонах определяющее значение в создании зимостойких сортов имеет селекция по совершенствованию отдельных компонентов. При подборе сортов в качестве родительских пар главным критерием является максимально высокое выражение у родителей селекционных признаков. В отношении других признаков необходимо учитывать следующие факторы:

желательно, чтобы у родителей не повторялись одни и те же отрицательные свойства;

хотя бы у одного из родителей должно присутствовать максимальное число селекционных признаков в их максимальном выражении;

сорта, которые будут использованы в качестве материнских, должны быть достаточно плодовитыми и более адаптивными к неблагоприятным условиям среды, чем отцовские компоненты. В этом случае можно использовать действие плазмогенов, участвующих в формировании положительных признаков материнского сорта.

Признаковый принцип подбора компонентов скрещивания широко используют в современных селекционных программах, что связано с малой изученностью генетической структуры подавляющего числа селекционных признаков. Однако применение только этого принципа недостаточно, поскольку не учитываются происхождение и генотипы исходных форм.

Эколого-географический принцип. Этот принцип подбора родительских пар у плодовых растений имеет особое значение. Основоположителем метода является И. В. Мичурин, широко и успешно использовавший его в селекции плодовых и ягодных растений. В основе принципа лежит положение о том, что эффективность селекционного процесса повышается, если в гибридных семьях наблюдается большой спектр изменчивости семян по основным селекционным признакам. Одной важнейшей причиной такого разнообразия гибридов, помимо гетерозиготности родительских форм, является степень генотипических различий между родителями.

Принято считать, что чем в более разных условиях среды и чем более длительное время шло эволюционирование или селекция родственных растений, тем по большему числу генов у них будут различия. В разных условиях среды возникают различия, связанные с возникшими

волнами новых аллельных состояний генов и новых взаимодействий между генами и аллелями. Подбор родительских форм из разных эколого-географических зон обеспечивает максимальный уровень генотипических различий между ними.

Географическая отдаленность в происхождении сортов не всегда свидетельствует о существенных различиях генотипов между ними. Географическую отдаленность нельзя понимать буквально и считать основной причиной генотипических отличий скрещиваемых форм. Эколого-географическая изоляция, безусловно, явилась мощным фактором эволюции местных дикорастущих форм, староместных сортов плодовых растений народной селекции, а также местных сортов, полученных с их участием, либо сортов, предки которых интродуцированы в регион давно. Например, сорта вишни и сливы средней полосы России: Владимирская, Шубинка, СклЯнка розовая, Скороспелка красная, Венгерка московская, Тульская черная, предки которых были завезены из более южных районов.

Нельзя считать местными сортами новые селекционные сорта, в происхождении которых участвовали сорта, интродуцированные из других регионов. Это относится к большинству селекционных сортов южной зоны плодоводства, созданных на основе западноевропейских сортов. Нельзя считать местным американский сорт сливы Стенлей, полученный от гибридизации европейских сортов Венгерка ажанская и Великий герцог. Сорта яблони, выведенные в Австралии, Новой Зеландии, Японии (Гранни Смит, Кидс оранж ред, Гала, Мутеу и др.), представляют ценность для селекции не как источник новых генов, возникших в Тихоокеанском регионе, а за их выдающиеся качества и генетическое происхождение.

Географическая удаленность имела решающее значение при формировании различий в генотипах в прошлом, когда географическая изоляция действительно была важнейшим фактором эволюции. При современном интенсивном обмене исходным и селекционным материалом различия между генотипами чаще не соответствуют степени географической дивергенции исходных форм. Примеров эффективного применения гибридизации между сортами плодовых и ягодных растений из различных эколого-географических групп в практике отечественной и зарубежной селекции чрезвычайно много. Так, в Никитском ботаническом саду от гибридизации поздноцветущих среднеазиатских сортов (Зард, Оранжево-красный) с крупноплодными сортами ирано-кавказской и европейской группы (Шалах, Краснощекый и др.) были созданы зимостойкие сорта Выносливый, Парнас, Летчик, Авиатор и др. Селекционерами М. А.

Лисавенко, Н. М. Павловой, А. В. Волузнёвым были созданы продуктивные адаптивные сорта черной смородины Голубка, Белорусская сладкая, Минай Шмырев, получившие широкое распространение в результате гибридизации сортов европейского и сибирского подвидов.

Широко используется в селекции яблони в средней зоне плодоводства гибридизация среднерусских сортов яблони с американскими. От гибридизации среднерусского сорта Коричное полосатое с американским сортом Уэлси С. И. Исаевым выведены сорта Коричное новое, Десертное Исаева, Осенняя радость, Медуница, Юный натуралист, Кореянка. От скрещивания Антоновки обыкновенной с американским сортом Джонатан получен сорт Победитель. В работе Е. Н. Седова хорошие результаты получены с использованием гибридных комбинаций от скрещивания американского сорта Мекинтош со среднерусскими сортами Антоновка обыкновенная, Бабушкино, Бессемянка Мичурина.

Генетический принцип. Этот тип подбора родительских пар в отличие от ранее рассмотренных заключается в том, что компоненты для скрещивания отбирают по их генотипам, а не по фенотипам. Этот принцип позволяет определить вероятность появления нужных генотипов в гибридном потомстве, спланировать минимальный объем гибридного фонда и точно определить критерии отбора.

Использование генетического принципа подбора исходного материала зависит от изученности генетических систем контроля признаков селективируемых растений. Имеются сведения о генетических системах хозяйственно ценных признаков у кукурузы, риса, томата и других культур, что позволяет основным критерием подбора родительских пар для скрещивания использовать именно этот принцип.

У плодовых и ягодных растений генетические системы контроля большинства хозяйственно ценных признаков неизвестны. Это ограничивает использование генетического принципа в селекции этих культур и делает необходимым использование других критериев родительских форм.

Лучше изучены генетические признаки у яблони, персика, смородины, малины и земляники, но и у этих культур нельзя считать генетический принцип в подборе родительских пар для скрещивания ведущим.

Наиболее эффективное использование генетического принципа в идеале основано на учете восьми главных критериев, оказывающих существенное влияние на подбор сортов для скрещивания:

наличие или отсутствие у родительских сортов аллелей генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки;

степень гетерозиготности родительских форм;
степень различий генотипов родительских форм;
минимальное число генов, контролирующих признак;
способ взаимодействия аллелей генов (степень доминирования, тип эпистаза);

группа сцепления и локализации генов;

комбинационная способность сортов;

наличие или отсутствие генов, локализованных в цитоплазме.

Если у одного из родительских сортов выявлена в результате генетического анализа гомозиготность по аллелям, контролирующим проявление селекционно значимого признака, то его считают особенно ценным донором того или иного свойства. При скрещивании любых других сортов с сортом-донором всем гибридам передается хотя бы одна ценная аллель. Если этот ген доминантный или у другого компонента его аллель тоже может присутствовать в генотипе, среди гибридов F1 резко возрастает частота появления нужных для отбора генотипов. Если у родительского сорта выявлена гетерозиготность по аллелям, то только половина образующихся гамет будет нести ценную аллель.

