

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»

ЧАСТНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

краткий курс лекций

для аспирантов

Направление подготовки
35.06.01 – «Сельское хозяйство»

Профиль подготовки

«Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений»

Саратов 2014

УДК 613.52 (042)

ББК 41.3

Рецензенты

Доктор с.-х. наук, профессор кафедры защиты растений и плодовоовощеводства ФГБОУ ВПО Саратовский ГАУ Еськов И.Д.

Доктор с.-х. наук, профессор кафедры земледелия и с.-х мелиорации ФГБОУ ВПО Саратовский ГАУ Денисов Е.П.

Частная селекция: краткий курс лекций для аспирантов направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство, профиль подготовки «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений» /Е.В. Морозов, А.Г. Субботин //ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ» - Саратов, 2014. – 98 с.

ISBN

Краткий курс лекций по дисциплине «Частная селекция» составлен в соответствии с программой дисциплины и предназначен для аспирантов направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство, профиль подготовки «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам методов селекции полевых культур.

УДК 613.52 (042)

ББК 41.3

ISBN

©Морозов Е.В., 2014
© «Саратовский ГАУ», 2014

Введение

Селекция - это наука о создании новых и улучшении существующих сортов и гибридов сельскохозяйственных растений. В основе селекции лежат такие методы, как гибридизация и отбор.

Особое значение представляет изучения сортового, видового и родового разнообразия культур; изучения наследственной изменчивости; влияния среды на развитие интересующих селекционера признаков; знаний закономерностей наследования признаков при гибридизации; особенностей селекционного процесса для само - или перекрестноопылителей; стратегии искусственного отбора.

Каждый сорт растений приспособлен к каким-то определенным условиям, и поэтому в разных местностях существуют разные специализированные станции для проверки и сравнения новых сортов растений. Чтобы селекция растений была успешной, селекционер должен располагать сортовым разнообразием исходного материала.

Лекция №1 Проблемы селекции и генетика пшеницы.

Генетика. Исследователей интересовала главным образом генетика пшеницы мягкой и твердой. Однако эти виды, как указывалось выше, имеют сложный геном, состоящий из трех ($A^{\prime}BD$) и двух ($A^{\prime}B$) простых геномов. Поскольку простые геномы принадлежат родственным диплоидным видам, обладающим полным набором генов, обеспечивающих нормальную жизнеспособность, у гекса - и тетраплоидных видов многие гены ди - и триплицированы (повторены дважды и трижды). Это чрезвычайно затрудняло генетический анализ и картирование генов на хромосомах. Проблема была решена с помощью моно - и нуллисомиков, в результате пшеница мягкая стала одним из наиболее изученных в генетическом отношении видов культурных растений. Успешно идет генетическое изучение твердой и других видов пшеницы, а также родственных им видов других родов.

Гексаплоидная природа пшеницы мягкой позволяет ей сохранять достаточно высокую жизнеспособность в моносомном и даже нуллисомном состоянии (опять-таки вследствие дублирования генов). Устраняя какую - либо хромосому или пару гомологичных хромосом, т. е. получая соответственно моно - или нуллисомик, и наблюдая фенотипические изменения, связанные с такой элиминацией, можно судить о том, какие признаки контролируют гены, локализованные на изъятых хромосомах. Современные методы хромосомной инженерии позволяют заменять пару гомологичных хромосом в определенном сорте, переведенном в моносомное или нуллисомное состояние, на хромосомы из набора другого сорта или даже другого родственного вида (может быть заменена и одна хромосома), добавлять к хромосомному набору пшеницы пару чужеродных хромосом, а также полный набор хромосом другого вида. Используют также цитологические маркеры в виде телоцентриков (одна из хромосом представлена только одним плечом с центромерой), трисомиков и тетрасомиков. Все это чрезвычайно расширяет возможности генетического анализа пшеницы, что позволяет не только определять локализацию генов в хромосоме, изучать эффект дозы гена, экспрессию гена в новой генотипической среде, но и проводить картирование, измеряя генетическое расстояние между локусом и центромерой и между различными локусами. Вместе с тем многие из этих работ (замещение хромосом) имеют прямое селекционное значение, поскольку в ходе их выведены новые ценные в хозяйственном отношении формы пшеницы.

Первая моносомная (а затем и нуллисомная) серия была создана американским генетиком Э. Сирсом у сорта Чайнз Спринг. Он получил 21 линию этого сорта, у каждой из которых в какой - то паре хромосом одна из них отсутствовала (в нуллисомной серии отсутствовала одна из пар хромосом). Впоследствии во многих странах на основе моносомной серии Чайнз Спринг путем насыщающих скрещиваний были созданы моносомные серии других сортов. Так, в бывшем СССР такие серии были получены у сортов Безостая 1, Аврора, Кавказ, Казахстанская 126, Саратовская 29, Саратовская 40, Мильтурум 553 и др.

Установить принадлежность локуса к определенной паре хромосом можно, скрещивая форму с определенным аллелем в этом локусе с каждым из членов моносомной серии, несущей другой аллель. Отклонение от обычного наследования в F_1 (в случае рецессивного аллеля) или нарушение обычного расщепления в F_2 (в случае доминантного аллеля) свидетельствует о принадлежности локуса к той хромосоме, которая в данном члене серии находится в моносомном состоянии. Еще проще

решается вопрос при использовании нуллисомной серии. Определить, в каком плече хромосомы находится локус, можно по характеру наследования в F_1 или расщепления в F_2 при использовании соответствующего телоцентрика. Следующий шаг - определение расстояния от локуса до центромеры по доле кроссоверных особей в скрещивании с телоцентриком. Расстояния между локусами можно рассчитать, если известны расстояния между центромерой и локусами в одном плече.

Хромосомы пшеницы обозначают арабской цифрой (от 1 до 7) и символом элементарного генома, например $1A$ или $3B$. При этом гомологичные хромосомы разных геномов имеют одинаковую нумерацию.

Несмотря на существование гомологичных участков в хромосомах разных геномов, составляющих сложный геном пшеницы мягкой, конъюгация между ними в мейозе обычно не происходит, т. е. она ведет себя как обычный диплоид. Установлено, что гомеологичной конъюгации препятствует ген Ph , находящийся в длинном плече 5-й хромосомы генома B - $5BL$ (L - символ длинного плеча, 5 - короткого). Дальнейшие исследования показали, что помимо гена Ph имеются и другие факторы (более слабого действия), супрессоры и активаторы, влияющие на конъюгацию хромосом. Конъюгацию контролируют пять хромосом. Устраняя хромосому $5B$, добиваются гомеологичной конъюгации, что позволяет при отдаленной гибридизации получать транслокации с участием хромосом других видов, родственных пшенице.

Благодаря использованию моносомного и других видов анеуплоидного анализа, а также телоцентриков и замещенных линий удалось с различной точностью локализовать около 150 генов, обуславливающих разные признаки. Это имеет существенное значение для селекционных программ, связанных с введением тех или иных генов в генотип сорта. При проверке качества гибридизации важно, какой из альтернативных признаков доминирует. У пшеницы имеются комплементарные гены гибридного некроза. Они представлены сильными, средней силы и слабыми аллелями. Растения генотипа $Ne_1 - Ne_2$ либо не дают семян; либо, если аллели слабые, имеют низкую семенную продуктивность, поскольку листья у них отмирают. Другими полулетальными генами комплементарного действия являются гены гибридного хлороза Cl_1 и Cl_2 . Наконец, комплементарно наследуется гибридная карликовость, контролируемая тремя доминантными генами. Значение перечисленных выше генов чисто негативное. При подборе родительских пар для скрещивания селекционеры стараются избежать их объединения, вызывающего резкое ослабление F_1 . Это возможно, так как генотипы сортов в отношении этих генов во многих случаях известны (например, списки сортов с генами Ne публикуются). Если все-таки данная комбинация необходима и в F_1 способна дать семена, то нужно резко увеличивать объем гибридизации, чтобы иметь достаточно семян для посева F_2 . Большое значение имеют гены образа жизни и чувствительности к фотопериодизму. Форме свойственен озимый образ жизни, если все четыре локуса $Vrn 1 \dots Vrn 4$ представлены рецессивными гомозиготами. Яровой образ жизни обуславливается хотя бы одним доминантным аллелем. Действие генов аддитивно в отношении продолжительности вегетационного периода яровых форм: чем больше рецессивных аллелей, тем более позднеспелый сорт. Пшеница обычно растение длинного дня, но доминантные гены $Ppd11$ и $Ppd1 2$ обуславливают ее нечувствительность к действию короткого дня: вегетационный период ее в этом случае не увеличивается. Такие фотопериодически нейтральные сорта очень важны для культуры в районах, близких к экватору. Гены $Ppd11$ и $Ppd1 2$ имеют значение и для селекции в умеренном поясе, так как позволяют размножать

селекционные формы, которые ими обладают, в тропиках, чтобы ускорить селекционный процесс.

Для решения проблемы создания гибридной пшеницы важное значение имеют гены - восстановители мужской фертильности вызванной факторами ЦМС. Известно пять таких генов: *Rf1...Rf5* У пшеницы открыты и гены мужской стерильности *ms*.

Большое значение в селекции имеют гены устойчивости к наиболее вредоносным болезням. Они обуславливают вертикальную расоспецифическую устойчивость. Прежде всего, это гены устойчивости к различным видам ржавчины: стеблевой - *Sr*, листовой (бурой) - *Lr*, желтой - *Yr*. Известно соответственно около 30, 25 и 10 генов устойчивости. Их обозначают цифровыми, буквенными и комбинированными индексами, например *Sr*, *Sr6*, *Tt1*, *BB*. Установлено, на каких хромосомах локализовано большинство генов устойчивости к видам ржавчины. В основном устойчивость доминантна. Однако отмечены случаи рецессивной устойчивости, аддитивного действия генов, комплементарности и даже перемены доминирования в зависимости от конкретных партнеров, участвующих в скрещивании. Один ген может контролировать устойчивость к одной расе или более чем к одной. Устойчивость недолговечна, так как идет процесс расообразования и ген, эффективный в настоящее время, может в ближайшем будущем потерять свое значение. Известно около 300 рас стеблевой, 200 - листовой и 60 - желтой ржавчины. Расообразование у желтой ржавчины протекает менее интенсивно, чем у двух других видов.

Гены устойчивости к мучнистой росе *Pm* (около 10), твердой и карликовой головне *Vt* (около 10), пыльной головне также обуславливают расоспецифическую устойчивость, но темп расообразования и число известных рас (особенно у головни) намного меньше, чем у стеблевой и бурой ржавчины.

Пшеница сильно поражается также корневыми гнилями, септориозом, фузариозом колоса, снежной плесенью (озимая), но гены устойчивости к этим болезням не обнаружены. Устойчивость проявляется в слабой степени и носит полигенный характер (горизонтальная устойчивость). Это связано с тем, что указанные болезни вызываются факультативными паразитами). Известна полигенная устойчивость и к ржавчине, мучнистой росе и головне. Генетика устойчивости к насекомым - вредителям изучена хуже, чем генетика устойчивости к болезням. Известны восемь генов устойчивости к гессенской мухе (*H1 - H8*), ген устойчивости к злаковой тле (по другим источникам - два гена).

Большинство признаков, связанных с урожайностью, качеством зерна, технологичностью возделывания (устойчивость к полеганию, осыпанию), устойчивостью к неблагоприятным почвенно - климатическим условиям, контролируется полигенно. Иногда наблюдаются случаи олигогенного наследования. Так, у сорта Атлас 66 установлены три гена, контролирующие высокое содержание белка. Наблюдается иногда моно - и дигенное наследование массы 1000 зерен и других признаков на фоне одинаковой по другим локусам полигенной системы родительских форм.

В селекции широко используют гены короткостебельности, впервые обнаруженные у сорта Норин 10, - *Rht11* и *Rht12*. Широко используют рецессивный аллель гена *Rht11*, донором которого является мутантная форма сорта Безостая 1 - Краснодарский карлик 1. Известны также другие гены этого признака. В селекции пшеницы используют также и гены гибридной карликовости *D*. Установлены и другие гены этого признака. На длину стебля влияют гены - модификаторы. Она контролируется также полигенной системой. Генетика запасных белков пшеницы (глиадин и глютелина) в настоящее

время изучена довольно подробно. Экспериментально установлено, что глиадинкодирующие локусы гексаплоидных пшениц находятся в коротких плечах первой и шестой групп хромосом, каждый из которых является полигенным (кластерным) и кодирует группу (блок) сцеплено наследуемых компонентов электрофоретического спектра. Установлена также роль наиболее часто встречающихся блоков компонентов в определении некоторых свойств генотипа, в частности хлебопекарных качеств зерна, морозостойкости, засухоустойчивости, устойчивости к отдельным заболеваниям. Например, аллели $1B_4$, $1D_3$, $6A6$ положительно влияют на адаптивность растений, а аллель $1D_3$ - на крупность зерна. Наличие блока $1A1$ обуславливает низкое качество клейковины, но очень высокую морозостойкость, тогда как блок $1A_2$ определяет более высокое качество клейковины. Сорты с блоком $1B2$ характеризуются высокой морозостойкостью. Блок глиадинов $1B_3$ свидетельствует о наличии ржано - пшеничной транслокации $1B/1R$, контролирующей важные признаки продуктивности и адаптивности: пригодность для возделывания на солонцеватых, подтопляемых землях, способность формировать выполненное зерно в условиях засухи, устойчивость к листовым болезням, выносливость к корневым гнилям и фузариозу колоса. Имеются данные о связи состава глиадинов с хлебопекарными качествами пшеницы. Считают, что хлебопекарные качества обусловлены геномом D . Однако получены формы пшеницы твердой, обладающие хорошими хлебопекарными качествами.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Сорты основных полевых культур в Нижнем Поволжье: учебное пособие /Н.С. Орловой. – Саратов. Изд.: Саратовский источник. – Саратов, 2012. – 245 с.
4. Иммуниет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям: учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование". - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
5. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Как различаются виды пшеницы по числу хромосом?
2. Какие виды послужили родоначальниками современных видов пшеницы?
3. Какие области земного шара являются центрами происхождения пшеницы мягкой и твердой, большинства других видов?
4. В чем суть использования анеуплоидии для генетического анализа и селекции пшеницы мягкой?

Лекция №2 Проблемы селекции пшеницы

Методы и некоторые специальные направления селекции. Гибридизация. Это основной метод создания популяций для отбора. Преобладает внутривидовая гибридизация. Наиболее эффективен при гибридизации принцип скрещивания отдаленных эколого - географических форм, предложенный Н. И. Вавиловым. По сути, в скрещивание вовлекаются формы, генетически удаленные друг от друга. Результаты работ П. П. Лукьяненко, А. П. Шехурдина, Н. В. Цицина, А. Ф. Шулындина, Э. Д. Неттевича, В. М. Пыльнева свидетельствуют о том, что чем больше различаются скрещиваемые формы в генетическом отношении, чем меньше их родство, тем перспективнее получение трансгрессий.

Преобладают простые парные скрещивания (например, новый сорт озимой пшеницы Исток получен из гибридной популяции от скрещивания сортов Павловка и Донская остистая), но довольно часто применяют ступенчатые и межгибридные. Так, сорт яровой пшеницы Саратовская 42 получен от скрещивания сорта Саратовская 38 (Саррубра x Альбидум 43) с линией Альбидум 1616, которая, в свою очередь, выведена от скрещивания сортов Альбидум 43 и Саратовская 29. Такую же родословную имеет другой сорт - Саратовская 44, но он получен от межгибридного скрещивания: F_1 (Саррубра x Альбидум 43) x F_1 (Альбидум 43 x Саратовская 29). Селекция пшеницы методом гибридизации ведется давно, поэтому современные сорта имеют, как правило, сложные родословные, включающие сорта различных стран и экологических групп. Например, родословная знаменитого сорта Безостая 1 включает японские, итальянские, английские, нидерландские, испанские, аргентинские, североамериканские, венгерские и украинские сорта. Поскольку отдельные популярные сорта, обладающие хорошей сортообразующей способностью, часто вовлекаются в скрещивания, наблюдается некоторое генетическое однообразие коммерческих сортов.

В селекции пшеницы используют и насыщающие скрещивания. Специальная область их применения - создание многолинейных сортов, устойчивых к болезням. Такие сорта были выведены в Мексике и других странах. Путем конвергентных скрещиваний аналогичные сорта были получены в Австралии и США.

Отдаленная гибридизация (межвидовые скрещивания). В селекции пшеницы мягкой и твердой постоянно используют скрещивания внутри рода *Triticum*. В гибридизацию вовлекают полбу, пшеницу тургидум, пшеницу Тимофеева и другие виды. Нередко скрещивают пшеницу мягкую и твердую между собой, что часто обеспечивает высокие хлебопекарные качества зерна получаемых сортов. Использование в гибридизации полбы и особенно пшеницы Тимофеева позволяет создать устойчивые к болезням сорта. В основе родословной сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго - Востока (г. Саратов) лежит скрещивание сортов народной селекции Белотурка (твердая) и Полтавка (мягкая). Успешная селекционная работа на основе гибридов пшеницы мягкой и твердой велась и ведется в других селекционных учреждениях. С участием пшеницы твердой, полбы и пшеницы тургидум создан известный сорт пшеницы твердой Харьковская 46. Полба и пшеница тургидум входят в родословные и других отечественных сортов. От скрещивания пшеницы твердой и пшеницы Тимофеева получен сорт Мелянопус 7.

Отдаленную гибридизацию различных видов пшеницы практикуют в США, Австралии и других странах. Так, в США создан сорт пшеницы мягкой Тимштейн от

скрещивания с пшеницей Тимофеева. Он сыграл большую роль в селекции на иммунитет.

Создание сортов озимой твердой пшеницы. Стремление объединить высокую урожайность пшеницы озимой мягкой с отличными макаронными качествами яровой твердой привело к мысли создать пшеницу озимую твердую (ранее существовали только полуозимые формы с низкой зимостойкостью). На бывшей Безенчукской опытной станции Е. А. Кобальтова в 1930 - 1931 гг. провела скрещивания озимой мягкой с яровой твердой пшеницей и на практике доказала возможность получения озимых форм твердой пшеницы. Однако в 30-е годы все эти формы погибли из-за суровых условий перезимовки, а лучшие селекционные линии все же на 30...50 % уступали существовавшим в то время сортам пшеницы озимой мягкой.

Первые селекционные сорта новой культуры - пшеницы озимой твердой (Мичуринка, Новомичуринка) были созданы в СГИ (г. Одесса) в 60-е годы под руководством Ф. Г. Кириченко. Применяли повторные скрещивания наиболее зимостойких форм пшеницы озимой твердой с зимостойкими сортами пшеницы мягкой. При этом в качестве материнских форм брали сорта пшеницы мягкой. Накопление генофонда данной культуры и проведение внутривидовых скрещиваний между линиями пшеницы озимой твердой позволили в последующем несколько повысить ее урожайность и зимостойкость (Одесская юбилейная). Наглядно было доказано, что для получения ценного исходного материала межвидовую гибридизацию следует сочетать с внутривидовыми скрещиваниями. Лучше всего это делать на константных линиях, скрещивая их между собой или с сортом того же вида, но с другой наследственной основой.