В качестве примера успешного использования этого критерия можно привести селекцию яблони на устойчивость к парше на основе вовлечения сортов-доноров устойчивости, несущих аллели генов Vf Vm: Прима, Присцила, Редфри, Либерти и др. Поскольку данный признак контролируется моногенно и устойчивость доминирует над восприимчивостью, подбор родителей с нужным генотипом и отбор устойчивых гибридов F1 упрощаются.

Степень гетерозиготности (H) - отношение генов, находящихся в гетерозиготном состоянии, к общему числу генов в генотипе. У гомозиготных по всем генам генотипы $H=0$, а у гетерозиготных по всем генам генотипа $H=1$. Степень гетерозиготности растений зависит от типа опыления. У самоопыляемых (самоплодных) растений степень гетерозиготности значительно ниже, чем у перекрестноопыляемых (интерфертильных, самобесплодных). Большинство видов плодовых растений относится к самобесплодным растениям: яблоня, груша, черешня, айва, многие сорта вишни, сливы, абрикоса, некоторые сорта персика. Самоплодность более характерна для большинства сортов земляники, малины, смородины и других ягодных растений. Поскольку плодовые растения размножаются вегетативно, любая гетерозиготная комбинация генов может сохраняться очень долго. Таким образом, большинство сортов плодовых растений благодаря своим биологическим особенностям характеризуются высокой степенью гетеро-

зиготности. С точки зрения селекции, это положительное свойство, поскольку при скрещивании именно гетерозиготных форм реализуется весь генетический потенциал, обеспечивается наивысшая генетическая изменчивость, наблюдаемая уже в гибридах F₁. Таким образом, создаются все предпосылки для эффективного отбора. Чем выше гетерозиготность скрещиваемых сортов, тем больше шансов отобрать нужное сочетание аллелей (ценный генотип) в гибридах F₁.

Однако гетерозиготность исходных сортов затрудняет проведение генетического анализа наследования признаков. В этом случае необходимо получение потомства от самоопыления, что у плодовых растений во многих случаях невыполнимо из-за нежизнеспособности большинства инцухт-сеянцев.

Гетерозиготность можно рассматривать как отрицательное свойство для родительских форм в случае гетерозиготности по аллелям, контролирующим хозяйственно ценный признак. При этом только часть гибридов унаследует селекционно ценные аллели.

Степень гетерозиготности сорта можно оценить по наличию или отсутствию расщепления по фенотипу в потомстве от самоопыления. Степень отличия генотипа одной родительской формы от генотипа другой измеряется долей общих (одинаковых) аллелей сравниваемых генотипов и соответственно может варьировать от 0 (различие по всем аллелям генов) до 1 (полное отсутствие различий, например, в пределах клона).

При подборе компонентов для скрещивания надо стремиться к тому, чтобы генотипические различия между ними были максимальными. Это позволит получить гибриды F₁ с высокой степенью гетерозиготности и повысит вероятность отбора среди них хозяйственно ценных форм.

О степени генетических различий можно судить, анализируя родословную скрещиваемых форм. Чем меньше общих предков имеют сорта, тем выше должен быть уровень генотипических различий между ними.

Комбинационная способность генотипа заключается в результативности его использования в скрещиваниях с другими генотипами. Чем выше комбинационная способность сорта, тем результативнее скрещивание с его участием, о котором судят по изменению значения признака в среднем по гибридной семье. О комбинационной способности того или иного генотипа говорят, когда речь идет о наследовании количественных признаков. Поскольку наиболее важные хозяйственные признаки относятся к количественным, этот критерий имеет особое значение.

Различают общую комбинационную способностью (ОКС) и специфическую (СКС).

Сорта с высокой ОКС дают в среднем достаточно хорошие показатели по изучаемому признаку независимо от второго компонента скрещивания. У большинства плодовых и ягодных культур выявлены ценные исходные сорта с высокой ОКС. У яблони к их числу относятся сорта: Делишес, Голден Делишес, Мекинтош, Джонатан, Вагнера призовое, Ренет Симиренко, Антоновка обыкновенная и др.; груши -Бере Боск, Оливье де Серр, Лесная красавица, Любимица Клаппа, Тема и др.; у сливы - Ренклод Альтана, Венгерка итальянская, Венгерка ажанская, Анна Шпет и др.; у черешни - Дрогана желтая, Франц Иосиф, Валерий Чкалов и др.; у персика - Золотой юбилей, Редхейвен и др.; у земляники - Кульвер, Зенга Зенгана, Коралка и др.

Однако может случиться и так, что малоэффективный в среднем по всем комбинациям скрещиваний сорт даст отдельные ценные гибридные комбинации при скрещивании с определенными сортами. В этом случае наблюдается СКС. Например, по данным С. П. Яковлева, наибольшей СКС у груши отличаются комбинации Тема х Жозефина михельская, сеянец 104 х Деканка зимняя, сеянец 106 х Деканка зимняя и др.

Оба показателя (ОКС и СКС) имеют существенный недостаток - невозможность строго оценить доверительные интервалы их варьирования, поэтому не следует переоценивать возможность этого критерия подбора родительских форм. Для плодовых и ягодных культур не столь важно увеличивать или уменьшать значение признака в среднем, сколько выделять отдельные (даже единичные) выдающиеся генотипы и размножать их в дальнейшем вегетативно. Такие генотипы называют положительными трансгрессиями, если они превосходят по анализируемому признаку обе родительские формы. Поэтому гораздо важнее для плодовых и ягодных растений оценить частоту возникновения положительных трансгрессий в потомстве, чем параметры комбинационной способности, хотя в какой-то мере эти понятия связаны между собой.

3. Скрещивание для получения гибридов первого и последующих поколений

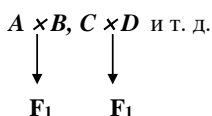
Исходные родительские формы плодовых растений, как правило, высокогетерозиготны, поэтому при селекции большинства из них часто ограничиваются получением гибридного потомства F₁, отбор в

пределах которого позволяет улучшить ряд свойств и достичь желаемого результата.

Скрещивания, ограничивающиеся получением гибридов F₁, можно разделить на семь типов: простые, реципрокные, циклические, топ-кроссы, диаллельные скрещивания, самоопыление и свободное опыление.

Первые пять типов представляют собой перекрестные комбинации. Последний тип - неконтролируемое скрещивание.

Простые, или несвязные, скрещивания



A, B, C, D – родительские формы

Простыми скрещиваниями называются скрещивания, когда разные родительские формы участвуют только в одной комбинации. Эти скрещивания нельзя связать в систему, поэтому их называют часто несвязными скрещиваниями. Если рассмотреть происхождение большинства сортов плодовых, то каждый из них есть результат простого скрещивания какого-то одного сорта с другим. Кроме того, всякую систему скрещиваний можно рассматривать как совокупность простых скрещиваний, если анализировать каждое из них в отдельности. Проведение систем скрещиваний обусловлено тремя причинами:

если стоит задача - максимально использовать какой-то ценный генотип в скрещиваниях (например, сортов-доноров хозяйственно важных признаков);

если необходимо реализовать комбинативную генотипическую изменчивость в потомстве, используя ограниченную совокупность исходных сортов;

если необходим генетический анализ наследования признаков.