В последующем в СГИ было создано новое поколение сортов пшеницы озимой твердой, не уступающих по уровню урожайности сортам пшеницы озимой мягкой и отличающихся высокой зимостойкостью, хорошими макаронными качествами (Парус, Коралл Одесский, Черномор, Айсберг, Алый парус). Большую роль в этом процессе сыграл перевод озимой твердой пшеницы на полукарликовую основу. В России созданы и находятся в производстве сорта пшеницы озимой твердой Дончанка, Алена, Леукурум 21, Янтарь Поволжья и др.

Отдаленная гибридизация (межродовые скрещивания). В селекции пшеницы используют межродовую гибридизацию. Еще на полях бывшей Саратовской опытной станции были обнаружены гибриды от спонтанного скрещивания пшеницы и ржи. Был районирован сорт пшеницы яровой мягкой Лютесценс 230, полученный от скрещивания с рожью. В настоящее время в селекции пшеницы широко используют ржано-пшеничную транслокацию *1B/1R*, полученную от ржи через так называемый «тритикальный мостик», т. е. в результате тритикально - пшеничных скрещиваний (*AABBDDxAABBRR, AABBxAABBRR*).

Большой размах в 60 - 70-е годы XX в. приобрели работы по скрещиванию пшеницы мягкой и пырея [*E. intermedia (Host) Nevski, E. elongata*]. Под руководством Н. В. Цицина был создан ряд сортов - пшенично-пырейных гибридов: ППГ 599, ППГ 186 (озимые), Восток и др.

Пшеницу скрещивают также с различными видами эгилопса, хиимусом, хайнальдией. Гибридизация с видами, отличающимися по числу хромосом от пшеницы, которые к тому же негомологичны ее хромосомам, в конечном счете, приводит в результате расщепления к исходным родительским формам (то же наблюдается при межвидовых скрещиваниях внутри рода *Triticum*, если геномы родителей различны). Этот процесс ускоряется путем возвратных скрещиваний

гибридов с пшеницей для преодоления бесплодия мерного поколения и получения в потомстве большого числа форм, уклоняющихся в сторону пшеницы. Скрещивания ведут в расчете на интрогрессию отдельных генов или участка хромосомы родственного вида в геном пшеницы. Однако при гибридизации пшеницы мягкой с пыреем иногда возникают константные 56-хромосомные формы (42 хромосомы пшеницы и 14 хромосом пырея или по 28 хромосом того и другого вида), сочетающие явные признаки двух видов. Среди таких форм отобрана многолетняя пшеница. Использование анеуплоидии. Получение у пшеницы мягкой (гексаплоидной) моносомных и нуллисомных линий открыло широкие перспективы для использования хромосомной инженерии в селекционных целях. Оказалось возможным замещать у какого-либо сорта пару хромосом гомологичными хромосомами другого сорта и даже хромосомами родственных видов (рожь, эгилопс), добавлять хромосому этих видов к геному пшеницы, а также добиваться путем транслокации включения сегментов хромосом других видов в хромосомы пшеницы.

Наиболее проста схема внутривидового замещения хромосом с использованием нуллисомиков. Процедура сводится к скрещиванию нуллисомика сорта-реципиента с донором и серии беккроссов для вытеснения ядерного материала донора с сохранением замещающей хромосомы. Потомство каждого беккросса подвергают цитологическому анализу, чтобы выделить для дальнейшей работы моносомик, который несет замещающую хромосому. Такой же анализ ведут для выделения дисомика с замещающими хромосомами в расщеплении после заключительного самоопыления.

Схема с использованием моносомиков сложнее, но применяется чаще, так как они более жизнеспособны, чем нуллисомики, у которых нередко проявляется мужская стерильность. При этом способе в расщепляющихся поколениях после каждого скрещивания следует отбирать моносомики, а в потомстве от их самоопыления - дисомики для дальнейшего скрещивания.

Схема может быть упрощена, если вместо моносомиков использовать монотелосомики, т. е. линии, у которых единственная хромосома представлена только одним плечом с центромерой. Это дает возможность распознать ее при цитологическом анализе и исключает необходимость самоопыления моносомиков в потомстве каждого скрещивания.

Замещение хромосом пшеницы мягкой хромосомами родственных видов осуществляют в два этапа. Вначале пару хромосом другого вида добавляют к хромосомному набору пшеницы, а затем производят замещение. Первый этап складывается из скрещивания пшеницы и другого вида и получения амфидиплоида путем удвоения числа хромосом гибрида. Затем скрещивают амфидиплоид с исходной формой пшеницы. В F_1 родственной пшенице вид представлен гаплоидным набором хромосом. При самоопылении можно отобрать растения с одной чужеродной хромосомой, а при самоопылении последних - с гомологичной парой. На этом первый этап заканчивается: линия с добавлением хромосом получена. Далее опыляют нуллисомик той же линии пылью линии с добавлением. В расщеплении могут быть отобраны растения, у которых отсутствующая пара хромосом нуллисомика замещена парой хромосом чужеродного вида. Линии пшеницы с добавлениями хромосом могут иметь самостоятельное селекционное значение. Однако следует иметь в виду, что дополнительные хромосомы при репродуцировании склонны к элиминации. Замещение пары хромосом пшеницы парой хромосом другого вида ведет к сильным фенотипическим изменениям, во многом неблагоприятным с хозяйственной точки зрения. Гораздо более желателен обмен небольшого участка хромосомы пшеницы на

сегмент хромосомы чужеродного вида, несущий ценные гены (транслокация). Этого можно добиться, используя для второго этапа замещения не нуллисомик той же линии, к хромосомам которой добавлена пара чужеродных хромосом, а моносомик. Тогда можно получить растения, у которых одна хромосома пшеницы сочетается с чужеродной. Если они частичные гомологи (гомеологи), то возможна транслокация хромосомных сегментов. Затем отбирают растения с такой транслокацией.

Мутагенез. Этот метод играет меньшую роль в селекции пшеницы, чем гибридизация. Однако мутантные сорта получены и используются в производстве, например Новосибирская 67 - радиационный мутант сорта Новосибирская 7, отличающийся более высокой урожайностью, устойчивостью к полеганию и качеством зерна, чем исходный сорт, и сорт озимой пшеницы Киянка, созданный с помощью химического мутагенеза из сорта Мироновская юбилейная. Мутантные сорта получены также в Аргентине, Индии и других странах.

Мутанты часто обладают более высоким качеством зерна, чем исходные сорта. Выше описано применение мутагенеза в совокупности с отдаленной гибридизацией и анеуплоидией для получения форм, устойчивых к болезням. Применяют мутагенез и для создания исходного материала. Часто мутантные формы сами по себе не представляют ценности в качестве коммерческого сорта, но служат донорами ценных свойств. В частности, хемомутант Краснодарский карлик 1, полученный из сорта Безостая 1, широко используют в селекционных программах для снижения высоты стебля, хотя сам по себе он отличается слабой зимостойкостью и низкой урожайностью. Обладая отличной сортообразующей способностью, он входит в родословные десятков сортов пшеницы.

Отбор и формирование сорта. Методы отбора и испытания потомств отобранных растений пшеницы типичны для самоопылителей. Поскольку часто отбор ведут из ранних гибридных поколений, для получения достаточно однородного сорта необходимы повторные отборы. Гетерогенность сортов дает возможность успешно вести внутрисортные отборы. Знаменитая Безостая 1 получена отбором из сорта Безостая 4, Пиротрикс 28 - из сорта Шортандинка, Китченер - из сорта Маркиз (Канада). Обычно сорт формируется как потомство одного элитного растения, но бывают случаи объединения сходных линий. Так, Харьковская 46 получена в результате объединения четырех линий. Известны сорта, полученные путем объединения значительного числа линий (Одесская 51, Альбатрос одесский).

Селекция на короткостебельность. Пшеница - первая из полевых культур, у которой была широко развернута селекция на этот признак. Донорами короткостебельности первоначально служили японские сорта. Важную роль сыграл сорт Акагомуги, с участием которого итальянским селекционером М. Станпелли были созданы первые европейские короткостебельные сорта пшеницы Ардито, Сан - Пасторе и др. Следующий этап селекции на короткостебельность начался после того, как в США был завезен короткостебельный японский сорт Норин 10, несущий два рецессивных гена короткостебельности. Ему принадлежит выдающаяся роль в создании современных короткостебельных сортов. Первым среди них стал американский сорт Гейнес. Затем селекция на основе Норин 10 была развернута Н. Борлаугом в Международном центре по улучшению пшеницы и кукурузы (Мексика). Созданные здесь сорта Питик 62, Сонора 64, 7-Церрос 66 и др. получили широкое распространение. Селекцию на короткостебельность ведут и в других странах. Внедрение устойчивых к полеганию высокоинтенсивных короткостебельных сортов пшеницы позволило резко повысить

урожаи, особенно в развивающихся странах, что привело к так называемой зеленой революции.

Первый короткостебельный сорт, созданный в СНГ, - Безостая 1. В его родословной присутствует японский сорт Акагомуги. В дальнейшем широко использовали сорта, производные от Норин 10. Помимо указанных доноров короткостебельности имеются и другие. Так, доминантные гены короткостебельности несут образец из Тибета Том Пус (Том Тамб), образец из Южной Африки Олесен Дварф (по различным источникам - от одного до трех генов). В СНГ в качестве донора короткостебельности широко используют в скрещиваниях мутант Краснодарский карлик 1, полученный из сорта Безостая 1.

Гибридная пшеница. Работа по созданию гибридной пшеницы была начата в середине 60 - х годов XX в. Возможность использования в производстве эффекта гетерозиса у пшеницы в основном связывают с ЦМС.

Цитоплазматическая мужская стерильность у пшеницы мягкой получена японским генетиком Х. Кихарой путем скрещивания с эгилопсом и позднее американскими учеными Дж. Уилсоном и У. Россом при скрещивании с *T. Timopheevi* (ядро пшеницы мягкой, цитоплазма эгилопса или *T. Timopheevi*). Были найдены и восстановители фертильности. Однако проблема до сих пор не решена из-за недостаточно стабильного восстановления, малой продуктивности пыльцы и невысокого процента гетерозиса в производственных посевах.

Литература

1. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.

2. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям: учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование". - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2

3. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы символы генов устойчивости пшеницы к различным видам ржавчины, мучнистой росе, твердой головне, генов короткостебельности, генов образа жизни?

2. Какими показателями должно обладать зерно сильной пшеницы?

3. Какими признаками должны обладать сорта, устойчивые к хлебным пилюльщикам, пьявице?

4. Какие виды вовлекают в скрещивания с пшеницей мягкой и твердой для селекционных целей?

5. Какие сорта пшеницы озимой твердой и тургидум созданы в СНГ?

Лекция №3 Проблемы селекция и генетика ржи.

Задачи и направления секции. В селекции озимой ржи выделяют три направления: зерновое, кормовое и укосное, задачи селекции по каждому из которых различны.

Сорта зернового направления должны обладать высокой и стабильной урожайностью по годам, максимальным содержанием белка и лизина в зерне, хорошими технологическими качествами. При этом они должны быть устойчивыми к полеганию, болезням и вредителям, обладать высокой зимостойкостью и засухоустойчивостью, проявлять высокую отзывчивость на внесение удобрений.

В задачу селекции кормовой ржи входит создание сортов, дающих высокий урожай зеленой массы. Это должно обеспечиваться высокой облиственностью и кустистостью, а также способностью хорошо отрастать после скашивания. Кроме того, они должны обладать тонкой и нежной соломиной.

Современное состояние сельскохозяйственного производства требует использования гибких технологий селекции и создания сортов, экологически и технологически ориентированных на конкретные ситуации. Особую ценность представляют сорта, обладающие определенной пластичностью по отношению к конкретным факторам среды и обеспечивающие стабильную урожайность в условиях каждой природно - климатической зоны. Следует создавать сорта не с максимальной высокой продуктивностью, а с большей устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Селекция на урожайность. Урожайность озимой ржи определяется в основном числом продуктивных стеблей на 1 м² и массой зерна с одного колоса. Густота стеблестоя и число продуктивных стеблей на единице площади - адаптивные признаки. Они обусловлены биологическими особенностями сорта, т. е. его зимостойкостью, засухоустойчивостью, устойчивостью к болезням и вредителям. Отбор высокопродуктивных растений по продуктивной кустистости, массе зерна с колоса и с растения должен быть жестким, поскольку для этих признаков характерна высокая внутривидовая изменчивость. Масса 1000 зерен - менее вариабельный признак, но отбор по крупнозерности необходимо сочетать с отбором по оптимальному числу зерен в колосе, которое определяется числом колосков и цветков, а также завязываемостью семян. Не следует отбирать длинные колосья, это часто приводит к уменьшению плотности колоса и увеличению высоты растения. При создании продуктивных засухоустойчивых сортов следует отдавать предпочтение безлигульным формам с вертикальной ориентацией листовой пластинки.

Селекция на устойчивость к полеганию. Производству необходимы сорта, обладающие высоким потенциалом урожайности и прочным неполегающим стеблем. У ржи устойчивость к полеганию зависит от суммирующего действия многих признаков. Основные из них - высота растения, прочность соломины, мощность корневой системы и урожай зерна с одного колоса. При этом устойчивость к полеганию зависит в большей степени от высоты растения и в меньшей - от прочности стебля. Создание устойчивых к полеганию сортов ведут с участием различных короткостебельных форм. У ржи установлены четыре типа короткостебельности. 1. Рецессивная полигенная короткостебельность с промежуточным наследованием признака. Относительная короткостебельность у этих сортов обусловлена присутствием в генотипе основных генов, определяющих высоту растения. Этот тип короткостебельности широко

используют в селекции. На его основе созданы многие российские, европейские и канадские сорта. Высокая устойчивость у них сочетается с плотным колосом и большой массой 1000 зерен. Однако есть и недостатки - слабая зимостойкость и поражаемость различными болезнями. При гибридизации короткостебельные формы этого типа используют в качестве материнских растений, поскольку обнаружены реципрокные различия, связанные с цитоплазматической наследственностью.

2. Карликовость, контролируемая одним рецессивным геном *ct* плеiotропного действия (формы Московская карликовая и Ленинградская карликовая). Ген *ct* (*comractum*) не принадлежит к основным генам, контролирующим высоту, а относится к числу генов - супрессоров. Под его влиянием подавляется развитие органов, имеющих линейную форму. Этот тип карликовости не получил широкого распространения в селекции, так как сцеплен с мелкозерностью, низкой продуктивностью и слабым развитием корневой системы. Первые отечественные сорта Ярославна и Онега были получены с участием формы Московская карликовая в Северо-Западном НИИСХ. При этом гибридизация сочеталась с клонированием лучших растений, переопылением лучших клонов и отбором. Селекционным путем получены карликовые формы Дюймовочка и Безостая (*ctct*), которые могут служить донорами короткостебельности.

3. Ветвистостебельная карликовость, контролируемая одним рецессивным геном широкого плеiotропного действия (формы Ветвистостебельная Алиева и Башкирская карликовая). Растения с таким типом короткостебельности часто встречаются в потомстве от инцухта или ограниченного опыления. Характерная особенность таких растений - уродливость колоса, значительная ветвистость и многоузлие стебля (до 16 узлов и более), большое число мелких, торчащих под острым углом листьев. За ветвление стебля отвечает пара аллелей *Br - br* (*branched* - ветвящийся), при этом доминантный аллель обуславливает синтез ингибитора побегообразования. В селекции эту форму используют мало.

4. Доминантная короткостебельность, контролируемая одним доминантным геном *Hl* [формы: ЕМ 1 (Естественный мутант 1), Болгарская короткостебельная (местная рожь из Болгарии к-10028), Малыш 72 и их производные]. Форма ЕМ 1 была выделена в 1967 г. В. Д. Кобылянским из инцухтированных гибридных растений Вятка 2 x Kings 11. Растения имели высоту 70 см и крупные продуктивные колосья. Короткостебельность данных форм контролируется одним геном - супрессором в гомо- и гетерозиготном состоянии по доминантному аллелю, для которого был предложен символ *Hl-hl* (*humilis* - низкорослый). Данный тип короткостебельности наиболее широко используется в селекции.

Доминантный ген короткостебельности частично подавляет действие всех существующих мутаций других генов, контролирующих признак высоты растений, уменьшая в среднем длину стебля на 35...40 %. Вероятно, это связано с нарушением процесса синтеза гиббереллина в период выхода в трубку. Вследствие этого уменьшается интенсивность деления интеркалярной меристемы у основания междоузлий, что способствует их укорачиванию при сохранении размеров генеративных органов. Очень важно, что данный признак не сцеплен с признаками, уменьшающими продуктивность растения.

При использовании доноров доминантной короткостебельности возникают трудности с выделением гомозиготных короткостебельных форм. Установлено, что даже в сотом поколении при постоянном удалении высокостебельных растений гибридная популяция будет состоять из 98,3 % *HlHl*, 1,96 % *Hlhl* и 0,01 % *hlhl* растений.

Решение проблемы было найдено В. Д. Кобылянским и Л. А. Гончаренко, которые разработали методы отбора константных короткостебельных форм. Для этого короткостебельные растения второго и последующих поколений гибридов подвергают парным переопылениям и одновременно анализирующим скрещиваниям с длинностебельной формой (*hlhl*). Гомозиготные короткостебельные растения отбирают при отсутствии расщепления и потомстве от анализирующих скрещиваний. Данный тип короткостебельности широко используют в селекции. На короткостебельную основу переведены лучшие отечественные и зарубежные сорта. В производстве успешно возделываются сорта, созданные с участием доноров доминантной короткостебельности, такие, как Чулпан, Крона, Пурга, Волхова, Память Кондратенко, Чулпан 7, Короткостебельная 69, Таловская 12 и др.

Селекция на зимостойкость. Озимая рожь занимает первое место среди зерновых культур по зимостойкости. Тем не менее, проблема гарантированной перезимовки посевов еще окончательно не решена.

Морозоустойчивые растения ржи отличаются рядом морфобиологических особенностей. Для них характерна распластанная форма розеточного куста, узкие и короткие листья, мелкоклеточность тканей листа, толстостенный эпидермис, короткий мезокотиль и более глубокое (1,5...2,0 см) заложение узла кущения. Такие растения медленно развиваются в осенний период, обладают меньшей кустистостью и в период закалывания накапливают в клеточном соке больше Сахаров. Последнее характерно и для сортов, устойчивых к поражению снежной плесенью.

Наиболее результативными методами в селекции на морозоустойчивость следует считать гибридизацию и конвергентные скрещивания с последующим отбором на провокационном фоне, а на устойчивость к снежной плесени - метод полных и неполных беккроссов. Хорошие результаты дает использование клонового отбора. Эффективный отбор устойчивых растений в гибридных и беккроссных потомствах возможен только на естественном или искусственном инфекционном фоне.

Селекция на устойчивость к болезням. Проблему устойчивости ржи к полеганию путем создания короткостебельных сортов необходимо решать одновременно с вопросами иммунитета растений к грибным болезням.

Постоянно поражают посевы озимой ржи и наносят существенный вред урожаю корневые и стеблевые гнили.