Теоретически можно применять только простые скрещивания, хотя при этом ограничивается генотипическая изменчивость отдельными комбинациями родительских компонентов.

Реципрокные скрещивания

A × B, B × A



F₁

Реципрокными скрещиваниями называют систему комбинаций, включающих прямое и обратное скрещивание. Реципрокные скрещивания проводят, если хотят подтвердить или опровергнуть гипотезу о том, что гены, контролирующие соответствующий признак, локализованы в цитоплазме.

У плодовых растений проведение реципрокных комбинаций не всегда возможно, особенно если одна из родительских форм характеризуется женской или мужской стерильностью, перекрестной несовместимостью или раздельнополостью (облепиха, актинидия и др.).

С селекционной точки зрения, реализация обратного скрещивания при малой эффективности прямого скрещивания в ряде случаев дает положительные результаты.

Циклические скрещивания

F₁

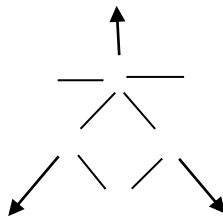
A × B

× ×

C

F₁

F₁



Циклическими называют скрещивания, если схематически их можно представить в виде замкнутой системы (цикла). Минимальное число исходных родительских форм - три, максимальное - не ограничено.

Реализация циклических скрещиваний позволяет при относительно небольшом объеме скрещиваний получить достаточно разнообразное гибридное потомство.

У плодовых растений циклические скрещивания, как правило, не встречаются каких-либо затруднений, эту схему можно рекомендовать как одну из эффективных и простых систем скрещиваний.

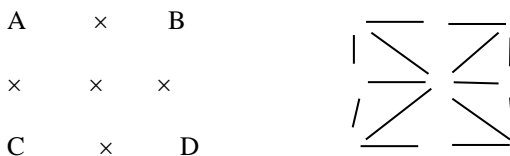
Топ-кроссы

Женские	Мужские формы
---------	---------------

формы	C	D	E
A	×	×	×
B	×	×	×

Топ-кроссами называют скрещивания, когда ряд исходных сортов скрещивается с определенным набором других сортов. Эта система скрещиваний распространена в селекции плодовых растений и может дать достаточно много селекционно-ценных генотипов, а также информацию, на основании которой можно оценить долю аддитивных эффектов и эффектов эпистаза в генетических системах, контролирующими признаки.

Диаллельные скрещивания



Диаллельными называют скрещивания между исходными формами во всех попарных сочетаниях, включая прямые и обратные скрещивания. Диаллельные системы осуществляют наиболее полную комбинаторику генов на основе ограниченной совокупности исходных форм и, следовательно, должны обеспечивать отбор нужных генотипов в гибридах F1. Кроме того, диаллельные скрещивания - основной способ оценки ОКС и СКС исходных форм, для этой цели разработаны специальные статистические модели.

Осуществление диаллельных скрещиваний по полной схеме требует очень большого объема скрещиваний. Число комбинаций скрещиваний по полной схеме, включая прямые и обратные комбинации, определяют по формуле

$$n = K^2 - K = K(K - 1), \text{ где } K \text{ — число исходных форм.}$$

Если ограничиться только проведением прямых скрещиваний,

$$n = 1/2K(K - 1).$$

При проведении диаллельных схем скрещиваний следует помнить, что проведение столь большой работы по опылению и выращиванию огромного гибридного материала не всегда оправдывается селекционными успехами и генетически полезной информацией. Это затрудняет использование диаллельного скрещивания у плодовых растений.

Самоопыление

$A \times A$



F_1

Самоопылением называют такие скрещивания, когда растение принудительно опыляют собственной пыльцой. У плодовых культур самоопыление как метод получения селекционно ценных гибридов не применяют по двум причинам:

нет необходимости создавать гомозиготные линии плодовых культур, чтобы в дальнейшем их скрещивать друг с другом и получать максимальный эффект гетерозиса, так как гетерозиготность исходных сортов достаточно велика, а также нет проблем с закреплением эффекта гетерозиса вегетативным размножением;

при самоопылении перекрестноопыляющихся форм значительно снижается завязываемость плодов при скрещивании, а также жизнеспособность и плодовитость инбредного потомства (так называемая инбредная депрессия).

Получение потомства от самоопыления часто необходимо при генетическом анализе наследования признаков. В случае необходимости проведения работ по частной генетике той или иной культуры очень важно и полезно получать потомство от самоопыления. У самофертильных форм (персик, абрикос, земляника) получение инбредных потомств, как правило, не вызывает затруднений. Однако использование сеянцев от самоопыления у этих и других плодовых и ягодных культур не привело пока к существенным положительным результатам.

Самоопыление широко используют в селекции семенных подвоев (абрикос, персик, антипка, вишня), когда необходимо получить высокую гомозиготность семенного потомства.

Самоопыление применяют у земляники, персика, вишни для получения самоопыленных линий с гомозиготами по некоторым селекционно ценным признакам. В этом случае достигается две цели: возможность прогнозирования результатов проявления признаков у гибридов и использование самоопыленных линий, способствующее получению гетерозисных гибридов.

Явление гетерозиса (гибридной мощности), когда гибриды в F_1 превышают по выраженности отдельные признаки (силу роста, урожайность, скороспелость, содержание отдельных химических веществ в плодах и т. д.), у плодовых и ягодных растений встречается

часто. Однако в силу большой гетерозиготности видов и сортов выравненности в F1 наряду с проявлением гетерозиса добиться трудно. Выделяются лишь отдельные гетерозисные растения, получившие название положительных трансгрессий, превышающие по отдельным признакам обоих родителей.

Как показали исследования, у земляники удастся использовать гетерозисный эффект. В опытах А. Д. Зубова лучшие гибриды между инцухт-линиями в комбинациях 12 Дружба x 12 Редкуот и 12 Зенга Зенгана x 12 Редкуот значительно превосходили по продуктивности межсортовые комбинации тех же сортов. Однако продолжительность процесса получения самоопыленных линий затрудняет широкое применение инцухта для получения гетерозистых гибридов у земляники и других плодовых и ягодных растений.

Свободное опыление. Это неконтролируемые (свободные) скрещивания, не требующие искусственного опыления и сводящиеся к сбору плодов с материнского растения, выделению из них семян и последующему посеву в питомнике. Свободное опыление - наиболее архаичный метод получения гибридного потомства, однако оно широко распространено в селекции плодовых, так как позволяет достаточно быстро и просто получать большие гибридные семьи от слабоплодовитых материнских компонентов скрещивания.

Генетическая природа гибридного потомства от свободного опыления своеобразна и включает следующие типы гибридов: сибсы (общие мать и отец), полусибсы (общая мать), потомство от самоопыления.

В плодоводстве существует много сортов различных культур, возникших от свободного опыления, например все сорта народной селекции (староместные сорта) и многие промышленные сорта яблони - Ренет Симиренко, Память Мичурина, Синап Северный и др. Однако получить новые сорта, отвечающие требованиям современного плодоводства, только на базе свободного опыления вряд ли возможно.

§4. СКРЕЩИВАНИЕ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГИБРИДОВ F₂, И ПОСЛЕДУЮЩИХ ПОКОЛЕНИЙ

При решении сравнительно простых селекционных задач возможно получение новых сортов плодовых и ягодных растений, соответствующих основным требованиям, запрограммированным в модели нового сорта в F1. Гораздо чаще при вовлечении в селекционный процесс доноров селекционно ценных признаков, сочетающихся в одном геноме с отрицательными признаками, необходимо получение второго и последующих гибридных поколений.

Получение второго поколения необходимо также для проявления ценных рецессивных признаков и увеличения размаха изменчивости. Это создает благоприятные условия для отбора ценных форм, включая и положительные трансгрессии. Необходимость получения гибридов F₂ и более старших поколений чрезвычайно высока для создания селекционно ценных форм с комплексом требуемых признаков.

Для получения гибридов F₂ используют различные системы скрещиваний.

Беккроссы, или возвратные, скрещивания. Это скрещивание гибрида F₁ с одной или обеими родительскими формами.

$$A \times B \rightarrow F_1$$

$$F_1 \times A \rightarrow F_2$$

$$F_1 \times B \rightarrow F_2$$

Проведение беккроссов часто необходимо для усиления или ослабления некоторых признаков. У плодовых культур при межсортовой гибридизации беккроссы используют редко, так как при этом возрастает инбредная депрессия в потомстве.

Примером удачного использования беккросса служит получение А. Н. Веняминовым сорта сливы Удача от скрещивания сорта Ренклюд зеленый с Ренклюдом терновым (Тернослива х Ренклюд зеленый), а также французский сорт сливы Примакот (сеянец Венгерки ажанской х Венгерка ажанская 707).

Повторные скрещивания. Это скрещивание гибрида F₁ с другими сортами, имеющими иное генетическое происхождение.

$$A \times B \rightarrow F_1$$

$$F_1 \times C \rightarrow F_2$$

$$F_1 \times D \rightarrow F_2$$

Повторные скрещивания широко распространены в селекции плодовых и ягодных культур и являются одним из основных способов получения гибридов F₂. Этим способом пользовались практически все селекционеры-плодоводы, начиная с И. В. Мичурина и Л. Бербанка.

Необходимость повторной гибридизации связана с тем, что в гибридах F₁ не всегда удается получить форму с нужным сочетанием и выражением хозяйственно ценных признаков. Наиболее эффективный способ преодоления недостатков, присущих гибридам F₁, - их повторная гибридизация с сортами-донорами.

Сорт яблони Пепин шафранный был получен И. В. Мичуриным от повторного скрещивания гибрида F₁ (Китайка х Пепин литовский) с сортом Ренет орлеанский.

В работе по созданию высококачественных сортов сливы успешно сказалась повторная гибридизация - сорт Юбилейная сочинская (Венгерка итальянская х Изюм эрик) был скрещен с сортом Ренклюд Альтана. Так, на Крымской опытно-селекционной станции были получены сорта Кубанская легенда и Венгерка кавказская.

Сибскроссы (сибскрещивания). Это скрещивание между собой гибридов, имеющих общих родителей.

$$A \times B \rightarrow F_1$$

$$F_1 \times F_1 \rightarrow F_2$$

Сибскроссы проводят для перекомбинации (перемешивания) генов, чтобы отобрать в гибридах F₂ формы с нужным сочетанием признаков. Эти скрещивания целесообразны, когда среди гибридов F₁ можно отобрать формы с необходимым выражением отдельных хозяйственно ценных признаков у различных гибридов и необходимо получить их оптимальное сочетание в одном генотипе. Кроме того, сибскроссы помогают уточнить некоторые параметры генетических систем признаков. Пример использования сибсов в практической селекции - сорт персика Армголд, полученный от сибскрещивания сеянцев гибридной семьи Фламинго х Спрингтайм.

Анализирующие скрещивания. Это скрещивание гибрида любого поколения с рецессивной гомозиготой. Для анализирующего скрещивания необходимо располагать жизнеспособной и фертильной рецессивной гомозиготой по генам, контролирующим данный признак. Такую рецессивную гомозиготу называют анализатором. Анализирующее скрещивание используют исключительно для оценки того генотипа, с которым это скрещивание проводят.

У плодовых растений анализаторы имеются лишь по очень малому числу признаков, в основном моногенных. Примером таких анализаторов по гену (отсутствие опушения) у персика являются нектарины; анализатора по генам окраски кожицы служат формы, не имеющие покровной окраски (яблоня, груша, персик) или имеющие желтую окраску кожицы (черешня, слива, алыча).

Самоопыление. В практической селекции плодовых и ягодных культур самоопыление гибридов F₁ используется сравнительно редко, так как не увеличивает перспективы отбора ценных генотипов. Однако самоопыление очень ценно как метод ведения строгого генетического

анализа наследования признаков. Однако в ряде случаев от самоопыления гетерозиготных сортов в гибридах F₂ получены положительные результаты. П. Мишич от самоопыления персика Глохейвен сеянец Дж. Хейл x Келхейвен) получил сорта Мая и Весна. Сорт Диксиред является сеянцем от самоопыления сорта Халехейвен, а Цвинтшр из семян вишни Шаттенморель от самоопыления выделил сорта Церелла, Набелла, Суцесса, Бонние.

Свободное опыление. В селекции плодовых растений для увеличения размаха изменчивости и повышения продуктивности гибридов, обладающих ценными признаками, широко используют свободное опыление гибридов F₁. Это опыление позволяет получать гибридные семьи большой численности.

Свободное опыление гибридов F₁ более перспективно, чем свободное опыление исходных форм. В гибридах F₂ наблюдается гораздо больший размах изменчивости и обеспечивается более эффективный отбор.

В селекционной практике особенно часто получают гибриды F₂ от свободного опыления гибридов F₁. Это практикуется при продвижении плодовых растений в северные районы. При свободном опылении гибридов F₁, полученных от скрещивания северных зимостойких, но низкокачественных сортов с южными сортами - высококачественными, но незимостойкими, часть гибридов F₂ удачно сочетает зимостойкость и хорошее качество плодов. Например, сорта яблони селекции С. И. Исаева - Северный синап, являющийся сеянцем Кандиль-китайки (Китайка x Кандиль синап), Память Мичурина - сеянец сорта Шампанрен китайки (Китайка x Ренет шампанский), сорт сливы селекции А. Н. Веняминава Универсальный - сеянец сорта Удача (Ренклюд зеленый x Ренклюд терновый).

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

1. Значение отдаленной гибридизации. Интрогрессивная гибридизация.