Изменение архитектоники растений, связанное с уменьшением высоты растения за счет снижения длины междоузлий при том же числе узлов и листьев, способствует установлению неблагоприятного микроклимата в посевах короткостебельного сорта. Продуваемость посева ухудшается, растет влажность, и все это приводит к сильному развитию грибных болезней. При равном поражении листовой поверхности короткостебельные сорта страдают гораздо сильнее и более резко снижают продуктивность. Это объясняется тем, что доля фотосинтезирующей поверхности стебля у них на 40 % меньше, чем у длинностебельных сортов. Сильное поражение мучнистой росой приводит к снижению озерненности колоса на 20...24 %, массы 1000 зерен на 16...20 %, и в итоге урожай зерна уменьшается на 44...69 %. Не меньший вред посевам наносит и бурая ржавчина. На фоне сильных эпифитотий урожай зерна может снижаться на 20...40 %. Короткостебельные сорта больше поражаются стеблевой ржавчиной, чем бурой.

Большинство современных сортов сильно поражается снежной плесенью. Эта проблема до сих пор не решена. Поскольку устойчивость в большинстве случаев - доминантный признак, то для создания иммунных форм рекомендуется использовать

метод полных и неполных беккроссов, клоновый отбор, а также отбор на провокационных и инфекционных фонах. У ржи отсутствуют культурные источники иммунитета, поэтому очень важную роль играет получение иммунных сортов-аналогов методом насыщающих скрещиваний, а также создание линий, выравненных по признаку устойчивости к возбудителю болезни. Целесообразно иметь источники с комплексной устойчивостью. Наиболее вероятный путь их получения - конвергентные скрещивания и отбор устойчивых форм.

Селекция на качество зерна. Улучшение пищевых и технологических свойств зерна - одна из основных задач селекции ржи. Интенсивность селекционной работы в этом направлении пока невелика. До сих пор не разработаны достаточно точные и объективные методы оценки качественных показателей, а также приборы, позволяющие определять их с высокой точностью. Поэтому все сорта, допущенные к использованию в нашей стране, не разделены на группы по хлебопекарным свойствам.

Содержание белка и незаменимых аминокислот в зерне - основные показатели его питательной ценности. Установлено, что содержание белка в зерне ржи увеличивается в направлении с севера на юг и с запада на восток. При этом между урожайностью, крупностью зерна и содержанием белка наблюдается слабая отрицательная корреляция, а между содержанием белка и лизина в зерне - высокая положительная, что дает возможность для одновременного отбора по этим признакам. Эффективность отбора повышается при правильном выборе доноров высокого содержания белка, поскольку не все сорта устойчиво передают этот признак потомству.

Особое место занимает селекция на устойчивость к прорастанию в колосе на корню, так как указанный признак служит важнейшим косвенным показателем при оценке хлебопекарных качеств зерна. Качество ржаного хлеба во многом определяется состоянием углеводно - амилазного комплекса зерна, о котором судят по вязкости водно-мучной суспензии, определяемой на амилографе Брабендера, и по числу падения, определяемому на приборе Хагберга - Пертена или его модификациях. У сортов - улучшателей показатели амилографа должны быть свыше 600 ед. и число падения более 200 с, а у сортов, мука которых пригодна для выпечки в чистом виде, - соответственно 300...600 ед. и 140...200 с. Глубокие биохимические изменения в зерне при скрытом и видимом прорастании вызываются повышенной активностью амилолитических ферментов, особенно альфа - амилазы, которая вызывает декстринизацию крахмала и потерю им гидрофильности. Такой крахмал не способен связывать всю влагу теста, и качество хлеба снижается. Следует учитывать и тот факт, что при замесе теста из ржаной муки происходит молочнокислое брожение, в результате повышается кислотность теста, белки клейковины легко растворяются и не формируют связный клейковинный комплекс.

В последние годы установлено, что отсутствие связной клейковины компенсируется наличием водорастворимых пентозанов. Содержание их в зерне ржи в 2 раза выше, чем у пшеницы. Это основные вещества, которые связывают воду и образуют тесто. В процессе приготовления ржаного теста они затрудняют набухание крахмала, замедляют гидролитические процессы, укрепляют тесто и улучшают его формоудерживающую способность. Если пентозанов мало, то ржаная мука имеет низкую водопоглотительную способность, низкую вязкость теста, которое из-за высокой активности альфа - амилазы не имеет достаточно силы для сохранения формы в процессе расстойки и выпечки хлеба. Устойчивость ржи к прорастанию зерна в колосе и связанная с ней активность альфа - амилазы относятся к сортовым признакам.

В селекции на улучшение технологических свойств ржи следует использовать беккроссирование и индивидуально-семейный отбор устойчивых форм на провокационном фоне, а также парные и групповые скрещивания с проверкой по потомству.

Создание сортов ржи на зеленый корм. Озимая рожь играет важную роль как зеленоукосная культура. Весной она дает самый ранний зеленый корм и, как правило, стабильные урожаи зеленой массы (30...35 т/га). Но преимущества озимой ржи в этом качестве могут быть реализованы только при возделывании специализированных сортов.

Сорта, используемые на зеленый корм и сено в весенне-летний период, должны обладать быстрым ростом, высокой кустистостью, устойчивостью к полеганию, хорошей облиственностью, быстро отрастать после скашивания, иметь тонкую долго негрубеющую соломинку и высокие питательные свойства зеленой массы. Работа в этом плане ведется достаточно интенсивно и осуществляется по двум направлениям: создание сортов однолетней диплоидной и тетраплоидной ржи (сорта Бухтарминская, Заречанская зеленоукосная, Пышма, Савалатетра, Пуховчанка, Сибирская кормовая); создание сортов многолетней ржи (Кормовая 61, Первенец, Одесская многолетняя, Державинская 29).

Зеленоукосные сорта озимой ржи, создаваемые для различных почвенно-климатических зон нашей страны, характеризуются разным сочетанием признаков и свойств, обеспечивающих высокую урожайность и качество зеленой массы. Например, для условий Центрально-Черноземной зоны перспективно создание тетраплоидных сортов, объединяющих доминантную короткостебельность, вертикальную ориентацию листа и многоцветковость колоска. Использование сортов с таким морфотипом в викоржанных смесях значительно повышает урожайность зеленой массы (на 15,3 %), сбор сена (на 20,4 %) и кормовых единиц с 1 га (на 35,9 %). Для пастбищного скормливания в зимний период необходимы холодостойкие сорта, способные расти при пониженных температурах (4...5 °С) и устойчивые к вытаптыванию.

Проблема создания зернофуражных сортов пока не решена. Для производства комбикормов используют обычные зерновые сорта, причем очень ограниченно (5...20 %). Из-за наличия в них антипитательных веществ, вызывающих расстройство пищеварения у животных, приходится вносить в комбикорма специальные полиферментные добавки, что значительно удорожает их производство. Зернофуражные сорта должны отличаться минимальным содержанием пентозанов и 5-алкилрезорцинолов, которые значительно снижают переваримость и усвояемость белков ржи. Кроме того, наличие пентозанов нежелательно при переработке зерна на крахмал, сахар и этиловый спирт. Решение этой сложной задачи требует создания разнообразного исходного материала и ведения интенсивных поисков сразу в нескольких направлениях.

Исходный материал. Мировая коллекция ВИР включает около 3000 образцов разных сортов, форм и видов ржи.

Особую ценность в селекции на повышенную продуктивность зерна представляют сорта, отличающиеся высокой экологической пластичностью, такие, как Вятка, Вятка 2, Харьковская 60; крупнозерные отечественные сорта с массой 1000 зерен более 40 г и достаточно большим числом зерен в колосе - Сангасте, Восход 1, Восход 2, а также сорта европейской селекции - Данае, Янос, Плутто, Данько веке селекційне, Даньковске нове, Даньковске злате, обладающие высокоозерненным колосом и крупным зерном.

В селекции на устойчивость к полеганию широко используют источники доминантной короткостебельности: Естественный мутант 1 (ЕМ 1) и его производные - Малыш 72, образец из Болгарии к-10028, короткостебельные аналоги лучших отечественных сортов (*ННН*).

Для повышения технологических свойств и устойчивости зерна к прорастанию на корню следует привлекать шведский сорт Отелло, отечественный сорт Альфа, некоторые коллекционные образцы из Казахстана (к-8016) и Якутии (к-10049), а также короткостебельные аналоги отечественных сортов - Камалинская 4 (НН), Ситниковская (НН), Казанская (*НН*) и другие сорта.

В качестве доноров устойчивости и мучнистой росе используют сортообразцы Иммуная 2, Имериг, Имериг 1 (НН), Имериг 3 (НН). Гены устойчивости к мучнистой росе несут отечественные сорта Харьковская 60 и Гибридная 2, а также Орловский гибрид и Державинская 29.

Исходным материалом для селекции на устойчивость к большинству рас бурой ржавчины могут служить образцы коллекции ВИР - Иммуная 1, Иммуная 4, к мучнистой росе и бурой ржавчине - Саним, Иммуная 5 (НН), а к стеблевой ржавчине - Иммуная 3. Устойчивые к этому заболеванию генотипы выявлены у сорта Державинская 29.

Для создания высокоурожайных сортов зеленоукосного типа целесообразно использовать безлигульные формы в сочетании с доминантными короткостебельными.

Инбридинг и получение гетерозисных гибридов на основе ЦМС. Биологические свойства ржи, ее склонность к перекрестному опылению благоприятствуют созданию гибридных сортов. Впервые о гетерозисе у гибридов ржи сообщил Л. Штеглих (1910), а подробно описал это явление Ц. Фрувирт (1913). Наиболее часто гетерозис проявляется при межсортовых скрещиваниях правильно подобранных компонентов, отличающихся высокой специфической комбинационной способностью. Однако максимального уровня он достигает у межлинейных гибридов.

Рожь, как перекрестноопыляющаяся культура, отрицательно реагирует на принудительное самоопыление. Растения или вообще не завязывают семян, или завязывают не более 5 % семян. Это вызвано надежной генетически обусловленной самостерильностью у ржи (самонесовместимость). Данную проблему можно успешно решить путем введения в генотип создаваемых линий генов самофертильности. Для получения гибридных семян при контролируемых скрещиваниях в качестве биологического способа кастрации материнских растений используют цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС).

Селекция гибридной ржи включает два этапа:

- выявление компонентов скрещивания, дающих высокий гетерозисный эффект по урожаю зерна - оценка на общую (ОКС) и специфическую (СКС) комбинационную способность;
- создание генетической системы ЦМС: стерильная материнская форма - закрепитель стерильности - восстановитель фертильности на основе гетерозисных компонентов скрещивания.

Сущность данной системы состоит в том, что сорта, по которым создаются соответствующие аналоги, необходимо дифференцировать на различающиеся по реакции на ЦМС генотипы, на базе которых создаются линии - аналоги закрепителей стерильности или восстановителей фертильности. Стерильные аналоги получают путем проведения насыщающих скрещиваний донора ЦМС с фертильной линией или путем выявления генотипов, обладающих признаком ЦМС.

В селекции ржи используется два типа ЦМС. Монофакториальная ЦМС R-типа характеризуется малой частотой генов, закрепляющих стерильность, и высокой частотой генов, восстанавливающих фертильность. Для ЦМС R - типа с дигенным генетическим контролем проблема создания закрепителей стерильности не представляет трудности. Намного сложнее найти надежный восстановитель фертильности. Для создания генетических систем ЦМС применительно к задачам получения гибридной ржи в ВИР создана и поддерживается коллекция источников стерильности, закрепителей стерильности, стерильных аналогов различных сортов и линий. Для сохранения систем ЦМС проведено генетическое маркирование растений первых двух звеньев (стерильный аналог и закрепитель стерильности) рецессивным геном карликовости *st*, который придает им короткостебельность и пшеницеобразную форму колоса. Кроме того, важнейшей задачей является создание инбредных линий с хорошей адаптацией к местным условиям, высокой собственной продуктивностью и комбинационной способностью, короткостебельностью, устойчивостью к болезням, перевод их на стерильную основу, выделение эффективных закрепителей стерильности и восстановителей фертильности.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

- 1.Какие типы ЦМС описаны у ржи? Какие из них используют в селекции на гетерозис?
- 2.Какие типы короткостебельности используют в селекции ржи?
- 3.Какие показатели учитывают в селекции ржи на качество зерна?
- 4.По каким направлениям ведут селекцию ржи? Краткая характеристика каждого из них.
- 5.Какие методы создания популяций для отбора применяют в селекции ржи?
- 6.В чем состоят трудности при создании гибридных сортов?

Лекция №4 Проблемы селекция и генетика тритикале.

Классификация. Искусственно созданное тритикале не всегда составляет достойную конкуренцию исходным родам, что свидетельствует о необходимости глубокой разработки генетических подходов к методам ее селекции.

Род *Triticale* имеет искусственный полиплоидный ряд ($2l = 28, 42, 56$), что позволяет проводить межвалентные скрещивания, особенно между гексаплоидными (6x) и октаплоидными (8x) формами. При скрещивании разнохромосомных тритикале диапазон изменчивости многих признаков у гибридов значительно выше, чем у гибридов от равнохромосомных родителей. Такие гетерогеномные скрещивания и привели к созданию многих новых гексаплоидных сортов. Разница в 14 хромосом по сравнению с октаплоидными формами сыграла решающую роль в дальнейшем прогрессе этой эволюционно молодой злаковой культуры. Очевидно, для тритикале, как и для пшеницы, оптимален гексаплоидный уровень числа хромосом. Формы с таким числом хромосом формируют более озерненные колосья, число зерен, в колосках которых в 1,5 раза больше, чем у октаплоидов, и достигают наивысшей зерновой продуктивности.

Но и у гексаплоидных форм тритикале объединенные в одной клетке несовместимые геномы родителей (пшеницы и ржи) сосуществуют обособленно, поэтому в ряду поколений из-за элиминации пшеничных или ржаных хромосом интенсивно формируются и накапливаются анеуплоидные особи, имеющие отклонения от 42-хромосомного набора и теряющие свои лучшие свойства. Данное явление обуславливает генетическую нестабильность даже у селекционно отработанных сортов. Например, у них часто появляются плотно- и рыхлоколосые растения со щуплыми зерновками.

Из-за несбалансированности геномов этого полигеномного рода возникают трудности с получением биотехнологическими методами гаплоидов и созданием на их основе гомозиготных линий культуры, что позволило бы сократить продолжительность генетического анализа и в более короткие сроки определять селекционную ценность формы. Простые геномы принадлежат разным видам пшеницы и ржи, что также значительно затрудняет генетический анализ.

В настоящее время исследователей интересует генетика качественных признаков главным образом гекса- и октаплоидных тритикале. Установлено, что большинство этих признаков (антоциановая окраска различных частей растения, восковой налет, опушение под колосом, безостость, красная окраска и неветвистость колоса, красная окраска зерна) являются доминантными и наследуются моногенно. Имеются данные о промежуточном наследовании крупности зерновки, длины колоса и стебля. Однако значительная дифференциация генетических свойств многих линий тритикале, обусловленная их разным происхождением, влияет на изменчивость таких признаков культуры, как высота растений, длина колоса, число колосков в колосе, число зерен в колоске и в колосе, масса 1000 зерен, и их наследуемость, а также на взаимосвязь высоты растений с фертильностью и массой 1000 зерен.

Не отмечено повышения зимостойкости растений нового ботанического рода по сравнению с исходными родами, особенно с рожью. Это объясняют тем, что цитоплазма пшеницы оказывает отрицательное влияние на хромосомы ржи. Однако октаплоидные тритикале, полученные на основе морозостойких сортов мягкой

пшеницы, отличаются большей устойчивостью к низким температурам, чем гексаплоидные, что связано с влиянием на данный признак хромосомы генома.

Тритикале устойчиво к наиболее вредоносным болезням злаковых культур - бурой, стеблевой и желтой ржавчинам, мучнистой росе, видам головни, однако может сильно поражаться корневыми гнилями, септориозом, снежной плесенью (озимые сорта), гены устойчивости к которым не обнаружены. Это связано с тем, что указанные болезни вызываются факультативными паразитами.

Устойчивость тритикале к насекомым - вредителям изучена значительно хуже, чем к болезням. Культура в разной степени повреждается вредной черепашкой, пшеничным трипсом, обыкновенной - черемуховой тлей, пшеничной мухой, причем кормовые формы тритикале более устойчивы к этим вредителям, чем зерновые.

У некоторых сортов и форм тритикале имеются доминантные гены гибридного некроза *Ne1* и *Ne2*, которые при комплементарном взаимодействии вызывают у гибридных растений F_1 засыхание первого листа после появления третьего. Затем засыхает второй лист, и к началу кущения растение погибает. Реже оно засыхает перед колошением. У озимого тритикале линия МХ1/1 обладает геном *Ne1*, а сорта Амфидиплоид 1, 201, 206 и 209 - геном некроза *Ne2*. Эти формы тритикале унаследовали данные гены от родительских сортов пшеницы, генотипы которых обладали соответствующими аллелями некроза.

Существуют формы тритикале, у которых некоторые хромосомы генома *R* замещены хромосомами пшеницы генома *D*. Их называют *D/R* - замещенными. Показано, что такой морфологический признак, как красная окраска ушек листового влагалища, свидетельствует о наличии в кариотипе таких форм 1D хромосомы пшеницы, в ее отсутствие ушки имеют зеленую окраску. *D/R* - замещения способствуют ускорению колошения тритикале, улучшению хлебопекарных качеств его зерна.

При исследовании тритикале первостепенное значение имеет изучение наследования количественных признаков. Большинство признаков, связанных с урожайностью, качеством зерна, устойчивостью к полеганию и неблагоприятным почвенно-климатическим условиям, контролируется полигенно, иногда наблюдается моно - и дигенное наследование массы 1000 зерен. Генотипическая изменчивость этих признаков в значительной степени зависит от генов и морфотипа сорта. Наибольшее генотипическое разнообразие количественных признаков продуктивности наблюдается у тритикале зернового морфотипа и самое низкое - у кормовых сортов

Зерновая продуктивность у тритикале наиболее тесно связана с массой зерна продуктивных побегов. Независимо от морфотипа тритикале основной вклад в зерновую продуктивность растений вносит масса зерна с подгонов, а не с главного колоса. Плотность колоса отрицательно коррелирует с его озерненностью и качеством зерна.

У межтритикальных гибридов F_1 наблюдается гетерозис, но может быть и промежуточное наследование по длине стебля, колоса и числу колосков. А по количеству зерен в колосе проявляется или промежуточное наследование, или депрессия. В целом для многих вегетативных и генеративных признаков культуры доминантное действие генов у гибридов проявляется сильнее, чем аддитивное.

Задачи и направления в селекции. В селекции тритикале различают три основных направления создания новых сортов: зерновые на фураж (возможно и на пищевые цели), универсальные, или зернокормовые, и кормовые укосные. Поэтому задачи

селекции культуры многообразны, но существуют и общие требования ко всем типам сортов - высокий урожай продукции.

Зерновые сорта, помимо этого, должны отзываться на улучшение условий возделывания, обладать пластичностью, способностью давать стабильные урожаи по годам, устойчивостью к полеганию, осыпанию и поражению болезнями, а также засухоустойчивостью. Зерновые сорта должны относиться в конкретной зоне возделывания к среднеспелой группе, обладать соломиной не выше 110 см. Зерновая продуктивность растений этого морфотипа озимого тритикале в наибольшей степени зависит от массы зерна, как главного колоса, так и подгонов. Их зерно должно быть пригодно как для фуражных целей, так и для использования в хлебопечении (в смеси с пшеничной мукой в соотношении 1:1).