2. Методы преодоления нескрещиваемости при отдаленных скрещиваниях. Преодоление стерильности гибридов.

Стерильность гибридов первого поколения

Преодоление стерильности F₁.

Вырождение в F₂

1. Значение отдаленной гибридизации. Интрогрессивная гибридизация.

Отдаленными называют *межвидовые* и *межродовые* скрещивания.

Исчерпав резервы изменчивости данного вида, или желая получить какой-нибудь признак, в пределах этого вида не встречающийся, селекционеры обращались к межвидовым скрещиваниям.

Еще в древние времена человек пытался скрещивать животных и получал межвидовые гибриды, но полезным оказался лишь один бесплодный гибрид – мул.

В отношении растений значительный прогресс в изучении их межвидовой гибридизации начался только тогда, когда человек научился распознавать пол у растений. Проводя исследования в этой области, Кёльрейтер в 1760 г. получил первый из описанных гибридов между разными видами растений *Nicotiana rustica* × *N. paniculata*.

Больших успехов в **ОГ** добились В.И. Мичурин, Л. Бербанк, Н. Ганзен, В.И. Будаговский, Г.В. Ерёмин, Г.А. Курсаков и др.

Решение современных селекционных задач решается за счет вовлечения новых ценных признаков, источниками которых являются дикорастущие виды. Потенциал традиционных сортов плодовых растений ограничен, у них нет генов отдельных селекционно-ценных признаков и их приходится передавать от других видов и родов путем отдаленных скрещиваний. Проблема создания сортов яблони, груши, вишни, иммунных к парше, мучнистой росе, коккомикозу, решается в последнее время за счет использования

дикорастущих видов, поскольку иммунных к этим болезням сортов мало.

Для создания зимостойких сортов яблони, груши, сливы и абрикоса в селекцию включаются яблони сибирки, уссурийские груши и сливы, абрикос сибирский и маньчжурский.

Отдаленной гибридизацией были созданы такие новые плодовые культуры, как **малония** (яблоня × айва), **черный абрикос** (алыча × абрикос), смородино-крыжовниковый амфидиплоид – **рибелария** (земляники ананасной × мускатная). Этим методом выведены многие ценные клоновые подвои: Парадизка Будаговского (яблоня домашняя × яблоня Недзвецкого × Парадизка), Кубань 86 (алыча × персик), ВП-1 (вишня обыкновенная × вишня Маака), ВВА-1 (микровишня войлочная × алыча) и др.

■ Целью Отдаленной гибридизации является:

1. Улучшение вида, путем передачи ему одного или нескольких признаков от другого вида, дикорастущего или культурного.
2. Получение нового выражения признака, которое не свойственно ни тому, ни другому родителю.
3. Кроме того, межвидовые гибриды, особенно если они стерильны, можно обрабатывать колхицином, чтобы вызвать удвоение числа хромосом и получить, таким образом, новый аллоплоидный вид.
4. Ресинтез видов для моделирования и повторения видообразовательных процессов.
5. Наконец, можно упомянуть еще о любознательности и просто любопытстве. Практическое значение таких исследований состоит, в частности, в том, что в результате их могут быть выявлены виды, полезные для селекционера.

■ Одно из важнейших направлений в селекционном использовании отдаленной гибридизации – передача виду-

реципиенту от вида-донора одного или немногих селекционных признаков без изменения комплекса других его признаков. Такая передача генетического материала от генома одного вида в геном другого, преодолевая барьеры несовместимости между ними, получила название

интрогрессивной гибридизации (интрогрессия – перенос).

Спонтанная (самопроизвольная, естественная) отдаленная гибридизация наблюдается у плодовых и ягодных растений в естественных местах обитания и в садах совместного произрастания представителей родственных видов или родов.

Межвидовую и межродовую гибридизацию между дикорастущими видами плодовых и ягодных растений в природе отмечали многие исследователи. Описаны гибриды между рябиной и боярышником, алычой и терном, миндалем обыкновенным и бухарским, микровишней простертой с алычой, малиной красной американской и малиной черной и т. д.

Особенно активно межвидовая и межродовая гибридизация плодовых и ягодных растений проходит там, где в результате миграции видов из различных генцентров имеет место положение их ареалов. Образуются **гибридные зоны**, в которых активно идет процесс **аллопатрической гибридизации** (гибридизации видов, различающихся по географическому происхождению).

Одним из регионов, где отдаленная гибридизация у плодовых растений идет особенно интенсивно, является Средняя Азия (Памир, Тянь-Шань, Копетдаг). Здесь совместно произрастают виды плодовых культур, происходящие не только из Среднеазиатского, но и из Переднеазиатского генцентров. Образование в замкнутых ущельях изолированных гибридных популяций способствует их стабилизации.

Еще более благоприятные условия для гибридизации видов плодовых и ягодных растений создаются в *ботанических садах*. Здесь скрещиваются не только сорта плодовых культур, но и происходит их гибридизация с дикорастущими видами, что приводит к возникновению новых сортов и гибридов.


▣ Интрогрессивная гибридизация играет существенную роль в формировании большого разнообразия у дикорастущих видов плодовых и ягодных растений. Пример этого – огромный полиморфизм дикорастущей алычи.

Интрогрессивная гибридизация играет важную роль в создании сортового многообразия плодовых растений, вплоть до возникновения новых культур, в частности крупноплодной алычи. Ее сорта, выделяемые в подвид *P. cerasifera subsp. macrocarpa*, существенно отличаются от других подвидов алычи признаками, не встречающимися у дикорастущих форм (*округлый лист, толстые побеги, два цветка в почке, плотная мякоть, отделяющаяся косточка, наличие кля и бороздок на косточке и т. д.*). Это связано с участием в происхождении сортов культурной алычи китайской сливы, абрикоса, персика и микровишни мелкоплодной.

Культурная алыча, сформировалась в Закавказье и Иране. Установлено, что некоторые гены алычи в результате интрогрессивной гибридизации переданы в геномы персика и абрикоса. Один из вариантов появления типа неопушенных персиков (нектаринов) – интрогрессивная гибридизация персика с алычой. Это было подтверждено на основании иммунохимического анализа.

Интрогрессивной гибридизацией геному персика от алычи передан блок генов (возможно, хромосома), что обусловило наличие у нектаринов тех признаков, которые жестко сцеплены с отсутствием опушения у плодов: мелкоплодие, более крупные и вздутые косточки, пестрая окраска плодов,

свойственные алыче. Сочетание признаков персика с признаками алычи способствовало появлению таких оригинальных признаков нектаринов, как специфический аромат, меньшая потребность в тепле для формирования высоких вкусовых качеств и др.

Многие селекционные программы построены на использовании интрогрессивной гибридизации.  Примером смежного применения этого метода в практической селекционной работе является передача гена V_f от яблони обильноцветущей (*M. floribunda*) яблоне домашней (*M. domestica*). В результате беккроссов с сортами яблони и направленного отбора на устойчивость к парше в четырех-пяти поколениях был достигнут желаемый результат. Ген V_f , включенный в генотипы сортов *M. domestica*: Прима, Присцилла, Макфри и других, обеспечивает их иммунитет к парше.

Интрогрессивную гибридизацию используют в программе создания иммунных сортов у вишни, черешни, малины, персика и других культур.

При отдаленной гибридизации имеются равные возможности интрогрессии признаков в геномы обоих видов – от партнеров по скрещиванию, но реализуются они неодинаково, в зависимости от участвовавших в скрещивании видов. Более древние виды (например луизеания вязолистная, миндаль обыкновенный) практически не подверглись интрогрессии в их геномы других видов, хотя часто передают свои признаки другим близким и более молодым видам – алыче, микровишне мелкоплодной, миндалю Фенцля.

При всем многообразии вариантов проявления интрогрессивной гибридизации не все признаки передаются от одного вида другому. Это прежде всего относится к интегральным признакам таким как зимостойкость, засухоустойчивость. Это связано с тем, что генетический контроль их связан с функционированием большого числа генов (блок генов), расположенных в нескольких хромосомах и сцепленных со многими признаками в геномах родительских видов.

Важным результатом отдаленной гибридизации является возникновение **гибридогенных видов**. При наложении ареалов дикорастущих видов отдаленная гибридизация между ними приводит не только к интрогрессии отдельных генов или блоков генов от одних видов к другим, не меняя их видовой или родовой тип, но и к возникновению гибридогенных видов со своими оригинальными комплексами признаков. 📖

Возникновение некоторых гибридогенных видов связано с деятельностью человека. Поскольку эти виды возникли в культуре, их называют **культигенными**. В дикорастущем виде они встречаются только на месте заброшенных садов, в одичавшем состоянии.

Некоторые из них возникли в результате интрогрессивной гибридизации с несколькими родственными видами.

Биологический и морфологический тип при этом остается близким к первоначальному виду, на основе которого возник вид культивированный. **Первоначальный, или предковый**, вид в этом случае получил название **базисного**. Признаки новых культивированных сортов изменились по сравнению с базисным видом (реципиентом) настолько, что имеются все основания считать его самостоятельным культивированным видом. Многие культивированные виды отличаются большим полиморфизмом, у разных сортоформ преобладают признаки различных видов-доноров, поэтому они получили название **сборных**. К числу таких сборных культивированных видов относятся наши важнейшие плодовые растения (☞ табл. 3).

При гибридизации между видами плодовых растений в условиях культуры возникают стабильные культивированные виды, получившие широкое распространение: земляника ананасная (*виргинская* × *чилийская*), малина пурпуровоплодная (*красная* × *черная*), вишня обыкновенная (*птичья* × *степная*), слива домашняя (*алыча* × *терн*) и др. Все эти виды достаточно константны, очень пластичны. Некоторые из них значительно превосходят свои родительские виды по хозяйственным и биологическим показателям, что сделало их ведущими видами культуры. Эти виды перспективны в качестве улучшителей при интрогрессивной гибридизации.

2. Методы преодоления нескрещиваемости при отдаленных скрещиваниях. Преодоление стерильности гибридов.

Прежде чем говорить об остроумных приемах, применяемых селекционерами и генетиками для преодоления трудностей связанных с получением F₁, пере-

числим возможные причины затруднений. Они могут состоять в следующем:

1. пыльца не попадает на рыльца другого вида;
2. пыльца не прорастает, рост пыльцевой трубки подавлен, либо не происходит оплодотворения;
3. оплодотворение происходит, но зародыш гибнет на разных этапах развития.
4. из зиготы не развивается семя или из семени зрелое растение.

Селекционеры знали об этих препятствиях для межвидовой гибридизации; что же они делали, чтобы преодолеть их? Они применяли ряд методов, увеличивающих шансы на успех.

Скрещивание различных разновидностей двух видов, и скрещивания с видами легко образующими межвидовые гибриды. Некоторые разновидности лучше «подходят» друг к другу при межвидовых скрещиваниях, при гибридизации одни сочетания родительских форм дают зиготы, погибающие на стадии проростка, а в других – получаются гибридные растения, развивающиеся нормально.

Алыча>Слива китайская>Тёрн>Сл. американская>Сл. домашняя.

Реципрокные скрещивания. Часто гибридизация успешно осуществляется в одном направлении и не удастся в другом. Обычно скрещивание удастся лучше, если материнская форма имеет большее число хромосом. Это обусловлено балансом хромосом в эндосперме.

Согласно Льюису, при наличии у одного из скрещиваемых видов системы самонесовместимости этот вид будет подавлять развитие пыльцы вида, не обладающего такой системой. При реципрокном скрещивании торможение отсутствует.

Опыление на разных стадиях развития столбика и рыльца. Раннее опыление часто оказывается более успешным, чем проведенное тогда, когда рыльце уже приобрело нормальную восприимчивость. Т.е. *для роста пыльцевой трубки остается больше времени, прежде чем семяпочки дегенерируют.* Такое же положение наблюдается в межвидовых скрещиваниях, у которых рост пыльцевых трубок замедлен.

Укорачивание столбика. При этом уменьшается расстояние, которое пыльцевая трубка другого вида, часто трудно развивающаяся, должна преодолеть, чтобы произошло оплодотворение.

Удаление рыльца перед опылением и замена его кусочком агара с сахаром и желатином. Т.е. исключение влияния секрета рыльца пестика на чужеродную пыльцу.

Обработка пестиков материнской формы стимуляторами роста.

Скрещивание диплоидных сортов груши с тетраплоидными облегчалось при обработке завязей β -НУК.

Возможна также обработка 1%-ным нафталин-ацет-амидом, ГК, борной кислотой или нанесение на рыльца секрета рылец отцовского вида.

Метод ментора (прививка женского родителя на растение того же вида, который служит мужским родителем). Женский родитель в фазе плодоношения. => физиологические изменения облегчающие оплодотворение.

Удвоение числа хромосом у одного или обоих родителей. => отсутствие нарушения в мейозе. т.е. *конгруэнтные и инконгруэнтные* скрещивания

Опыление смесью пыльцы. 2 варианта. Опыление смесью пыльцы различных особей, сортов, видов и родов. Опыление пыльцой другого вида или рода с примесью

пыльцы материнского растения или вида, возможно даже мертвой.

Эксплантация развивающегося зародыша на питательную среду.

Метод посредника. И. В. Мичурин предложил метод посредника для преодоления нескрещиваемости видов и родов плодовых и ягодных растений. Для получения гибридов миндаля бобовника (*Amygdalus nana*) с персиком обыкновенным (*P. vulgaris*) он скрестил первый с персиком Давида (*P. davidiana*). Гибрид, названный посредником, легче скрещивался с персиком. П. Н. Яковлев скрестил его с миндалеперсиком (гибрид миндаль x персик) и получил гибрид - двойной посредник. Далее эта программа продолжена не была. При использовании этого метода в селекционных программах надо также учитывать явление ядернопротоплазменной несовместимости. => Межродовые гибриды F_1 при гибридизации с видами третьего рода следует использовать в качестве опылителя.