Универсальные сорта относятся большей частью к среднепоздней группе, они выколашиваются и созревают на 5...10 дней позднее зерновых сортов тритикале, формируют также и зеленую массу, пригодную для скармливания до полного колошения. Например, в Краснодарском крае их косят во второй половине мая. Максимальные урожаи зеленого корма у этих сортов формируются в фазе колошения, а оптимальный период скармливания зеленой массы животным приходится на период от начала выброса флагового листа до полного колошения у остистых сортов и до молочно-восковой спелости у безостых (сорт Конвейер). Универсальные сорта тритикале при высоте 120... 140 см отличаются способностью давать высокий урожай не только зеленой массы, но и зерна.

Основное требование селекции при кормовом (укосном) направлении - высокий урожай зеленой массы с повышенным содержанием сырого протеина, незаменимых аминокислот, каротиноидов и хорошая облиственность растений. Кроме того, сорта этого направления селекции должны отличаться повышенной семенной продуктивностью и средними размерами зерновки. В ранневесенний период в зеленом конвейере целесообразно использовать на корм животным серию кормовых сортов тритикале, которые различаются по продолжительности периода кушение - трубкование. У раннеспелых он длится около 21 дня (Амфидиплоид 3/5, АДМ 8), среднеспелых - 28 (АДМ 5, АДМ 9) и позднеспелых - 26...30 дней (АДМ 11, Амфидиплоид 52, Ураган). У растений кормового морфотипа важную роль в продуктивности играют стебли подгонов, поэтому эти сорта должны обладать повышенной кустистостью. Целесообразно создавать кормовые сорта тритикале с маркированной окраской зерна (фиолетовой, зеленой), указывающей на их целевое назначение. Они должны отличаться ранневесенним отрастанием растений и иметь высоту не менее 150 см, быть устойчивыми к полеганию и обеспечивать продуктивность зеленой массы 30...40 т/га.

В соответствии с условиями региона выделяют главные признаки, по которым проводят селекционную работу.

Селекция на урожайность. Увеличение общего урожая обусловливается рядом факторов:

- ростом продуктивности колоса в целом за счет увеличения числа колосков в колосе и числа зерен в колоске;
- возрастом продуктивной кустистости;
- увеличением размеров зерновки.

Следует отметить, что масса зерна с колоса и продуктивная кустистость вносят равноценный вклад в урожайность зерна вновь созданных сортов. В условиях ограниченного кушения растений следует делать основную ставку на повышение

продуктивности колоса. При ведении селекции на выполненность зерновки повышается плотность семян, а, следовательно, и их масса. При этом надо стремиться создавать новые сорта с высокой адаптивностью к внешним условиям.

Листовая пластинка у тритикале - главный источник ассимилятов во время налива зерна, поэтому наиболее важное значение имеет увеличение площади листовой поверхности верхних листьев и особенно предфлагового листа, коэффициент корреляции которого с массой зерна колоса составляет 0,66...0,71.

Для создания тритикале с повышенной зерновой продуктивностью необязательно иметь в их геноме полные наборы хромосом пшеницы и ржи. Экспериментально доказано, что большинство высокоурожайных сортов тритикале (например, Амфидиплоид 206, Гальва 100, Амфидиплоид 42, Дар Белоруссии) - D/R-замещенные. Наиболее перспективен в создании таких сортов метод биологического синтеза гексаплоидных тритикале. Впервые он был применен в 1938 г. Л. Х. Паремудом. Этот метод основан на опылении гибридов F_1 мягкой пшеницы с рожью разнообразными гексаплоидными тритикале и приводит к возникновению большого разнообразия генотипов с различным балансом хромосом. В Краснодарском НИИСХ им. П. П. Лукьяненко именно таким способом созданы сорта озимого тритикале Кубанец, Рус, Хонгор. По мере создания этим методом новых форм культуры появляется возможность проводить внутривидовые скрещивания тритикале на гексаплоидном уровне, когда вновь получаемые сорта и селекционные линии скрещивают между собой или с современными достаточно гомозиготными сортообразцами тритикале инорайонной селекции. Таким образом, созданы сорта тритикале Амфидиплоид 3/5, Дар Белоруссии, Одесский кормовой, Бугская, Буяна, Студент и многие другие. В настоящее время этот метод становится ведущим в селекции культуры.

Особая задача селекционной работы с тритикале - повышение зерновой продуктивности за счет увеличения доли зерна в общей биомассе растения, для чего необходимо создать короткостебельные сорта (высотой не более 110 см). Такие формы высокоурожайны и устойчивы к полеганию. Для этой цели наиболее успешным оказалось использование в гибридизации короткостебельных сортов пшеницы и ржи и последующее скрещивание гибридов F_1 с низкорослыми гексаплоидными формами тритикале. Есть и другой успешный селекционный прием - вовлечение во внутривидовую гибридизацию низкорослых форм тритикале. Таким методом был создан первый полугарликовый озимый сорт Амфидиплоид 60. Кроме того, оказалось, что при скрещивании высоко - и среднерослых растений тритикале в F_2 появляются и низкостебельные формы с хорошо выполненным крупным зерном.

Однако полугарликовые сорта тритикале, имеющие высокий генетический потенциал урожайности, устойчивость к полеганию, значительную густоту продуктивного стеблестоя, обладают и существенным недостатком - недостаточной выравненностью стеблестоя, что связано с перекрестным опылением. Кроме того, они отличаются повышенной чувствительностью к условиям возделывания и в итоге - нестабильной урожайностью в неблагоприятные годы и по непаровым предшественникам, имея сморщенное зерно и череззерницу. Поэтому в настоящее время селекцию в основном ведут на создание среднестебельных зерновых сортов тритикале, которые лучше адаптированы к сложным условиям выращивания, отличаются повышенной густотой стеблестоя, хорошо выполненным зерном, устойчивостью к полеганию и легким обмолотом. В южных районах Восточной Европы к подобным сортам относятся Амфидиплоид зеленый, Амфидиплоид 42 и 52, Славянин.

Селекция на зиму - и морозостойкость. В Нечерноземной зоне России зимостойкость возделываемых озимых сортов тритикале связана с их морозостойкостью и устойчивостью к выпреванию. Высокую устойчивость к выпреванию в полевых и лабораторных условиях показали сорта Алтайская 2 и 3, Виктор, Омское, Амфидиплоид 3/5, Гермес, Тальва 100, Калуга, Снегиревская зернокармливая. В большинстве случаев они обладают и высокой морозостойкостью. На Алтае В. Р. Волковым отобраны среди октаплоидных форм линии более зимостойкие по сравнению с исходными формами, однако ему не удалось существенно повысить озерненность колоса выделенных линий.

В южных регионах России и Украины основным фактором успешной перезимовки - повышенной устойчивостью к вымерзанию. Повышенной морозостойкостью отличаются озимые сорта гексаплоидного тритикале: зерновые - Амфидиплоид 206, Зенит одесский; кормовые - Гренадер, Конвейер, Привада, Одесский кормовой, Студент, Ставропольский 1, Буяна.

Для создания озимых сортов тритикале, обладающих хорошей зимой - и морозостойкостью, необходимо подбирать для гибридизации родительские формы озимой пшеницы и ржи, а также гексаплоидные тритикале с подобными свойствами и в дальнейшем вести селекционную работу в регионах, где в результате естественного отбора формируются гибридные популяции с этими признаками. Зимостойкость озимых культур определяется не только физиологическими - биохимическими показателями. Она в значительной степени зависит от интенсивности развития вегетативных органов растений в осенне-весенний период. Интенсивность развития вторичной корневой системы с осени также тесно связана с устойчивостью тритикале к морозам и снежной плесени. Отмечено, что гексаплоиды поражаются ею сильнее, чем октаплоиды.

Метод колхицинирования гибридов от скрещивания разных по устойчивости к снежной плесени сортов озимой пшеницы и ржи позволяет ускорить получение гомозиготного по устойчивости селекционного материала. Такие же формы можно выделить на инфекционном фоне из гибридов F_2 после скрещивания устойчивых к снежной плесени сортов с неустойчивыми.

Среди тритикале есть образцы с коротким (6...22 мм) и длинным (25...69 мм) эпикотилем. У образцов с коротким эпикотилем (Алтайский 1, Омское, Кубанец, Картли 2) узел кущения закладывается глубже (до 50 мм) и в осенне-весенний период образуются 6... 12 узловых корней, что способствует лучшей перезимовке растений и быстрому отрастанию весной. Многие сорта тритикале отличаются высокой гетерогенностью по длине эпикотиля, числу и длине узловых корней, что позволяет отбирать растения по мощности развития корневой системы.

Селекция на улучшение качества продукции. Хозяйственное использование зернового тритикале возможно в двух направлениях - для хлебопечения и зернофуража. Один из основных признаков, определяющих пищевую ценность зерна, - содержание в нем белка. Однако его повышение часто бывает связано с ухудшением физических признаков зерновок - сморщенностью, наличием глубокой бороздки и грубой оболочки. Для получения сортов с улучшенным качеством зерна необходимо создать исходный материал, у которого связи между этими признаками были бы разорваны; он должен иметь хорошо выполненное крупное зерно. Следует отметить, что формы тритикале, полученные на основе низкобелковых пшениц Западной Европы, отличаются сравнительно невысоким содержанием белка в зерне (до 16... 18%). Если же в синтезе тритикале участвовали высокобелковые пшеницы, то и полученные формы характеризовались повышенным содержанием белка в зерне (20...24 %). Было также

отмечено, что в родословных некоторых высокобелковых форм тритикале присутствует дикая рожь *5. S. Montanum*. За прошедшее время селекцией устранены дефекты внешнего вида зерна - его невыполненность и сильная морщинистость. Но в процессе селекции на выполненность зерновки у тритикале снижается содержание белка, хотя может несколько увеличиваться количество лизина. Зданы озимые формы тритикале, зерно которых не уступает пшеничному по цвету и геометрическим параметрам. Они формируют клейковину 1-й группы качества (Амфидиплоид 332 и 490).

Исходный материал и методы селекции. Тритикале - искусственно созданная культура, поэтому у нее нет генетических центров происхождения, где путем естественного и искусственного отбора формируются формы, уникальные по ряду признаков. Генетические признаки тритикале, как и сама эта культура, создаются человеком с помощью современных методов селекции.

В коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова насчитывается около 7 тыс. образцов тритикале (2 тыс. из которых - озимые формы), а пшеницы - несколько десятков тысяч.

Учитывая ограниченность генофонда тритикале, постоянно следует вести работу по созданию нового исходного материала на базе имеющихся номеров и сортов этой культуры, а также пшеницы и ржи.

Однако получение гибридных зерен от скрещивания разных видов пшеницы и ржи затруднено из-за несовместимости компонентов гибридизации. Она проявляется в слабой завязываемости межродовых гибридных зерен и их пониженной жизнеспособности, резком снижении всхожести. Улучшенный генетический метод преодоления нескрещиваемости пшеницы и ржи предложили И.А.Гордей и Г.М.Гордей (Белорусский НИИ земледелия и кормов). Он основан на гибридизации современных высокоурожайных сортов пшеницы, не совместимых с рожью, с формами пшеницы, имеющими гены хорошей скрещиваемости с рожью, и отборе продуктивных номеров с признаками совместимости и скрещиваемости. Новый метод позволяет расширить генофонд сортов пшеницы для создания новых первичных амфидиплоидов за счет повышения завязываемости гибридных семян в 5...6 раз.

Широко применяется следующий метод создания нового исходного материала: F_1 пшеница \times рожь (диплоидная или тетраплоидная) \times тритикале. Наиболее результативны из этой серии скрещивания стерильных амфигаплоидов F_1 с гексаплоидными тритикале. В этом случае экономится время, так как отпадает необходимость в колхицинировании, применении эмбриокультуры, и увеличивается разнообразие форм в последующих поколениях. Например, таким путем получены сорта тритикале Амфидиплоид 42: F_1 (мягкая пшеница Донская полукарликовая \times рожь Саратовская 4) \times гексаплоидное тритикале Амфидиплоид 206 и Амфидиплоид 18: F_1 (мягкая пшеница Альбидум 12 \times рожь Чулпан) \times гексаплоидное тритикале Амфидиплоид 32.

Для создания нового исходного материала широко применяют и межамфилоидные скрещивания тритикале разных уровней ploидности, из которых наиболее перспективны гибриды октаплоидных линий с гексаплоидными. В результате таких скрещиваний получают вторичные тритикале, обладающие новым сочетанием признаков, отсутствующих у исходных форм. Такой тип скрещиваний пригоден для улучшения зимостойкости гексаплоидных тритикале и создания более низкорослых, неполегающих форм культуры. С использованием потомков от таких скрещиваний созданы озимые сорта с повышенной зимостойкостью Снегиревская зернокормовая и Снегиревская 699.

В настоящее время уже накоплено большое сортовое разнообразие новой культуры, поэтому основным методом селекции стала межсортовая гибридизация на уровне гексаплоидных или октаплоидных форм. Применяют как парные, так и сложные скрещивания. Первым методом созданы сорта Одесский кормовой (НАД 435 x НАД 1185), Славянин (257т1 x 170т 1-4), Стрелец (Амфидиплоид зеленый x Краснодарский зернокармликовой), Гренадер (257т1-109хПростор), вторым - сорта Союз [F_1 (257т1-327х№ 521)х x F_1 (257т1 -195 x Одесский кормовой)], Буяна [(Ингул 93 x Гермес) x Амфидиплоид 3/5], Патриот [F_1 , (257т1-196-676/о x Clevix) x F_1 (257т1-195 x Одесский кормовой)] и др. Для таких скрещиваний чаще всего привлекают собственный исходный материал и результаты последних достижений инорайонной селекции.

Успешно используют в селекции тритикале скрещивания форм, различающихся по биологии развития. Таким путем создан озимый сорт Ставропольский зерновой (озимая форма Амфидиплоид 206 x яровая форма из Мексики Armadillo 133). Его вегетационный период на 4...7 дней короче, чем у исходного сорта Амфидиплоид 206, что очень важно для такой позднезревающей культуры, как тритикале.

Ранее созданные сорта тритикале обладают значительной изменчивостью по многим признакам. Поэтому они представляют собой огромный резерв для эффективной селекционной работы. Путем повторных однократных и многократных отборов выведены сорта озимого тритикале Гермес (из Виктора), Бугская (из Одесского кормового) и др.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуниет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое первичные и вторичные тритикале?
2. Какие виды пшеницы вовлекаются в скрещивания с рожью для получения первичных тритикале?
3. Каков характер наследования морфологических признаков тритикале?
4. Какие требования предъявляют к зерновым, универсальным (зернокармликовым) и кормовым сортам тритикале?

Лекция №5

Проблемы селекция и генетика ячменя.

Генетика. Диплоидное число хромосом у ячменя равно 14. Благодаря простому кариотипу, строгому самоопылению и большому числу генов с явным фенотипическим проявлением генетика ячменя хорошо изучена. Большая часть генов отнесена к определенной группе сцепления. Составлены хромосомные карты, проведено молекулярное маркирование генома. У ячменя известно много генов, аллели которых обуславливают проявление того или иного варианта морфологического признака. Эти гены могут быть использованы в качестве маркерных при контроле качества гибридизации по F_1 . Наиболее простой и часто встречающийся случай - моногенное наследование с доминированием. Однако известны случаи более сложного наследования, а также неполное доминирование.

Случаи перемены доминирования (безостость - остистость, фуркатность - остистость), по-видимому, связаны с действием различных локусов. Яровой тип развития доминирует над озимым. Расщепление часто моногибридное, но может происходить и по дигибридной схеме при эпистатическом действии гена яровости. Большинство хозяйственно ценных признаков ячменя имеет полигенную природу. К ним относятся урожайность и слагающие ее элементы (продуктивная кустистость, число зерен в колосе, масса 1000 зерен), продолжительность вегетационного периода и отдельных его частей, высота растения, устойчивость к полеганию, зимостойкость, засухоустойчивость, жаростойкость, устойчивость к кислым почвам и другие виды устойчивости к неблагоприятным почвенно - климатическим факторам, содержание белка в зерне и прочие характеристики, определяющие технологические и пищевые качества зерна. На фоне этих полигенных систем выявляется действие отдельных макрогенов, существенно влияющих на ту или иную характеристику: массу 1000 зерен, кустистость, содержание белка и лизина в зерне, продолжительность вегетационного периода и др. Так, известны доминантные и рецессивные гены скороспелости, доминантный ген устойчивости к кислотности почвы, рецессивный ген восковидного эндосперма *wx*, доминантные гены высокой диастатической активности солода и высокой белковости зерна. Известную роль в селекции ячменя играют рецессивные гены высокого содержания лизина. Наибольшее значение имеют два из них: *lys* и *lys3a*.

Большие перспективы в селекции ячменя связывают с генами, контролирующими состав гордеинов - специфических белков эндосперма, принадлежащих к проламинам и составляющих примерно половину запасных белков зерновки. Обнаружено несколько таких сцепленных локусов. Наблюдается кодминантный тип наследования (т. е. проявление в гетерозиготе признаков обоих аллелей). О присутствии того или иного компонента гордеина судят по электрофоретическим спектрам. Компоненты выступают в качестве своеобразных маркеров, позволяющих судить о степени однородности сортов, их родстве и связанных с хозяйственно ценными свойствами, что очень важно. Так, отмечены четкие различия гордеинов озимого и ярового ячменя. Установлено, что наиболее зимостойкие формы ячменя имеют определенные аллели (*HrdA1*, *HrdA3*, *HrdB6*). Локусы гордеина сцеплены также с некоторыми генами устойчивости к мучнистой росе.

Устойчивость ячменя к болезням контролируется полигенными системами (горизонтальная устойчивость) и олигогенно (вертикальная устойчивость). Для последней характерна расоспецифическая природа. Гены вертикальной устойчивости, как правило, доминантны, но бывают и исключения. Хорошо изучена генетика

устойчивости к мучнистой росе. Выявлено около 150 генов устойчивости. Часть их используют в селекции: *Mlg*, *Ml*, *Mla*, множественные аллели устойчивости локуса *Mlo* (*Mlo1* и т. д.). Последние вызывают нежелательный плейотропный эффект - хлороз. Расообразование у патогена идет очень интенсивно, что быстро сводит на нет усилия селекционеров. В Европе известно около 160 рас мучнистой росы, причем новые расы сохраняются и накапливаются в популяции. Устойчивость к пыльной головне контролируется генами *Run1*, *Run3* и др. (среди них один рецессивный *run 7*). Эффективны в настоящее время гены *Run3*, *Run 6* и *Run 8*. Новые, пока еще не идентифицированные гены устойчивости обнаружены в образцах ячменя из Эфиопии. Известно 9 генов устойчивости к карликовой ржавчине (*Pa*, *Pa2*, *Pa3* и т.д.). Высокоэффективны только *Pa3* и *Pa7*. Устойчивость к желтой ржавчине контролируется как доминантными, так и рецессивными генами (*Yr*, *yr*). Выявлены гены устойчивости к твердой головне, полосатому и пятнистому гельминтоспориозам, ринхоспориозу.

Генетика устойчивости к вредителям пока мало разработана. Известны доминантные гены устойчивости к злаковой тле.

У ячменя обнаружены многочисленные гены мужской стерильности - *ms*.

Большое значение для селекции ячменя имеют генотипические корреляции хозяйственно полезных свойств. Отмечено, что в засушливые годы урожайность коррелирует с числом зерен в колосе, а во влажные - с продуктивной кустистостью. Кроме обычных отрицательных корреляций (урожайность - скороспелость, урожайность - содержание белка) следует отметить уменьшение массы 1000 зерен с увеличением продолжительности периода всходы - колошение и плохую совместимость устойчивости к пыльной головне с урожайностью. Корреляция урожайность - низкое содержание белка у ячменя выражена в меньшей степени, чем у пшеницы. В ходе селекции удастся в той или иной мере преодолеть указанные отрицательные корреляции.

Задачи и направления в селекции. Можно выделить общий комплекс задач селекции ячменя, а также задачи, имеющие особенное и важное значение на современном этапе селекционной работы с этой культурой, и задачи, связанные с различными направлениями ее селекции.

Необходимы сорта ячменя, обладающие высокой урожайностью. Нужны сорта для возделывания на богатых органическим веществом осушенных торфяниках. Необходимы засухоустойчивые сорта, а также и жаростойкие для аридных зон, холодостойкие для северных районов, устойчивые к кислым почвам в зонах их распространения, солеустойчивые на засоленных почвах.

Очень важно иметь сорта с оптимальным вегетационным периодом. Для северных регионов и районов с частыми летними засухами нужны скороспелые сорта. Для посева погибших озимых необходимы сорта, мало снижающие урожай при запоздании с посевом.

Сорта озимого ячменя должны отличаться высокой зимостойкостью, прежде всего морозостойкостью. Она увеличивается при глубоком заложении узла кущения, однако при этом снижается продуктивная кустистость. Большой интерес для производства представляют сорта - двуручки: в случае плохой перезимовки поле может быть «отремонтировано» путем подсева того же сорта.

К числу свойств, определяющих технологичность возделывания и уборки, относится устойчивость к полеганию, осыпанию, обламыванию колосьев и стебля вследствие ломкости узлов, часто наблюдаемой у ячменя. У низкостебельных длинноколосых сортов нельзя допускать чрезмерного поникания колосьев: верхняя

часть колоса может попадать в режущий аппарат комбайна. Ости должны хорошо отделяться при обмолоте. Заслуживает внимания селекция безостых и фуркатных форм ячменя, половину которых можно скармливать сельскохозяйственным животным.

Сорта ячменя должны обладать устойчивостью к наиболее вредоносным болезням и вредителям. Эту задачу необходимо конкретизировать в соответствии с условиями региона, общим комплексом мероприятий по защите растений и возможностями селекции. Создание таких сортов уменьшает затраты на протравливание семян и способствует защите окружающей среды от загрязнения. Селекция на устойчивость к некоторым насекомым (например, к шведской мухе) - очень сложная задача.

Среди свойств ячменя, селекция на которые особенно важна, следует назвать устойчивость к полеганию; пластичность, т. е. способность давать стабильные урожаи в годы с различными погодными условиями и в разных местностях; устойчивость к наиболее вредоносным болезням: головне, мучнистой росе, гельминтоспориозам, корневым гнилям, карликовой ржавчине.

Направления селекции ячменя тесно связаны с направлением его использования: на зернофураж, производство крупы, пивоварение. В последние годы в связи с активным развитием пивоваренной промышленности в России остро встал вопрос о создании высококачественных пивоваренных сортов ячменя.

К сортам пивоваренного ячменя предъявляются жесткие требования. Зерно таких сортов должно быть крупным и выравненным (масса 1000 зерен 40 г и выше, сход с сита 2,5x20 мм не менее 80 %). В связи с этим пивоваренный ячмень преимущественно двурядный. Однако в США и Канаде созданы многорядные сорта пивоваренного ячменя. В последнее время такие сорта появились и в Европе. Пивоваренный ячмень должен обладать высокой энергией прорастания и всхожестью (не менее 95 %) и в то же время прорасти очень равномерно. Серьезным недостатком считается наличие отдельных зерен с чрезмерно быстрым прорастанием («гусаров») или с задержкой прорастания («упрямцев»), что отражается на качестве солода. Зерно пивоваренного ячменя должно быть желтой окраски, ромбической формы, иметь тонкие пленки. Тонкопленчатость можно определить на глаз: зерна с тонкими пленками имеют мелкоморщинистую чешую. Пленчатость пивоваренного ячменя высокого качества не превышает 9 %. В то же время пленки необходимы, поскольку они играют определенную роль в технологии приготовления пива. Ячмень со слишком высоким содержанием белка в зерне (более 13 %) малоприспособлен для пивоварения: ухудшается вкус пива и уменьшается его выход. Хороший пивоваренный ячмень содержит 9... 10 % белка. Выход пива тем больше, чем выше содержание крахмала в зерне, от этого показателя зависит экстрактивность солода, т. е. способность отдавать в раствор сухое вещество. Она должна составлять 78...84 %.

Следует отметить, что резкой границы между пивоваренным и кормовым ячменем нет: известны сорта комбинированного использования (например, Московский 121, Нутанс 187 и др.), но существуют и сугубо типичные сорта того и другого направления.

Зерновки ячменя кормового и крупяного направления несколько отличаются от таковых пивоваренного. В ячмене, используемом на зернофураж, должно быть высокое содержание белка в зерне, а в белке - незаменимых аминокислот (лизина, триптофана, фенилаланина). Высокая пленчатость важной роли не играет. Ячмень, предназначенный для производства крупы, помимо питательной ценности должен обладать высокими технологическими и вкусовыми качествами. Зерновка должна быть крупной, желтая, с неглубокой бороздкой, зерно выравненное. Крупа из такого ячменя должна

быстро и равномерно развариваться и давать большой объемный выход каши с приятным запахом и хорошими вкусовыми качествами.

Исходный материал. Отечественные сорта ячменя часто сочетают высокую урожайность с устойчивостью к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям, характерным для местностей, где они созданы. Сорта зарубежной селекции по большей части недостаточно приспособлены к условиям нашей страны. В селекции чаще всего используют высокоурожайные сорта из Чехии, Словакии, Германии, Швеции, Дании, Нидерландов, Бельгии, Франции, Великобритании. Представляют большой интерес высокоурожайные шестирядные сорта ячменя из США и Канады.

Скороспелость редко сочетается с высокой урожайностью. Однако известны отдельные скороспелые и высокоурожайные сорта: Гоомас, Краснодарский 35. Некоторые западноевропейские сорта отличаются также устойчивостью к полеганию, что широко используют при гибридизации. Среди отечественных сортов высокоустойчивы к полеганию Зазерский 85 и некоторые другие. Устойчивость к полеганию чаще всего связана с низкорослостью, хотя известны достаточно устойчивые к нему высокорослые сорта. Засухоустойчивые сорта из местностей с засушливым климатом служат источниками этого важного свойства при гибридизации. Это сорта Юго-Востока, степных районов Украины, Средней Азии. Очень высокой засухоустойчивостью отличается старый сорт Прекоциус 143.

При селекции озимого ячменя очень важно иметь зимостойкий исходный материал. И в этом случае наиболее ценны отечественные формы, поскольку в нашей стране озимый ячмень возделывают в районах с довольно суровыми зимами. Высокой зимостойкостью характеризуются сорта юга Украины и Северного Кавказа.

Созданы озимые сорта ячменя с глубоким залеганием узла кущения, а также интересные формы, обладающие двумя узлами кущения: верхним и нижним. В благоприятные для перезимовки ячменя годы кущение идет из верхнего узла, залегающего неглубоко и способного обеспечить обильное побегообразование. Если же зима слишком суровая и верхний узел погибает, растение остается жизнеспособным благодаря сохранившемуся нижнему узлу. В селекцию на зимостойкость могут быть вовлечены также наиболее зимостойкие сорта из ФРГ, Швеции, стран Северной Америки.

Устойчивостью к повышенной кислотности почвы обладают сорта из Нечерноземной зоны России и стран Северной Европы. Лучший по этому показателю сорт Московский 121. Повышенная солеустойчивость свойственна некоторым образцам из Турции, США, Канады и ряда стран Латинской Америки.

Большое значение придается созданию сортов ячменя, устойчивых к наиболее вредоносным болезням.

В нашей стране эффективны гены устойчивости к пыльной головне *Run3*, *Run 6*, *Run8*. Первые два были обнаружены у сорта Джет из Эфиопии и переданы канадским сортам Конквист, Бонанза, Огалитсу. Канадский сорт Мильтон обладает геном *Run 8*. Все эти гены могут быть введены в новые сорта путем насыщающих скрещиваний. Отмечается, что с ними не сцеплены тесно гены, оказывающие отрицательное влияние на урожайность и другие хозяйственно ценные свойства. Некоторые сорта селекции СНГ также обладают устойчивостью к пыльной головне и могут быть использованы в селекции. В этом отношении выделяются сорта Первенец, Суздалец (гены *Run 8*, *Run 15*), Рахат (ген *Run 8*), Раушан (ген *Run 15*) и др. Сорт Первенец замечателен комплексной устойчивостью к пыльной и твердой головне, гельминтоспориозу,

корневым гнилям, высоким содержанием белка в зерне. В США и Канаде созданы невосприимчивые к пыльной головне сорта.

Эффективные гены устойчивости к карликовой ржавчине (*Pa 7* и *Pa3*) содержат некоторые сорта из Чехии (например, Карат) и других стран. Известны сорта, устойчивые к твердой и каменной головне (Джет, Кейстон из Канады, Первенец), относительно устойчивые к сетчатому и полосатому гельминтоспориозам (Джет, Конквист, КМ 1192 из Чехии), корневым гнилям (Одесский 82, Лотос), ринхоспориозу (Эффенди из Нидерландов). Ряд сортов СНГ (Московский 121, Гандвиг, Харьковский 39, Носовский 6 и др.), а также некоторые сорта из Скандинавских стран, США и Канады слабо поражаются шведской мухой.

Имеются и другие доноры устойчивости к болезням и вредителям. Число их постоянно растет, так как каждое селекционное учреждение, работая с уже известными донорами, передает их гены устойчивости в свой селекционный материал, обладающий приспособленностью к местным условиям и другими хозяйственно ценными качествами. Это особенно необходимо, поскольку многие первоначальные доноры обладают плохими хозяйственными характеристиками. Так, уже упоминавшийся сорт Джет - мелкозерный, незасухоустойчивый, сильно повреждается скрытостебельными вредителями, низкоурожайный. Отрицательные свойства характерны и для других примитивных сортов из Северной Африки, а также из Эфиопии - региона, выдающегося по числу обнаруженных доноров устойчивости к болезням. Объединение генов устойчивости к разным болезням в результате интенсивной работы с донорами привело к созданию сортов с комплексной устойчивостью, которые, в свою очередь, могут быть использованы как ценные доноры. Так, канадские сорта Вестерн Форт и Оттава 3092А устойчивы к мучнистой росе, пыльной и твердой головне, карликовой ржавчине, гельминтоспориозу и, кроме того, к шведской мухе и стеблевой блохе.

При создании сортов с хорошими кормовыми качествами могут быть использованы лучшие отечественные сорта. В селекцию на высокое содержание белка и лизина широко вовлекали форму из Эфиопии Хайпроли, обладающую высоким содержанием белка в зерне (13...18%) и высоким содержанием лизина в белке (до 4,6 % при 2,2...2,5 % у обычных сортов). Эти выдающиеся качества наследуются моногенно (ген *lys*). Однако этот ген вызывает дефект эндосперма (вдавленность) и, как следствие, снижение урожайности. Другой широко используемый донор высокого содержания лизина Ризо 1508 (Дания) обладает геном *lys3a*, неаллельным гену Хайпроли. Высокое содержание лизина у этого образца не сочетается с высокой белковостью. Необычно высоким содержанием белка отличается венгерский сорт Банкути Кораи. Большое количество белка содержат голозерные формы ячменя. Много ценных голозерных форм в Северном Китае, Корее, Японии, Тибете.

При селекции на крупяные качества могут быть использованы лучшие отечественные сорта.

Высокими пивоваренными качествами отличаются сорта ячменя из Чехии (особенно из области Гана в Моравии), Австрии, Германии (Бавария). Зерно многих отечественных сортов также служит хорошим сырьем для производства пива (Московский 121, Комбайнер, Носовский 9, Михайловский и др.).

Высокой ценностью для селекции обладают сорта с выдающейся сортообразующей способностью. Так, чешский сорт Диамант стал родоначальником 17 сортов в бывших Чехословакии и ГДР. Сорт Южный селекции СГИ входит в родословную шести сортов, сорт Нутанс 244 (селекции того же института) - одна из родительских форм сортов Одесский 100, Меридиан, Гамбринус, Московский 2, Харьковский 74 и др.

Методы и некоторые специальные направления селекция. Гибридизация. Преобладающим методом создания популяций для отбора в селекции ячменя является внутривидовая гибридизация. Современные сорта ячменя имеют довольно сложные родословные, так как в скрещивание вовлекаются сорта гибридного происхождения. Применяют простые парные и сложные скрещивания, например: Одесский 111 x Итиль - Галатея или (Нутанс 106 x Нутанс 518) x Одесский 100 - Одесский 151. Примером более сложного ступенчатого скрещивания может служить создание сорта Донецкий 9: ((Донецкий 650 x Одесский 14) x Донецкий 4]xМартон Вашари 41/2) x Унион. Часто используют возвратные скрещивания, например: (Ганна Лоосдорфская x Нутанс 187)xГаннаЛоосдорфская-Докучаевский 1. Насыщающие скрещивания используют при введении генов устойчивости к болезням и гена высокого содержания лизина.

Отдаленная гибридизация пока не имеет практического значения в селекции ячменя, хотя культурный ячмень легко скрещивается с *H. spontaneum* и *H. agriocrithon Aoberg* (которые, о чем было сказано ранее, некоторыми систематиками не признаются как отдельные виды). Скрещивание с другими видами не дает результатов. Если семена и завязываются, то зародыш погибает.

Выращивание зародышей на питательной среде позволило получить гибриды культурного ячменя со многими его дикими видами. Известны также гибриды ячменя с рожью, пшеницей (в том числе *T. timopheevi*) и различными видами из родов пырея и эли-муса. Эти скрещивания, как правило, удавались лучше, если культурный ячмень использовали в качестве отцовской формы. Скрещивания с дикими видами перспективны, поскольку среди них есть выдающиеся по засухоустойчивости, холодостойкости, солевыносливое, устойчивости к болезням формы. Однако получаемые гибриды стерильны и в селекции ячменя не используются. Создан амфидиплоид ячменя и пшеницы - тритодеум (тритикум плюс хордеум), но пока трудно говорить о его перспективности.

Индукцированный мутагенез. Этот метод широко применяют в селекции ячменя. Первые мутантные коммерческие сорта его были получены в Швеции: Паллас и Мари - радиомутанты сорта Бонус. Сейчас таких сортов довольно много. В Чехии создан короткостебельный высокоурожайный сорт Диамант. В США методом химического мутагенеза получен сорт озимого ячменя Лютер с короткой соломиной и высоким потенциалом урожайности. Устойчивый к полеганию мутантный сорт Минский создан в Белорусском НИИ земледелия и кормов. В Краснодарском НИИСХ методом химического мутагенеза созданы озимый сорт Секрет и яровой Темп. Мутанты ячменя, как и других культур, часто используются как исходный материал для гибридизации. В Краснодарском НИИСХ методом гибридизации с использованием индуцированной мутации гигантизма 31M13 создан сорт озимого ячменя Вавилон. Выше говорилось о выдающейся сортообразующей способности мутантного сорта Диамант. Широко применяют в скрещиваниях короткостебельный, обильно кустящийся мутант из Чехии - КМ 1192. Ранее приводились сведения о мутантном доноре высокого содержания лизина - Ризо 1508.

В различных селекционных учреждениях получено большое число полиплоидов ячменя, но все они недостаточно продуктивны вследствие череззерницы и малой кустистости. Однако при восстановлении диплоидного числа хромосом у реверсивных диплоидов обнаруживается разнообразие по ряду хозяйственно ценных признаков, что можно использовать в дальнейшей селекционной работе.

Использование гаплоидов. Ячмень - одна из культур, в селекцию, которой стали широко внедрять биотехнологические методы. Начаты работы с применением

гаплоидии. Получены гаплоиды из пыльцы на питательных средах. Число гаплоидов, получаемых на 100 пыльников, достигло 30. Но первые селекционные результаты достигнуты путем скрещивания гибридов F_1 культурного ячменя с *H. bulbosium* L., который выступает в этом случае в качестве «галлопродюсера». Хромосомы *H. bulbosium* в ходе развития зародыша элиминируются. Завязавшиеся зерновки спустя 11...16 дней после опыления вынимают из колосьев, извлекают под микроскопом зародыш и помещают его на твердую питательную среду. Зерновки предварительно стерилизуют и все операции проводят так, чтобы обеспечить стерильность пассажа. Пробирки с зародышами выдерживают около 3 недель в темноте, чтобы развилась корневая система. С появлением колеоптиля их переносят в ростовые камеры, где выращивают растения до фазы двух-трех листьев.

Для получения дигаплоидов (удвоенных гаплоидов) растения прямо в пробирках заливают раствором колхицина. Корни в этом случае защищены питательной средой. Пробирки помещают в вакуумкамеру, что способствует хорошему проникновению раствора в ткани. Растения затем пересаживают в маленькие горшочки со стерилизованной смесью земли, песка и торфа. Когда растения окрепнут, их пересаживают в большие сосуды и доводят до созревания. Если диплоидизация не произошла (зерно не завязалось), проводят повторную обработку колхицином, срезая побеги и надевая на срезы трубочки, в которые заливают раствор колхицина. Применяют также обработку физиологически активными веществами, что повышает степень завязывания семян от скрещивания с *H. bulbosium* L. и дает возможность растениям восстановиться после обработки колхицином.

Выход гаплоидов зависит от генотипа гибрида культурного ячменя, а также *H. bulbosium* L.. Последний может иметь 14, 28 и 42 хромосомы. Для скрещивания берут специальные 14-хромосомные образцы.

Отбор ведут среди потомств дигаплоидов. Поскольку работу с ранних поколений ведут с гомозиготным материалом, удается сократить сроки создания сорта до 6 лет и использовать малые объемы популяций. Так, сорт озимого ячменя Минго, полученный в Канаде методом гаплоидной селекции, был отобран среди потомства 40 дигаплоидов.

Селекция на густой стеблестой. У ячменя, как и у пшеницы, выявилось направление селекции на создание сортов с пониженной аутоконкуренцией, способных выдерживать большую густоту стояния растений. Есть образцы, которые могут образовывать 700...800 колосоносных побегов на 1 м². Считают, что их число может быть доведено до 1000.

Селекция на высокое содержание лизина. В селекции ячменя как особое направление оформилось создание высоколизиновых сортов с использованием генов *lys*. Зерно таких сортов обладает повышенной кормовой ценностью, однако гены высокого содержания лизина снижают урожай на 10... 15%, что сдерживает внедрение высоколизиновых сортов ячменя в производство.