Повышение температуры воздуха после опыления, для ускорения роста пыльцевых трубок.

Повторное нанесение пыльцы в течение всего периода цветения.

Стерильность гибридов первого поколения

Даже тогда, когда межвидовой гибрид развивается до фазы цветения, он часто оказывается частично или полностью стерильным. Если же он обладает нормальной фертильностью, это может указывать на то, что родительские виды различаются несколькими или многими генами, но не числом и структурой хромосом.

Стерильность наиболее выражена в F_1 , хотя в некоторых случаях фертильность F_2 еще ниже.

Возможны 2 типа стерильности:

Хромосомная стерильность обусловлена различиями в числе и структуре хромосом у родителей. В этих случаях в мейозе у гибрида проявляются различные аномалии: полная или частичная неспособность хромосом к конъюгации, образование ассоциаций из более чем двух хромосом, инверсионные петли на стадии пахитены, мосты и фрагменты в анафазе, непостоянство числа хромосом в микро- и мегаспорах.

Генная стерильность. К этой категории относятся те случаи стерильности гибридов, которые не связаны со строением хромосом. Генная стерильность может проявляться в том, что растение не образует цветков, что в пыльнике или семяпочке, или в обоих этих органах не происходит мейоза или же мейоз не завершается нормальным образом вследствие асинапсиса или десинапсиса.

Преодоление стерильности F_1 .

Если гибриды F_1 стерильны, можно применить один из следующих методов.

Первый из них состоит в возвратном скрещивании гибрида с одним или обоими родителями или родственными гибридами (сисбсы, беккроссы). Женские гаметы гибрида часто обладают большей жизнеспособностью, чем мужские.

Второй метод преодоления стерильности состоит в удвоении числа хромосом у гибрида F_1 . Получаемый при этом аллоплоид (амфидиплоид) часто проявляет полную фертильность.

Возможно также использование мутагенных факторов (физических и химических).

Вырождение в F_2

При некоторых межвидовых скрещиваниях растения F_1 развиваются нормально и обладают нормальной или лишь слегка пониженной фертильностью, но потомство их в среднем значительно уступает им по мощности и фертильности, а некоторые растения F_2 могут быть резко

аномальными или полностью стерильными. Это объясняется тем, что расщепление ведет к распаду систем комплементарных генов, имевшихся у родительских видов. Каждый вид должен быть гомозиготным по определенным генам, дополняющим друг друга, причем у разных видов это могут быть разные гены или аллели. У растений F_1 комплементарные гены присутствуют в каждом из родительских геномов, так что не возникает больших нарушений развития и фертильности. Однако в F_2 некоторые локусы становятся гомозиготными без дополнительных к ним аллелей в другом локусе. В таких случаях следует выращивать большие популяции в надежде на то, что возникнет сбалансированный комплекс генов и хромосом, обеспечивающий желательные признаки.

МУТАГЕНЕЗ

1. *Мутагенные факторы и их воздействие на организмы*
2. *Особенности проявления мутаций у плодовых растений*
3. *Мутационная и клоновая селекция*

Возникновение и особенности мутаций у плодовых и ягодных растений

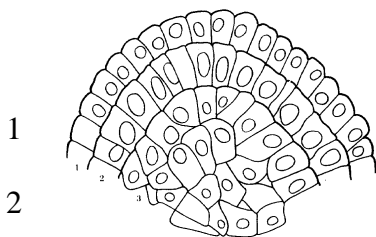
Мутации – резкие наследственные изменения, возникающие и закрепляющиеся в клетках в процессе размножения растений.

Они имеют свою специфику возникновения и закрепления при вегетативном размножении. Известны *вегетативные, или соматические мутации* – изменения признаков различных частей растений в процессе их вегетативного размножения. В отличие от модификаций они при длительном вегетативном размножении сохраняются (закрепляются).

Возникновение и размножение мутации – один из важнейших факторов увеличения разнообразия сортов многих плодовых и ягодных растений. Если в процессе размножения изменившаяся клетка она образует точки роста, из которых впоследствии развивается побег, несущий изменения признака, то такую мутацию называют почковой. Почковые мутации отличаются от исходного сорта лишь по одному или нескольким признакам. Их называют мутантами исходного сорта.

■ В соответствии с современными представлениями, конус нарастания побега представляет собой несколько независимых друг от друга слоев клеток. Первый и второй слой в процессе антиклонального деления образуют соответственно эпидермальный и постэпидермальный слой

клеток. Третий слой клеток и глубже расположенные слои образуют основную часть меристемы конуса нарастания .



1 – образующий эпидермис;
2 – образующие спорогенную ткань;
3 – образующий внутренние ткани побега.

Рис. Срез через точку роста периклиальной химеры:

– клетки, образующие эпидермис;

– образующие спорогенную ткань;

По наследственным особенностям клетки всех слоев могут быть различными. Это определяет и проявление признаков как у исходного растения, так и у его потомства. **Первый слой** обуславливает признаки эпидермиса – форму, окраску, другие признаки поверхности плода, побега, листа. Из клеток **второго слоя** образуются генеративные органы, и именно этот слой определяет передачу признаков по наследству. Признаки **третьего слоя** в обычных условиях не проявляются. Генетическая разнородность различных слоев клеток побега служит основой появления мутантов.

Очень часто изменившаяся клетка входит в состав ростовых меристем верхушек побегов, но другая часть клеток в них остается неизменной. Мутантные клетки в этом случае в меристемах сочетаются с немутантными, совместно участвуя в образовании тканей одного побега. Такой побег имеет неоднородное, или **химерное**, строение.

В процессе роста побега в меристемах соотношение между мутантной и немутантной частью может меняться, вытесняя

ту или другую. Это может вызывать и изменения свойств тканей побегов. Чаще всего немутантные клетки вытесняют мутантные, типичные признаки сортов восстанавливаются. В противном случае стабилизируется мутант.

Однако очень часто химерное строение побегов и других органов дерева может сохраняться постоянно. У плодовых и ягодных растений встречаются химеры различного типа.

▣ Если мутантная ткань в процессе деления измененных клеток меристем образовала сектор в тканях побега, корня, плода, то такие мутации называются **секториальными**, или **мериклиналильными**.

В другом случае, когда в побеге чередуются слои тканей мутантных и немутантных, такая мутация называется **периклиальной**.

Если в тканях мутантные и немутантные клетки перемешаны, то такие химеры получили название **миксохимер**. У плодовых и ягодных растений встречаются все три типа химер.

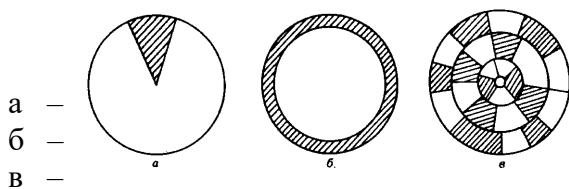


Рис. Различные типы химер:
секториальная;
периклиальная;
миксохимера.