Селекция на устойчивость к болезням. Создание сортов, устойчивых к болезням, - сложная проблема. Действие генов устойчивости к мучнистой росе быстро преодолевается патогеном. Олигогенная устойчивость к другим облигатным возбудителям болезней (особенно к желтой ржавчине) теряется медленнее. Тем не менее, число доноров ограничено, и представляется необходимым усилить селекцию на горизонтальную долговременную, хотя и неполную, устойчивость.

Гибридный ячмень. Попытки создания гибридного ячменя пока не увенчались успехом. ЦМС получена на основе сочетания цитоплазмы *H. jubatum* и ядра культурного ячменя. От этого же скрещивания появились и линии - восстановители.

Однако цитоплазма *H. jubatum* привносит признак слишком позднего цветения, что препятствует получению гибридных семян. Открыта ЦМС у *H. spontaneum*. У него же обнаружены восстановители фертильности. Для использования генов мужской стерильности *ms* были разработаны схемы, позволяющие выделять из популяции гомозиготные стерильные растения для получения на них гибридных семян. Однако экономически такие схемы себя не оправдали.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы символы генов устойчивости к мучнистой росе, пыльной головне и карликовой ржавчине?
2. Какие требования предъявляют к зерну кормового, крупяного и пивоваренного ячменя?
3. Какова роль мутагенеза в селекции ячменя?
4. В чем сущность метода «гаплопродюсера»?
5. Какие селекционные центры СНГ достигли наибольших успехов в селекции ярового и озимого ячменя?

Лекция №6 Проблемы селекции и генетики овса.

Мутантные формы, как источник нового исходного материала. Овес относится к числу сельскохозяйственных культур, недостаточно изученных генетически. Только в начале 20-х годов прошлого столетия были проведены работы по определению числа хромосом у видов овса. Известно, что диплоидные виды ($2n = 14$) - овес песчаный, овес коротковолосый и др. - имеют генотип *AA*. Т. Райхати установил, что *A. ventrigosa* - предок генома *C*. Это подтверждено методом электрофореза белков. Среди тетраплоидных видов, овсы абиссинский, бородатый и Вавилова, кариотипически идентичны и имеют генотип *AABB*. В 1964 г. в Средиземноморье был обнаружен новый вид тетраплоидного овса *A. magna* с генотипом *AACC*, который является важным звеном в эволюции гексаплоидных видов. Все гексаплоидные виды кариотипически неразличимы. Они имеют генотип *AACCDD*. У гексаплоидных и диплоидных видов нет полной гомологии хромосом в геномах *A* и *C*. Геном *A* тетраплоидных видов идентичен геному диплоидных. Происхождение геномов *B* и *D* не установлено.

Задачи и направления селекции. В селекции овса различают четыре основных направления: кормовое зерновое, пищевое зерновое, кормовое укосное и на выпас. В связи с этим задачи селекции многообразны. Общие требования к сортам, возделываемым на зерно: высокая урожайность зерна и отзывчивость на улучшение агрофона; способность давать стабильный урожай по годам; низкий процент пленок, двойных и пустых зерен; скороспелость; устойчивость к полеганию, осыпанию, поражению болезнями и повреждению вредителями; хорошие кормовые и крупяные качества; засухоустойчивость; экологическая пластичность. Эти показатели должны быть присущи сортам интенсивного типа. Кроме того, имеются специфические для каждого направления требования: для кормового зернового - повышенное содержание белка и жира в зерне, сбалансированный аминокислотный состав белка; для пищевого зернового - крупность, выполненность, выравненность зерна, повышенное содержание белка и низкое жира (чтобы при хранении зерно не прогоркало из-за окисления жиров); для кормового укосного - высокий урожай зеленой массы с высоким содержанием белка, хорошая облиственность, повышенный коэффициент размножения, мелкозерность; для использования на выпас - устойчивость к вытаптыванию скотом, быстрое отрастание после скармливания, мелкозерность.

Для правильной организации селекционной работы необходимо определить главные признаки, по которым она будет проводиться, применительно к конкретным почвенно-климатическим и технологическим условиям, поскольку требования к сорту могут быстро меняться.

Необходимое свойство сортов овса для северных районов Нечерноземной зоны РФ, таежной и подтаежной зон Западной и Восточной Сибири - достаточная скороспелость, гарантирующая в любых метеорологических условиях года вызревание зерна до наступления осенних заморозков, а также устойчивость к прорастанию на корню и в валках. При длительном вегетационном периоде посевы овса в данных зонах часто попадают под снег и убирать урожай уже невозможно.

В засушливых районах Поволжья, Центрально-Черноземной зоны, Северного Кавказа, Южного Урала сорта наряду с высокой урожайностью должны обладать устойчивостью к засухе, осыпанию зерна и поражению пыльной головней. Для условий степной и лесостепной зон Сибири необходимы скороспелые сорта, хорошо

переносящие весеннюю засуху, слабо реагирующие на избыточное увлажнение и пониженные температуры в период налива и созревания зерна.

Селекция на урожайность. Считают, что нежелательно повышать урожайность путем увеличения кустистости, так как это приведет к удлинению вегетационного периода, неравномерности созревания, невыравненности зерен и другим нежелательным явлениям. В производственных условиях кустистость не превышает 1,3 и достигает 5...7 продуктивных побегов в разреженных посевах.

Продуктивность метелки складывается из числа зерен в метелке и массы 1000 зерен (у сорта Льговский 1026 она равна 35...40 г). Число зерен в метелке - стабильный сортовой признак. В пределах колоска имеются большие различия по массе одного зерна, что ведет к невыравненности зерен. Признано оптимальным выводить сорта с двумя зернами в колоске. Таким образом, урожайность овса должна повышаться в первую очередь за счет числа колосков в метелке, их озерненности и массы 1000 зерен. Предпочтение следует отдавать полусжатой форме метелки (в метелке при урожайности 2...2,5 т/га и норме высева 6 млн зерен на 1 га имеется 35...45 колосков). На высоком агрофоне метелка способна давать 100...120 колосков. Однако односторонний отбор на продуктивность метелки может привести к увеличению высоты растений и удлинению вегетационного периода. Для предотвращения этого повышают индекс урожая, т. е. увеличивают выход зерна в урожае биологической массы.

Из биологических показателей при селекции на повышение урожайности наибольшее значение имеют выживаемость растений, высокая интенсивность фотосинтеза, продолжительность отдельных фаз развития, устойчивость к отрицательным воздействиям окружающей среды (экологическая пластичность) и др.

Селекция на устойчивость к полеганию. Одновременно с отбором на повышение продуктивности проводят отбор на устойчивость к полеганию. Селекция на этот признак в основном ведет к уменьшению длины стебля и одновременно к увеличению индекса урожая. Овсяная солома - хороший грубый корм, поэтому снижать высоту растений менее чем до 75...80 см нежелательно. На устойчивость к полеганию также оказывают влияние прочность и упругость стебля, толщина и длина нижних междоузлий, степень развития вторичной корневой системы, форма метелки (предпочтительна полусжатая или раскидистая). Донорами устойчивости к полеганию могут быть также и мутантные формы. Устойчивы к нему сорта Горизонт (Россия), Астор (Нидерланды) и др. Селекция на устойчивость к болезням. Селекции овса на иммунитет не уделяли должного внимания. Наиболее часто применяют индивидуальный отбор на провокационных фонах из гибридных или мутантных популяций. Проблема может быть также решена с помощью клеточной селекции. Прежде всего, принимают во внимание неспецифическую (горизонтальную) устойчивость, а затем расоспецифическую (вертикальную). Наиболее вредоносные болезни овса; пыльная головня, корончатая (листовая) ржавчина, линейная (стеблевая) ржавчина, мучнистая роса, вирусная болезнь закукливание и др.

Пыльная головня встречается во всех районах возделывания овса. В СНГ выделено 17 рас возбудителя этой болезни. Наиболее распространены 4-я и 6-я расы, в Западной Сибири - 3-я, в Северном Казахстане - 3, 4, 14 и 19-я расы.

Практически все сорта овса, выведенные в СНГ, поражаются корончатой и стеблевой ржавчиной. Относительно устойчивы Горизонт, Зеленый, Кировский, Кубанский, Льговский 1026. Наиболее устойчивы к ржавчине овес песчаный и византийский. Овсы Средиземноморья отличаются устойчивостью к пыльной головне,

корончатой ржавчине и мучнистой росе. Для создания устойчивых сортов в США, Канаде, Аргентине и Австралии применяют сложную ступенчатую гибридизацию овса посевного с овсом византийским, а также мутагенез.

В некоторых районах овес сильно поражается мучнистой росой. Устойчивость к ней отмечена у овса коротковолосого, вздутого и бородатого. В Сибири и Казахстане распространена вирусная болезнь закукливание.

Селекция на улучшение кормовых качеств зерна. Сорты овса должны обладать выравненным крупным низкопленчатым зерном толстоплодного типа с повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот. В значительной степени ухудшают его качество повышенная пленчатость и двойные зерна. У современных сортов пленчатость очень высокая, выравненность отсутствует, проявляется склонность к образованию двойных зерен, многие из них имеют недостаточно высокое содержание белка.

Методы селекции. В нашей стране ряд современных методов еще не получил широкого применения в селекции овса. Селекционеры редко используют сложные скрещивания, беккроссы, мутагенез, отдаленную гибридизацию, практически не применяют полиплоидию, гаплоидию, анеуплоидию и клеточную селекцию. Недостаточно широко внедряют межвидовую гибридизацию. Поэтому предстоит провести коренную перестройку селекционной работы с овсом

Отбор из местных и селекционных сортов. Большинство сортов отечественной селекции создано методом индивидуального или массового отбора из местных образцов, селекционных сортов отечественной и зарубежной селекции. Наиболее часто применяют индивидуальный отбор. Отбором из местных сортов и форм получены сорта Нарымский 943, Онохойский 547, Сахалинский 1, Советский, Якутский и др. Отбором из селекционных сортов и образцов отечественной и зарубежной селекции созданы сорта Артемовский 107, Геркулес, Кабардинец, Кировский, Кубанский, Омский кормовой, Орел, Писаревский, Синельниковский 14, Таджикский 50, Фаленский 1 и др. Многие сорта получены из образцов неизвестного происхождения: Надежный, Харьковский 596 и др. Методом массового отбора созданы сорта Надежный, Нарымский 943, Сахалинский 1, Таджикский 50, Фаленский 1.

Применение в широких масштабах индивидуального отбора из готовых образцов в селекции овса объясняется сильной подверженностью данной культуры спонтанному мутагенезу и спонтанной гибридизации, а также гексаплоидной природой возделываемых видов: это ведет к очень медленному выщеплению многих рецессивных признаков, не замеченных селекционерами и проявляющихся в более поздних поколениях. В результате отбор из одного и того же сорта или образца на одной или нескольких селекционных станциях приводит к созданию нескольких сортов.

Гибридизация. Основной метод селекции овса во всех странах мира - гибридизация с последующим индивидуальным или массовым отбором. Он позволяет создать и отобрать формы, сочетающие положительные признаки родительских форм. Родительские пары для скрещивания подбирают на основе эколого - географического принципа с учетом элементов продуктивности, прохождения отдельных фаз вегетации, продолжительности вегетационного периода, устойчивости к болезням и вредителям, качества продукции и др.

При межвидовой гибридизации наиболее часто используют 42-хромосомные виды, которые легко скрещиваются между собой, например овес посевной - с византийским, овсюгом обыкновенным, южным и средиземноморским.

Ценными качествами обладают многие гибриды овса посевного с овсом византийским. Примером может служить сорт Льговский 1026. В США путем гибридизации овса византийского с овсюгом обыкновенным созданы сорта универсального использования Рапид и Мейза.

Успешно проходит гибридизация между тетраплоидными видами. Скрещивать разнохромосомные виды труднее. Установлено, что гибридизация овса посевного и византийского с овсом абиссинским, Вавилова и бородатым удается лучше, когда в качестве материнского компонента используют тетраплоидный вид. Гибридизацию гексаплоидных и диплоидных видов осуществляют через посредников, которыми служат тетраплоидные виды. Для получения плодового потомства у гибридов F_1 удваивают число хромосом.

Мутагенез. У овса часто появляются спонтанные мутанты. Хорошо известны фатуоиды. Они по многим признакам похожи на растения сорта, но их зерна имеют подковку, грубые ости и густое опушение. От овсюга фатуоиды отличаются коротким периодом физиологического созревания. У сортов овса византийского выщепляются стерилоиды, похожие на овсюг стерилис. Спонтанно появляются мутации, ведущие к гигантизму. Во многих странах успешно применяют искусственный мутагенез с помощью химических и физических факторов. Очень перспективно опыление овса облученной пылью. Однако этот метод используют недостаточно широко. В нашей стране имеется сорт мутантного происхождения СИР 4, в США - Алямо Х, Флорида 500 и др.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5-9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы основные задачи и направления селекции овса?
2. Каковы основные методы селекции овса?
3. Какие требования предъявляют к сортам кормового зернового, пищевого зернового и кормового укосного направления?
4. Какой показатель наиболее существен при селекции овса на повышение урожайности?

Лекция №7 Проблемы селекция и генетика кукурузы.

Задачи и направления в селекции. Кукуруза - удобный объект для генетических исследований, так как имеет сравнительно небольшое число хромосом ($n = 10$), хорошо различимых по длине, положению центромеры, наличию вздутий и т. д. Иногда в наборе ее хромосом обнаруживаются мелкие добавочные *B*-хромосомы. Кукуруза - одна из первых культур, для которых составлены наиболее полные генетические и цитогенетические карты хромосом. У нее впервые были открыты мобильные генетические элементы. В большей степени изучены гены с четким фенотипическим проявлением. К ним относятся гены структуры эндосперма, вегетативных и генеративных органов, хлорофилльных отклонений и т. д. Хорошо изучены гены, обуславливающие химический состав и структуру эндосперма зерна кукурузы. Наибольшее значение из них имеет ген *o2* (opaque - непрозрачный). Действие данного мутантного гена проявляется в увеличении содержания лизина в 1,5...1,8 раза, а также триптофана, аспарагиновой кислоты и глицина. Наряду с этим снижается содержание глутаминовой кислоты, пролина, лейцина, тирозина и серина по сравнению с белком обычной кукурузы. Изменения биохимического состава зерна высоколизиновой кукурузы связаны с перераспределением белковых фракций: Снижается количество малоценного зеина и увеличивается содержание альбуминовой, глобулиновой и глютелиновой фракций.

Содержание лизина возрастает также под влиянием гена *fl2* (floury - мучнистый), но его действие несколько слабее, чем гена *o2*.

Ген *su1* (sugar - сахарный), имеющийся у сахарной кукурузы, влияет на увеличение содержания водорастворимых полисахаридов, главным образом декстрина, за счет уменьшения доли крахмала в эндосперме. На основе этой мутации ведется селекция линий, гибридов и сортов сахарной кукурузы. Под влиянием гена *sh2* (shrunken - сморщенный) повышается содержание сахаров (до 21...32%) за счет торможения их первичной полимеризации. Объединение в генотипе кукурузы генов *su1* и *sh2* позволяет одновременно увеличить содержание сахаров и водорастворимых полисахаридов.

В крахмале зерна обычной кукурузы содержится до 25...27 % амилозы. Изучено действие ряда генов, обуславливающих увеличение ее количества. Так, ген *du* (dull - тусклый) повышает долю амилозы в крахмале до 35 %, *su2* - до 40, *ae* (amylase extender) - до 60 %. Кукуруза с повышенным содержанием амилозы служит ценным сырьем для производства пленок и волокна.

Присутствие гена *wx* (waxy - восковой) определяет то, что крахмал восковидной кукурузы состоит только из амилопектина. Известно четыре рецессивных неаллельных гена - *bm 1*, *bm2*, *bm3* и *bm4*, которые определяют коричневую окраску центральной жилки листа (brown midrib - коричневая жилка). Биохимическое действие генов *bm* связано со снижением содержания лигнина в вегетативных частях растения. Наиболее заметное уменьшение количества лигнина отмечается у аналогов, содержащих гены *bm1* и *bm 2*.

Изучены гены *lg1*, *lg2* и *lg3* (liguleless leaf - безлигульный лист), определяющие эректоидное расположение листьев у кукурузы. Гены безлигульности используют в селекции с целью создания гибридов кукурузы, пригодных для загущенных посевов.

У кукурузы известно более 20 генов, влияющих на высоту стебля, из которых наибольшее значение для селекции имеет рецессивный ген *br2* (brachytic - укороченный), в гомозиготном состоянии снижающий высоту растений за счет

укорочения междоузлий, расположенных ниже початка. Недостатком низкорослой кукурузы является сближенное расположение листьев, затрудняющее опыление початков и снижающее продуктивность фотосинтеза в результате затенения соседних растений. Поэтому предполагается использовать сочетание генов вертикального расположения листьев с геном *br2*.

При скрещивании форм кукурузы с различной консистенцией эндосперма иногда наблюдают перекрестную несовместимость. Всего у кукурузы выявлено девять гаметофитных факторов, контролирующих избирательность оплодотворения и локализованных в шести группах сцепления. Наиболее изучен ген *Gal* (Gametophyte factor) с тремя аллелями: *Gal*, *Ga - S*, *ga*. При этом пыльца с аллелем *ga* не функционирует на столбиках, гомозиготных по доминантному аллелю *Ga-S*. Если столбики имеют генотипы *Ga - Sgal* и *GalGal*, то совместимость их с пыльцой *ga* наблюдается в отсутствие пыльцы *Ga-S* и *Gal*. Перекрестная несовместимость распространена у сортов и линий лопающейся кукурузы.

Гаметофитную несовместимость предполагается использовать при селекции сортов, линий и гибридов восковидной, сахарной, высокоамилозной и высоколизиновой кукурузы. Для предотвращения засорения пыльцой зубовидной кукурузы, несущей аллель *ga*, необходимо ввести в генотипы этих форм аллели *Gal* и *Ga - 8*. Гаметофитный ген *Ga - 8* можно также использовать для создания генетического барьера нескрещиваемости между диплоидной и тетраплоидной кукурузой, что позволит выращивать их без пространственной изоляции.

Мутацию *ts* (tassel seed - озерненная метелка) определяют около 10 генов, из которых хорошо изучены шесть: *ts1*, *ts2*, *ts4*, *Ts3*, *Ts5* и *Ts6*. Каждый такой ген имеет определенное фенотипическое выражение, образуя метелки различной плотности только с женскими цветками или с женскими и мужскими в различном соотношении.

Выявлена и описана мутация *tb* (teosinte branched – ветвистый как теосинте), в гомозиготном состоянии дающая сильнокустящиеся растения, у которых на боковых побегах вместо початков образуются фертильные метелки.

Введение указанных генов позволит на основе двудомных форм увеличить выход гибридных семян, исключить кастрацию и повысить эффект гетерозиса у кукурузы.

Доминантные гены, контролирующие некоторые признаки листостебельной части растения, а также эндосперма, проявляющиеся в год скрещивания, могут быть использованы для определения гибридности F1.

Задачи и направления селекции. Селекцию кукурузы ведут по многим направлениям с учетом конкретных условий выращивания и способов использования (на зерно, силос, зеленый корм). Необходимо создавать гибриды, различающиеся как по срокам созревания, так и по комплексу хозяйственно ценных признаков.

Селекция на урожайность. Предусмотрено создание гибридов, обеспечивающих при возделывании на богаре урожайность зерна 9... 10 т/га и силосной массы 40...50 т/га при высоком выходе сухих веществ, а в условиях орошения - соответственно 12... 13 и 60...80 т/га. В селекции на повышение урожайности зерна большое значение имеет благоприятное сочетание таких элементов продуктивности, как длина и диаметр початка, число рядов зерен на початке и в ряду, масса 1000 зерен, выход зерна с початка. Один из резервов повышения урожайности зерна кукурузы - увеличение числа початков на растении.

Селекция на двухпочатковость. У двухпочатковых форм образуется меньше бесплодных растений, чем у однопочатковых.

При селекции на двухпочатковость необходимо проводить отборы на сближение сроков цветения метелки и початков, сокращение разрыва в цветении початков, находящихся на одном растении, отбирать линии с початками, выравненными по элементам продуктивности.

Не существует генетических и физиологических препятствий для одновременной селекции на двухпочатковость и другие хозяйственно ценные признаки. Но следует учитывать, что при увеличении числа початков, как правило, возрастает продолжительность вегетационного периода.

Селекция безлигульных гибридов. Это один из резервов повышения урожайности, поскольку такие гибриды пригодны для использования в загущенных посевах (70...120 тыс. против 30...60 тыс. на 1 га при возделывании обычных гибридов). Эректоидное расположение листьев у таких форм способствует лучшему освещению нижних листьев и повышению интенсивности фотосинтеза. Безлигульные гибриды, возможно, найдут наибольшее применение в условиях орошения.

Селекцию и изучение таких гибридов ведут в ряде стран с использованием мутаций *lg1*, *lg2* и *Lg3*. Наиболее перспективное направление использования этих форм - получение новых безлигульных самоопыленных линий с комплексом хозяйственно ценных признаков. Однако по ряду показателей безлигульные аналоги уступают обычной кукурузе, например, они сильнее поражаются пыльной и пузырчатой головней и т. д.

Селекция на скороспелость. В России более половины посевных площадей кукурузы расположено в тех природно - климатических регионах, где ее эффективное выращивание возможно лишь при наличии раннеспелых гибридов. Создание скороспелых гибридов имеет значение и для южных зон кукурузосеяния.

Проблема селекции на скороспелость актуальна не только для нашей страны, но и для всех стран Европы, в которых возделывают кукурузу. Для сравнения гибридов по длине вегетационного периода ФАО разработана шкала из 9 классов скороспелости. Наиболее скороспелые гибриды отнесены к классу 100...200. Продолжительность их вегетационного периода 75...85 дней. Позднеспелые гибриды с длиной вегетационного периода от 145 дней и более отнесены к последнему классу - 900... 1000.

Необходимо создание ранне- и среднеспелых гибридов на силос с содержанием сухого вещества в зеленой массе не менее 25 %, с долей сухого вещества за счет зерновой части на уровне 60 %.

Селекция на холодостойкость. Продвижение кукурузы в новые холодные и увлажненные районы возделывания требует создания скороспелых и одновременно холодостойких гибридов. Между этими признаками существует положительная связь, однако не все скороспелые формы обладают высокой холодостойкостью.

Признак холодостойкости имеет существенное значение и в традиционных регионах возделывания кукурузы как фактор, определяющий возможность более раннего посева кукурузы.

Холодостойкими считают гибриды, которые отличаются энергичным прорастанием, мощными всходами, высокой начальной скоростью роста на холодных и сырых почвах и нормальным ростом при относительно низких температурах.

Для получения холодостойкого гибрида следует применять в качестве материнской устойчивую к холоду самоопыленную линию. Однако от скрещивания двух холодостойких инбредных линий, как правило, получают более холодостойкий простой гибрид.

Селекция на пригодность к механизированной уборке. Пригодность к механизированной уборке определяется устойчивостью к полеганию, высотой прикрепления початка (у многопочатковых гибридов - нижнего хозяйственно годного) и длиной его ножки.

Полегание растений (корневое и стеблевое) у кукурузы обуславливают слабое развитие корневой системы и ломкость стебля, поражение стеблевыми и корневыми гнилями, повреждение кукурузным мотыльком.

Многие гибриды характеризуются низким прикреплением початков (30...50 см), что приводит к потерям зерна при механизированной уборке.

Важное значение имеет положение початка на стебле. Небольшое провисание предохраняет его от переувлажнения, так как влага не затекает под обертку, зерно в таких початках более сухое, чем в вертикально расположенных початках. Однако сильное поникание початка, имеющего длинную ножку, когда его верхушка находится низко над землей (30 см и ниже), может быть причиной поражения плесенью и повреждения грызунами. Поэтому высокое прикрепление початка должно сочетаться с укороченной ножкой, чтобы после поникания его верхушка находилась на высоте не менее 50...60 см от поверхности почвы.

Селекция на пониженную уборочную влажность зерна. Создание таких гибридов - одно из важных направлений в селекции кукурузы. Расчеты ученых ВНИИ кукурузы показывают, что на досушку зерна с 40%-й уборочной влажностью до 13%-й требуется больше энергетических затрат, чем на выращивание урожая. Кроме того, возделывание таких гибридов дает возможность более ранней уборки прямым комбайнированием.

Уборочная влажность зерна - сложный, но высоконаследуемый признак, поэтому подбор исходного материала является определяющим фактором в достижении желаемого результата. Использование линий, зерно которых быстро теряет влагу при созревании, позволяет создавать гибриды с влажностью зерна на 3...4 % ниже, чем у одновременно цветущих, но не обладающих этим признаком гибридов.

Селекция на качество зерна. Основное направление селекции кукурузы в этом отношении - создание гибридов с улучшенным качеством белка, сбалансированного по аминокислотному составу.

Создание методом беккрасса высоколизиновых линий с участием генов *o2* и *fl2* позволило получить гибриды с содержанием белка 14...16 % и лизина в белке 4,5...5 % против 2...2,5 % у обычной кукурузы. Однако такие гибриды уступали по урожайности обычным гибридам на 10...15% вследствие мучнистой структуры эндосперма лизиновой кукурузы, влияющей на снижение массы 1000 зерен и природы зерна.

Для повышения урожайности высоколизиновой кукурузы и улучшения ее по ряду показателей используют генетические методы изменения структуры эндосперма с помощью генных комбинаций *ofl2*, *o2su2*, *o2wx* и подбором модификаторов. Обнаружены юпы - модификаторы, изменяющие морфологию эндосперма, но сохраняющие биохимический эффект гена *o2*. Фенотипическое действие модификаторов проявляется в форме мозаичного эндосперма, когда роговидные участки располагаются среди мучнистых островками. Роговидный эндосперм может быть представлен слоями разной мощности, иногда занимая почти весь его объем.

Поскольку увеличение массы 1000 зерен за счет повышения стекловидности зерна может сопровождаться некоторым снижением содержания лизина, необходимо отбирать формы с нормальным эндоспермом и оптимальным аминокислотным балансом.

Использование этих методов позволило создать оригинальные линии, характеризующиеся модифицированным эндоспермом, повышенным содержанием белка с улучшенным соотношением аминокислот. На основе этих линий получен ряд высоколизиновых гибридов, которые не уступают по урожайности обычным гибридам, а иногда и превосходят их.

Большое значение для улучшения качества корма из кукурузы имеет снижение содержания лигнина. Лигнин - сложный ароматический полимер. Образуя прочные химические связи с целлюлозой, гемицеллюлозой и другими компонентами клетки, он как бы инкрустирует ее стенки и снижает переваримость корма, подавляя действие ферментов.

Селекционную работу на снижение содержания лигнина проводят с использованием мутаций коричневой жилки листа *bm*. Низколигниновые аналоги линий создают методом насыщающих скрещиваний. При этом снижение содержания лигнина в листователльной массе может варьировать от 2,5 до 23,9 %.

Селекция на масличность. Создание гибридов с повышенным содержанием масла - перспективное направление в селекции кукурузы для кормовых, пищевых и медицинских целей. Высокомасличная кукуруза представляет большой интерес в качестве высокоэнергетического корма для животных. Кукурузное масло в 2,5 раза калорийнее крахмала.

В зерне кукурузы содержится 3...5 % масла, причем 60...80 % его приходится на зародыш. В зародыше кукурузы содержится 23,3 % белка, 6,1 % лизина и 1,2 % триптофана, а в эндосперме - соответственно 9,5, 1,6 и 0,3 %. Поэтому при создании гибридов с повышенным сбором масла отбирают формы с более крупными зародышами. Селекцию на крупный зародыш следует проводить с использованием материала, отобранного по урожайности и другим ценным признакам.

Селекция на засухоустойчивость и жаростойкость. Это важнейшее направление селекции. Высокие температуры, низкая влажность и недостаток влаги в почве приводят к увеличению числа беспочатковых растений, снижению озерненности початка и массы 1000 зерен.

В селекции на засухоустойчивость очень большое значение имеет создание короткостебельных и двухпочатковых гибридов.

Селекция на устойчивость к болезням и вредителям. Создание и внедрение в производство гибридов кукурузы с комплексной устойчивостью к болезням и вредителям затрудняется тем, что у кукурузы насчитывается свыше 40 различных болезней, значительное число которых вызывается грибами, а также бактериями и вирусами.

Повсеместно распространена пузырчатая головня, которая может поражать все надземные части растения. При поражении пыльной головней початок превращается в массу спор.

Среди болезней кукурузы фузариозной этиологии особое положение занимает фузариоз початков. Наибольшую опасность представляет *F. graminearum*. Второе место по патогенности занимает *F. moniliforme*.

Значительный вред наносит гельминтоспориоз. Во влажных районах кукурузосеяния распространен гельминтоспориоз северный, который может снижать урожайность более чем на 60 %.

Поражается кукуруза ржавчиной, ложной мучнистой росой, а также вирусными болезнями - полосатостью и крапчатостью листьев.

Кукурузу повреждают свыше 25 вредителей, среди которых наиболее опасен кукурузный, или стеблевой, мотылек. Гусеницы его повреждают листья, выедают зерна, ткани стебля, стержней и ножек початков. Значительный ущерб причиняет кукурузная, или листовая, тля, вызывающая шуплость зерна. При возделывании кукурузы в северных районах - в Нечерноземной зоне РФ - большой вред наносит шведская муха. Повреждают кукурузу различные виды совков, среди которых особо следует отметить хлопковую совку.

Из-за тесной связи показателей поврежденности початков и распространения болезней ведутся поиски и создание линий и гибридов, устойчивых одновременно к вредителям и болезням.

Методы селекции. До конца XIX в. главным методом селекционной работы с кукурузой был массовый отбор лучших растений по признакам початка. Таким методом создано значительное число сортов кукурузы.

В 90-х годах XIX в. разработали початкорядный метод, или индивидуальный отбор, при котором проводили отбор лучших початков и высевали семена от них отдельными рядками, оценивая потомство. Однако этот метод оказался малоэффективным при селекции на урожайность.

Значительным шагом вперед стал метод межсортовой гибридизации. Первоначально метод применяли для создания новых сортов, а впоследствии - для использования гетерозиса в F_1 . Однако увеличение урожайности межсортовых гибридов по сравнению с родительскими сортами, как правило, было незначительным и редко достигало 15...20%.

Наибольший эффект гетерозиса был обнаружен при скрещивании самоопыленных линий кукурузы. Это открытие положило начало использованию метода межлинейной гибридизации кукурузы - основного направления селекции данной культуры. Лучшие современные гибриды превышают старые сорта по урожаю зерна в 2 раза и более.

В качестве исходного материала для создания гетерозисных гибридов кукурузы используют самоопыленные линии. Поэтому первый этап в селекции на гетерозис - получение самоопыленных линий. Это не менее науко- и трудоемкий процесс, чем создание самого гетерозисного гибрида. Поэтому во всех странах к категории охраняемых законом селекционных достижений относят как гибриды, так и созданные селекционерами самоопыленные линии.

Существует ряд методов, применяемых для этих целей, среди них наиболее распространен стандартный метод. Сущность его заключается в проведении принудительного самоопыления растений в течение шести - семи поколений, которое сочетают с отбором линий по комплексу ценных признаков. Линии $I_6...I_7$ и т. д. - наиболее распространенные в литературе символы для обозначения поколений самоопыленных линий, заменившие используемые ранее I_1 , I_2 и т.д.) достаточно однородны по морфологическим признакам.

В 1-й год работы осуществляют самоопыление в объеме, который определяется генетическими особенностями исходного материала. При закладке линий на межлинейных гибридах подвергают самоопылению 20...50 растений, а при использовании сортов, межсортовых, сортолинейных гибридов, синтетиков - 100...200 растений, чтобы охватить, возможно, большее число биотипов популяции. В I_1 выбраковывают нежелательные растения и початки. Во 2-й год от каждого самоопыленного початка высевают 25...30 зерен в один рядок и проводят самоопыление лучших пяти - восьми растений. После проведения браковки для дальнейшей работы оставляют три - пять лучших початков.

На 3-й год от каждой семьи высевают семена трех - пяти початков отдельными рядками. Проводят браковку и на лучших рядках подвергают растения самоопылению с последующим отбором трех - пяти початков на этих делянках.

В последующие годы (4, 5, 6 и 7-й) продолжают самоопыление лучших растений и отбор до тех пор, пока не наступит выравненность по признакам растения и початка. Параллельно с созданием линий стандартным методом проводят оценку их комбинационной способности или тестирование, т.е. скрещивание с тестером - анализатором. При использовании стандартного метода из свободноопыляющихся сортов в ряде ку-курузосеющих стран были созданы линии, которые называются линиями I - цикла. Значительное число таких линий до сих пор широко используется в селекции и входит в состав производственных гибридов.

Оценку комбинационной способности линий в процессе создания их стандартным методом обычно начинают с $I_3...I_4$. Однако изучение линий на комбинационную способность в ранних поколениях инбридинга (I_1) дает возможность к $I_5... I_6$ выявить перспективные гетерозисные комбинации. Использование этого приема позволяет значительно ускорить селекционный процесс. Результативность работы в немалой степени зависит от выбора тестера. Поскольку тестеры являются родительскими компонентами будущих гибридов, они должны обладать высокой комбинационной способностью, продуктивностью, устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды.

В дальнейшем для создания новых самоопыленных линий с высокой ОКС и СКС в качестве исходного материала стали использовать высокоурожайные простые и двойные межлинейные гибриды. Созданные таким образом линии называют линиями II цикла.

Кумулятивная селекция. Как метод ее используют для получения улучшенных линий. Самоопыленные линии, созданные стандартным методом, испытывают на комбинационную способность после $I_3... I_5$, отбирают лучшие и скрещивают их между собой. Гибридные растения, полученные от этих скрещиваний, вновь подвергают самоопылению в течение трех - пяти поколений с использованием стандартного метода и скрещивают с тестером для определения комбинационной способности. Скрещивание и самоопыление лучших по комбинационной способности линий повторяют несколько раз, благодаря чему происходит накопление генов, определяющих высокую урожайность. Таким образом, можно получить линии, служащие родительскими формами высокогетерозисных гибридов.

Метод возвратных скрещиваний. Его используют в селекционной работе для улучшения существующих линий по ряду признаков, например по содержанию белка, лизина, масла в зерне, устойчивости к некоторым болезням.

Этот метод наиболее эффективен в тех случаях, когда признак, по которому улучшается линия, наследуется моногенно. Насыщающие скрещивания проводят 5...6 лет. При этом после каждого беккросса отбирают растения, сходные с повторяющейся линией и обладающие ценным признаком, по которому их улучшают. Если признак, по которому улучшают линию, наследуется рецессивно, то одновременно с беккроссом проводят контрольное самоопыление. Для дальнейшей работы отбирают линии, несущие в генотипе желаемые гены. После пяти - шести беккроссов проводят самоопыление для закрепления у линии новых признаков.

Этим методом создают высоколизиновые аналоги, линии с эректоидным расположением листьев и др.

Метод возвратных скрещиваний можно применять для повышения продуктивности линий, для этого достаточно провести два - три возвратных скрещивания с последующим отбором по продуктивности и фенотипическому сходству с улучшаемой линией.

Метод гаплоидии. Использование этого метода дает возможность получить константные гомозиготные линии всего за 2 года. Работа по созданию таких линий состоит из двух этапов:

- получение и выделение гаплоидов;
- диплоидизация гаплоидов.

Гаплоиды получают путем скрещивания специально подобранных исходных линий. В качестве материнского компонента используют линии, обладающие повышенной склонностью к гаплоидному партеногенезу, а в качестве источника пыльцы - маркеры (метчики) Чейза, несущие доминантные признаки окраски корешков или растения.

В качестве метчиков используют Коричневый (*aBPICR - gLg3*) и Пурпурный (*ABPICR - g*) тестеры, которые определяют у маркируемого материала пурпурную или синюю окраску алейронового слоя и пурпурную окраску корешков проростков. Маркер пурпурной плюмулы (*APu1Pu2*) имеет лишь один сигнальный признак - окрашенную в пурпурный цвет плюмулу (одна из частей зародыша - почечка). Наиболее эффективный метчик - маркер пурпурного зародыша (*ACR - njpr*). При опылении линий пыльцой этого маркера завязываются семена с окрашенными зернами, гаплоиды выделяют по неокрашенному зародышу и окрашенному алейроновому слою. В других случаях гаплоиды можно выявить по отсутствию окраски зародышевых корешков у прорастающих зерен. В дальнейшем число хромосом у предполагаемых гаплоидов контролируют цитологически на зафиксированных кончиках корешков.

Наибольшие трудности связаны с диплоидизацией гаплоидов и получением у них самоопыленного потомства. Спонтанное удвоение хромосом происходит редко. Наиболее распространенный способ удвоения хромосом - обработка гаплоидных растений 0,1...0,2%-м раствором колхицина. В фазе 2...3 либо 3...4 листьев с помощью медицинского шприца проводят двукратную инъекцию в апикальную зону. На следующий год автодиплоидные линии включают в тестерные скрещивания для определения комбинационной способности.

Несмотря на то, что получение константных линий кукурузы методом гаплоидии интенсивно изучается во всем мире, практического применения в селекции гетерозисных гибридов кукурузы он пока еще не получил. Это объясняется трудностями получения гаплоидов в большом объеме и перевода их на диплоидный уровень, а также чрезвычайно низкой частотой встречаемости гомозиготных (константных) линий с высокой комбинационной способностью. На сегодняшний день она составляет примерно 0,1 %.

Рекуррентный (периодический) отбор. Проведение рекуррентного отбора на ОКС на ранних этапах самоопыления предусматривает использование повторных рекомбинаций, получаемых от скрещивания отобранных лучших генотипов, для повышения концентрации желательных генов в популяции. Созданные таким образом, улучшенные популяции разных циклов используют, прежде всего, для получения новых улучшенных самоопыленных линий, а в отдельных случаях и непосредственно для выращивания в производстве. Исходной популяцией для проведения рекуррентного отбора могут служить свободноопыляющийся сорт, гибрид (простой, двойной и т. д.) и другие материалы. В 1-й год отдельные растения исходной популяции, отобранные по хозяйственно ценным признакам, подвергают самоопылению и одновременно

скрещивают с тестером. При этом часть пыльцы наносят на свой початок, остальную используют для опыления нескольких растений тестера. Испытываемое растение может служить и материнским, если оно имеет два початка: один используют для самоопыления, другой - для скрещивания с тестером.