Многие сорта плодовых культур гетерогенны. Они имеют ткани, различающиеся по своим наследственным свойствам, чаще всего являясь химерами периклиального типа. В процессе их размножения и при применении приемов, которые вызывают образование побегов из адвентивных почек, можно получить вегетативные потомства, отличающиеся от исходной химеры.

Появление в вегетативном потомстве однородных по наследственности гомогенных экземпляров из химерной ткани называется процессом расхимеривания. В этом случае могут быть выделены растения как мутантного типа, так и исходного сорта. Миксохимеры расхимериванию не поддаются.

У плодовых и ягодных растений при изменении единичных признаков у мутантов остальные в большинстве случаев остаются неизменными. В частности, мутанты самообесплодных сортов не опыляются пыльцой исходного сорта, и наоборот. Например, не опыляют друг друга сорта Делишес и Старкинг, Анис алый и Анис полосатый, Антоновка обыкновенная и Антоновка сладкая. Поэтому их нельзя высаживать совместно без третьего сорта – опылителя. *Перекрестная несовместимость между исходным сортом и мутантом – один из критериев истинности мутантного происхождения последнего.*

Частота появления и характер мутаций у различных плодовых и ягодных растений неодинаковы. Наибольшее число мутантов, в том числе и ценных для возделывания, выделено у яблони. Положительный результат получен от мутаций по окраске плода и по силе роста деревьев. Большой интерес представляют слаборослые мутации сортов яблони с укороченными междоузлиями и шпорцевым типом плодоношения (тип спур).

У груши ведущий тип почковых мутаций – мутации по окраске плодов.

У вишни – по срокам созревания плодов.

У сливы и абрикоса, а также у ягодных культур соматические мутации встречаются редко.

Кроме хорошо заметных соматических мутаций, легко выделяемых специалистами, существует множество мутаций признаков малозаметных (микромутаций), они, как правило, не фиксируются и могут активно размножаться.

Это особенно опасно для нежелательных мутаций, в частности по таким признакам, как низкая продуктивность, ухудшение вкуса, большое нарастание побегов (черенков), а у земляники – повышенное образование усов и розеток. *Считают, что ухудшение признаков таких сортов, как Пепин шафранный и Бере зимняя Мичурина, связано в значительной мере и с тем, что при интенсивном размножении без отбора распространились их малопродуктивные клоны.*

Появление соматических мутаций у плодовых и ягодных растений связано с изменением одного гена, реже небольшого блока генов. В последнем случае при изменении одного гена наблюдаются изменения и других признаков. В частности, у некоторых слаборослых мутантов ухудшается вкус или уменьшаются размеры плодов. У некоторых мутантов ухудшается продуктивность. Это необходимо учитывать при размножении ценных мутантов. До настоящего времени не удалось выделить мутанты с ценными изменениями сложных признаков (засухоустойчивость, зимостойкость), контролируемых большим числом генов. Сведения о выделении таких мутантов приводятся неоднократно, но при тщательной проверке они обычно не подтверждаются.

Перспективен поиск тех соматических мутаций, которые аналогичны уже найденным у близких видов, в соответствии с законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова, что позволяет прогнозировать выделение мутаций. В частности, закон объясняет появление слаборослых мутантов у различных плодовых растений, к красноплодным мутантов яблони и груши, мутантов по срокам созревания у вишни, абрикоса, сливы, персика и т.д.

Клоновая селекция

Цель клоновой селекции – путем выделения спонтанных мутантов и индуцирования искусственных мутантов создать новые ценные сорта. Разделом клоновой селекции является и *поддерживающий* отбор при размножении сортов, когда отбирают и удаляют из популяции сорта все мутации.

Селекционером привлекает улучшающий отбор – выделение полезных соматических мутаций, по отдельным признакам превосходящих исходный сорт. Такие мутации могут быть выделены как ветви в кроне дерева и как отдельные экземпляры, выросшие из черенков, взятых с мутантных экземпляров.

Однако необходимо научиться отличать соматические мутации от модификаций. Выявленные в кроне дерева отклонения от типичного образца по окраске, величине, форме, вкусу плодов, сроку их созревания, по укороченным междоузлиям и другим признакам изучают в вегетативном потомстве таких деревьев.

■ Для клоновой селекции большой интерес представляет сорта яблони Антоновка обыкновенная, Анис, американских сорта яблони Делишес, Голден Делишес, Мекинтош, Джонатан, Мелба и др.

Кроме соматических мутаций в селекционной практике наблюдаются и генеративные мутации, то есть появление необычных форм при семенном размножении плодовых и ягодных растений. Эти мутанты резко отличаются по одному признаку или по комплексу признаков от родительских форм и являются новообразованиями, связанными с мутациями отдельных генов или блоков генов.

В США Д. Скоттом были выделены среди сеянцев ежевики бесшипые мутанты, давшие начало первым бесшипым сортам Смутсем и Торнфри.

К. Д. Сергеевой и др. отобраны бесшипые формы крыжовника среди гибридных сеянцев сортов, имеющих шипы (бесшипые сорта Колобок, Сириус, Черномор и др).

Е. Н. Седов выделил слаборослые мутанты среди гибридов сильнорослых сортов яблони. ***Мутационная селекция и искусственное получение мутаций***

Улучшение сортов плодовых и ягодных культур на основе получения (индуцирования) мутаций – новый метод селекции – **мутационная селекция**.

В отличие от гибридизации, когда нереально повторить весь комплекс признаков ценного сорта, добавив к нему лишь один новый, с помощью мутагенеза эту задачу можно решить. Для получения мутанта требуется значительно меньше времени, чем для выведения сорта семенным размножением.

Для получения мутаций на растения воздействуют различными факторами, вызывающими изменения структуры ДНК в ядре клеток и получение в результате этого наследственных изменений.

В практической работе для получения индуцированных мутаций у плодовых и ягодных растений **используют физические лучи, тепловые нейтроны, лучи Рентгена и химические мутагены** (Алкирующие агенты: иприт и его аналоги, эпоксиды, этилен-имин, ди-метил-сульфат, нитрозо-этил-мочевину, нитрозо-метил-мочевину, а также 1,4-бис-ди-азоацетил-бутан, алкалоиды, перекиси, формальдегид, производные нуклеиновых и азотистой кислоты и др.).

Плодовые растения, черенки или семена облучают гамма-лучами с помощью кобальтовой пушки. Дозу облучения подбирают в зависимости от фазы развития.

Иногда вместо облучения в растение с помощью инъекции вводят вещество – источник облучения, в частности фосфор P^{32} . Чаще всего черенки облучают перед взятием почек на окулировку или прививку, а семена – перед стратификацией или в период ее прохождения.

Воздействие химическими мутагенами наиболее эффективно в период роста апикальных меристем побегов, а у семян – при их прорастании.

В результате воздействия мутагенными факторами возникают как модификационные, так и мутационные изменения у растений, подвергшихся обработке. Большинство мутаций вредны для организма, так как приводят к появлению уродств, снижают жизнеспособность и даже приводят к гибели мутантных растений. Другая часть мутантов не представляет селекционной ценности.