На следующий год выращивают потомства от тестерных скрещиваний и испытывают их на ОКС по урожайности, выделяя, таким образом, лучшие линии.

Семена лучших самоопыленных линий I_1 высевают на 3-й год для получения синтетика (улучшенной популяции) двумя способами: 1) составляют смесь из одинаковых количеств семян лучших линий для свободного переопыления; 2) лучшие линии высевают на отдельных рядках и вручную проводят скрещивания по диаллельной схеме.

Полученные тем или другим способом семена синтетика 1 от первой рекомбинации смешивают в равных количествах и высевают на следующий год. Это исходный материал для второго цикла рекуррентного отбора, который проводят, если в сравнительном испытании синтетика 1 обнаружено его превосходство над исходным материалом, что свидетельствует об успехе отбора. Цикл селекции может продолжаться 4 года, если в 1-й год работы растения подвергают самоопылению, а на следующий год - проводят скрещивание потомств с тестером. Семена синтетика - рекомбинанта можно получать в теплице, в этом случае на один цикл селекции потребуется 2 года.

Реципрокный рекуррентный отбор. Этот метод служит для одновременной оценки общей и специфической комбинационной способности. Его используют при наличии аддитивной и неаддитивной вариации. Причем степень доминирования наиболее важного из всех признаков, по которым ведут отбор, должна быть больше 1. Реципрокный повторяющийся отбор сходен с рекуррентным отбором на ОКС. Различие состоит в том, что отбор одновременно проводят в двух генетически различающихся популяциях (A и B), которые служат друг для друга сортом - тестером.

Индукцированный мутагенез. Для дальнейшего улучшения линий начало развиваться направление по использованию индуцированного мутагенеза. Применяют как физические, так и химические мутагены.

При использовании гамма - излучения сухие семена линий, сортов и гибридов обрабатывают в дозе 100...200 Гр, недозревшие метелки за 4...5 дней до высыпания пыльцы - 12... 15 и пыльцу - 30...45 Гр.

Из химических мутагенов широко применяют N-нитрозозтил - мочевины (НЭМ), N-нитрозометилмочевину (НММ), 1,4-нитрозо-диметилмочевину (НДММ), 1,4-бис-диазоацетилбутан (ДАБ) и др.

Получены мутации кукурузы, затрагивающие разнообразные признаки: формы с высокой продуктивностью, повышенным содержанием белка, лизина и триптофана, скороспелые, устойчивые к болезням и вредителям и т. д. Индуцированный мутагенез при селекции на устойчивость более перспективен, чем метод беккрасса, при котором могут переноситься нежелательные признаки от других генотипов.

В селекционных учреждениях с участием мутантных линий создан ряд экспериментальных гибридов, проходящих испытания.

Межродовая гибридизация. Один из источников получения разнообразного и ценного материала для селекции - межродовая гибридизация кукурузы с теосинте и трипсакумом. Гибриды, полученные методом отдаленных скрещиваний с последующим беккроссированием, самоопылением и отбором, могут быть использованы для улучшения кукурузы.

Наибольшие успехи достигнуты при скрещивании кукурузы с теосинте. Из гибридных популяций отобраны линии, превосходящие исходные формы по содержанию белка в зерне, урожайности, числу початков на растении и облиственности.

Гибридизацию с трипсакумом проводят для передачи кукурузе некоторых ценных свойств этого растения: холодостойкости, высокого содержания белка, кустистости и устойчивости к болезням. Изучают также возможность придания кукурузе способности к регулярному апомиктическому размножению, которая позволила бы закрепить эффект гетерозиса в ряде последующих поколений и удешевить производство семян. Разработаны приемы для преодоления нескрещиваемости этих культур. Так, при опылении кукурузы пылью трипсакума предварительно подрезают столбики, чтобы пылевые трубки могли достигнуть зародышевых мешков.

Полиплоидия. В мировой практике тетраплоидная кукуруза была впервые получена в 1932 г. В бывшем СССР эти работы были начаты в конце 50-х годов прошлого века с целью использования тетраплоидов для закрепления гетерозиса. Известно, что тетраплоиды (4x) во 2-м и последующих поколениях дают большой процент гетерозигот, это и обеспечивает сохранение эффекта гетерозиса. Однако по продуктивности тетраплоидные формы кукурузы и их гибриды уступают исходным диплоидным. Основная причина пониженной продуктивности тетраплоидной кукурузы - череззерница как следствие нарушения мейоза.

Полиплоидию у кукурузы используют при проведении межродовых скрещиваний.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каково значение экзотических рас в селекции кукурузы?
2. Какие гены определяют высокое качество зерна и силоса кукурузы?
3. Какие методы используют при создании самоопыленных линий?
4. С помощью каких методов проводят улучшение линий?
5. В чем сущность метода рекуррентного отбора?
6. Чем отличается рекуррентный отбор на ОКС и СКС?
7. Что такое фенотипический рекуррентный отбор?

Лекция №8 Гетерозисная селекция кукурузы.

Типы гибридов. При перекомбинации самоопыленных линий кукурузы получают разные типы гибридов. В скрещивание иногда включают и сорта.

Из всех перечисленных типов гибридов в нашей стране возделывают главным образом простые межлинейные, трехлинейные и двойные межлинейные гибриды, а также простые и трехлинейные модифицированные гибриды.

Наиболее просто создавать простые межлинейные гибриды. Они отличаются выравненностью, дружным созреванием и более высоким, чем у исходных форм, качеством продукции. В нашей стране наибольшее распространение получили Краснодарский 303 ТВ, Пионер 3978 М и др. Но в связи с низкой и неустойчивой урожайностью исходных самоопыленных линий семеноводство и возделывание простых гибридов на товарное зерно рентабельны только в благоприятных по агроклиматическим условиям зонах или при орошении.

Для повышения урожайности родительских форм и адаптивности гибридной кукурузы проводят усложнение гибридов путем предварительных сестринских скрещиваний. По генотипу такие гибриды сходны с обычными простыми, по структуре семеноводства - с трехлинейными или двойными. Урожайность сестринских гибридов на 30...50 % выше, чем у исходных самоопыленных линий.

В менее благоприятных почвенно - климатических условиях, в которых семеноводство простых гибридов ненадежно и нерентабельно, выгоднее возделывать трехлинейные и двойные межлинейные гибриды. Семенную продукцию у них получают с высокоурожайных материнских простых гибридов, превышающих по продуктивности исходные самоопыленные линии в 2...3 раза.

Для повышения эффективности семеноводства кукурузы Ю. К. Кобелевым в СГИ (г. Одесса) был разработан метод создания сложных гибридов, согласно которому в качестве материнской формы используют не простой, а трехлинейный гибрид, а в отдельных случаях, в частности при селекции раннеспелых гибридов, - четырехлинейный или линейно - сортовой. Такие материнские гибриды характеризуются высокой урожайностью и адаптивностью. При этом возрастает рентабельность семеноводства и родительских форм, а не только в последнем его звене, т. е. при получении товарных гибридов. В результате резко повышаются коэффициент размножения семян родительских форм, экономичность и надежность производства семян во всех звеньях семеноводства.

Широкое распространение гибридов кукурузы в производстве стало возможным благодаря цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС). Использование ЦМС дало огромный экономический эффект за счет существенного снижения затрат ручного труда на производство семян.

Согласно гипотезе Джонса, ЦМС контролируется плазмемно - ядерной системой, включающей плазмогены (специфические элементы цитоплазмы, способные к саморепродукции и передающиеся через цитоплазму материнской формы), и генами, локализованными в хромосомах ядра. Стерильность пыльцы проявляется только при сочетании «стерильной» (S) цитоплазмы с ядерными генами *rf* рецессивном состоянии. В доминантном же состоянии гены *Rf* подавляют действие S - цитоплазмы, не изменяя ее структуру, и восстанавливают фертильность пыльцы.

В настоящее время широко используют следующие типы ЦМС: M (S) - молдавский и C - парагвайский. Техасский тип стерильности (T) в связи с эпифитотией *H. maydis* -

южного гельминтоспориоза расы Т - был запрещен к применению в США с 1970, а в РФ - с 1990 г. Ведутся работы по изучению и внедрению в практику и других типов ЦМС: *SD, EK, Vt, MI, 8, K, 1и CA*.

Как уже отмечалось, фертильность восстанавливается при наличии доминантных генов *Rf* независимо от *S* - или *N* - цитоплазмы. Для ЦМС типа Т известны гены восстановления фертильности *Rf1* и *Rf12*, для типа М – *Rf3* для типа С - *Rf4, Rf5* и *Rf6*. Наиболее рационально использование разных типов ЦМС.

Перевод гибридов кукурузы на стерильную основу предполагает наличие системы источник ЦМС (*цум^Srfrf*) - закрепитель стерильности (*цум^Nrfrf*) - восстановитель фертильности (*цум^{S,N}RfRf*). Для этого необходимо оценить по реакции на цитоплазматическую мужскую стерильность новые линии, используемые как родительские формы в перспективных гибридах. Оценку проводят путем скрещивания изучаемой линии с источником стерильности, который становится тестером.

На нити початка тестера наносят смесь пыльцы с 5... 10 растений изучаемой линии. На следующий год потомства от таких скрещиваний высевают на делянки и проводят учеты степени фертильности. При этом линии могут характеризоваться как закрепители стерильности - по полной стерильности потомства, восстановители фертильности - по фертильности потомства и линии - полувосстановители - по потомству, состоящему из фертильных и стерильных растений. Для дальнейшей работы отбирают две первые группы линий.

Создают стерильные аналоги материнских форм и аналоги восстановителей фертильности методом насыщающих скрещиваний. Подбирать источники стерильности или фертильности необходимо с учетом их вегетационного периода и других признаков, а также происхождения, чтобы избежать генетического родства с другой формой данного гибрида

Полученный стерильный аналог линии *A* (*A¹*), который имеет стерильную цитоплазму и примерно 98,44 % ядерного материала линии *A*, размножают на изолированном участке путем посева чередующимися рядками с фертильной линией *A*.

Поскольку подавляющее большинство линий кукурузы (94...96 %) имеет рецессивные аллели генов - восстановителей фертильности, создание стерильных аналогов не вызывает больших затруднений.

Селекция линий - аналогов восстановителей фертильности более сложна. Это объясняется тем, что только 4...6 % имеющихся в распоряжении селекционеров линий обладает способностью восстанавливать фертильность. Кроме того, при скрещивании восстановителя фертильности с несколькими стерильными формами, обладающими одним типом ЦМС, гибридные потомства могут обнаруживать разную степень восстановления фертильности.

При создании аналогов восстановителей используют широко известные ценные линии и ведут поиск новых среди линий, создаваемых разными методами.

Существует несколько схем создания линий - аналогов восстановителей. В зависимости от типа гибрида, типа стерильности и наличия линий, различных по признаку фертильность - стерильность, используется та или иная схема работы.

Поскольку все растения в потомстве первого беккросса фертильны, а восстановительной способностью обладают лишь 50 % из них, то до проведения второго насыщающего скрещивания необходима проверка их на эту способность, т. е. на содержание гена *Rf*.

Для этого каждое растение потомства первого беккросса скрещивают со стерильным анализатором ($zum^S rfrf$). Для дальнейшего насыщения используют растения, обладающие геном Rf .

После 5...6 беккроссов с параллельной проверкой на восстановительную способность выделенные растения дважды подвергают самоопылению в сочетании с анализирующим скрещиванием и отбором полностью фертильных форм.

Из-за необходимости проведения большого числа насыщающих и анализирующих скрещиваний эта схема трудоемка и растянута во времени. Поэтому часто используют схему создания аналога восстановителя фертильности линии А на стерильной основе.

На 6-й и 7-й годы проводят самоопыление, отбор и последующее размножение восстановителя. Данная схема представляет собой вариант, когда используется готовая линия - восстановитель фертильности на стерильной цитоплазме. В этом случае можно одновременно создавать не только аналог - восстановитель линии А, но и ее стерильный аналог.

Преимущество этой схемы заключается в том, что не нужно проводить проверки на восстановительную способность, так как растения, несущие ген Rf , андрофертильны, а особи без доминантного аллеля мужски стерильны. В то же время результаты исследований показали, что использование стерильной цитоплазмы может в дальнейшем приводить к потере восстановительной способности у создаваемых аналогов.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каково значение экзотических рас в селекции кукурузы?
2. Какие гены определяют высокое качество зерна и силоса кукурузы?
3. Какие методы используют при создании самоопыленных линий?
4. С помощью каких методов проводят улучшение линий?
5. В чем сущность метода рекуррентного отбора?
6. Чем отличается рекуррентный отбор на ОКС и СКС?
7. Что такое фенотипический рекуррентный отбор?

Лекция №9 Проблемы селекции и генетики проса

Наследование морфологических и хозяйственно-ценных признаков. Виды рода *Panicum* представлены полиплоидными рядами с основными числами 7, 9, 10. *P. miliaceum* L. относится к самому многочисленному ряду с основным числом 9 ($2n = 18, 36, 54, 72$) и является естественным тетраплоидом ($2n = 4x=36$). По своей генетической природе просо - аллотетраплоид с функциональной диплоидией. Об этом свидетельствует наличие по ряду признаков дубликатных генов, некоторое морфологическое сходство хромосом четверками и расщепление по всем изученным признакам в соотношениях, свойственных только диплоидным формам.

Геномный состав проса до сих пор не изучен. Тетраплоидность его генома затрудняет идентификацию генов и выявление генетических связей между ними.

У проса ряд признаков контролируется одним доминантным геном. В первую очередь это относится к такому важному признаку, как устойчивость к головне (*Sporisorium destruens* Yanky). Выявлено 8 генов устойчивости (*Sp*). Все они принадлежат к одной группе сцепления, следовательно, либо у проса устойчивость к головне обусловлена блоком тесно сцепленных аллелей, из которых только один обеспечивает защиту от определенной расы патогена, либо все идентифицированные факторы - аллеломорфы одного и того же базигена. Предполагается наличие в генотипах проса и генов - модификаторов, однако их действие не изучено. Характер наследования окраски зерна достаточно сложный. За синтез каштанового, красного и желтого пигментов отвечают доминантные аллели неаллельных генов *D* (dark), *Y* (yellow), *R* (reed) с эпистатично-гиистатичным характером взаимодействия - $D > Y > R$. У разных форм с рецессивными аллелями гена *D* синтез темного пигмента полностью не блокируется, что обуславливает разнообразие по степени затемненности основного пигмента у красно- и желтозерных форм.

Белая и кремовая окраска грубопленчатых форм контролируется доминантными аллелями двух полуэпистатичных генов *C1* и *C2* (cororlles), которые во взаимодействии с доминантными аллелями третьего независимого и комплементарного к ним гена-ингибитора *Cf^c* (cofactor cororlles) способны подавлять синтез цветных пигментов (осветлять их) на всей поверхности пленок зерна. Появление цветного пигмента только в центральной выпуклой части пленок, часто на осветленном фоне основной окраски, указывает на присутствие в генотипе мутантного доминантного гена *C^{sp}* (spoot cororlles).

Иная природа и иной генетический контроль у белой окраски тонкопленчатых форм проса. Тонкопленчатость контролируется доминантными аллелями гена *I^{pl}* (Inhibitor palea), который подавляет не синтез пигментов, а образование слоев клеток, в которых могут откладываться пигменты. Поэтому тонкопленчатые формы проса могут различаться по окраске.

По типу крахмала сорта проса делят на две группы: с обычным и восковидным эндоспермом. Крахмал обычных сортов состоит из амилопектина (75...78 %) и амилозы (22...25 %), а сортов с восковидным эндоспермом - почти полностью из амилопектина. Установлено, что обычный тип крахмала у проса контролируется доминантными аллелями гена *Wx*, а амилопектиновый - его рецессивными аллелями. В генотипе различных сортов могут присутствовать один *Wx*-ген или два (*Wx1* и *Wx2*). Поскольку в эндосперме обычных сортов проса имеются молекулы крахмала обоих типов, можно

заклЮчить, что доминантные аллели гена *Wx* у таких форм функционируют только на определенном этапе.

Тип метелки зависит от наличия подушечек у основания веточек, числа веточек и их длины, причем все три признака наследуются более или менее независимо. Наличие подушечек контролируется доминантными аллелями двух комплементарных генов *Pw1* и *Pw 2*. Разная степень выраженности подушечек у генотипов свидетельствует о возможном наличии у проса нескольких генов *Pw* либо серии множественных аллелей генов *Pw1* и *Pw 2*. Не исключено присутствие в генотипе генов - ингибиторов. Могаровидный тип метелки - рецессивный признак и наследуется монофакториально.

За длину веточек метелки отвечают, по меньшей мере, два гена *Br1* и *Br2* (branch), которые действуют аддитивно. Не исключена возможность существования и серии аллелей этих генов.

Продолжительность вегетационного периода у проса контролируется взаимодействием двух пар аллелей *E1* и *E2* (*ea1y*), действующих кумулятивно, а возможно, и комплементарно с другими генами. Не исключено наличие гена - ингибитора *I^E* (Inhibitor E) или группы генов с его участием.

Высота растения проса определяется по крайней мере двумя основными генами *H1* и *H2* (*nigt*), которые действуют аддитивно. С генами *H1* и *H2* сцеплены гены *Br1* и *Br2*. Встречаются исключительно высокорослые (до 2 м) позднеспелые формы с очень длинной метелкой, которые передают признак высокорослое монофакториально.

Крупность зерна контролируется аддитивным взаимодействием нескольких генов. Наиболее крупнозерные формы несут рецессивные аллели этих генов *gr1*, *gr2* и *gr3*.

Подавляющее число признаков у проса контролируются полигенными системами преимущественно с аддитивным характером взаимодействия генов.

Задачи и направления селекции. В селекции проса выделяют крупяное и кормовое направления, а также создание сортов специального назначения. Основное направление - создание сортов для производства крупы. Они должны обладать максимально высокой урожайностью (4...5,5 т/га), обеспечивать выход крупы с отличными технологическими и потребительскими качествами.

Сорта кормового направления должны отличаться быстрым ростом и развитием в первой половине вегетации, высокорослостью и хорошей облиственностью растений, давать высокий урожай зеленой массы (35...40 т/га) и сена (8...9 т/га) с повышенным содержанием питательных веществ и высокой усвояемостью.

Для специальных целей могут быть созданы сорта проса, крахмал которых целиком состоит из амилопектина или, наоборот, только из амилозы. Возможна селекция на повышенное содержание жира, витаминов, милиацина, амилазы, различные качественные показатели.

Особые требования предъявляют к сортам, предназначенным для пожнивных и поукосных посевов. Они должны формировать урожай в течение 60...65 дней, отличаться приспособленностью к определенному уровню земледелия, обладать устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам.

Создание сорта крупяного направления предусматривает достижение высоких продуктивности и качества зерна, а также устойчивости к болезням и вредителям.

Селекция на урожайность. Основные компоненты урожайности проса - продуктивность одного растения и число продуктивных стеблей на 1 м². При отборе растений из гибридных популяций особое внимание обращают на продуктивную кустистость, высоту растения, характер расположения листьев, гармоничность развития метелки, ее озерненность и крупность зерна. Установлена высокая положительная

корреляция между массой зерна с главной метелки и ее общей массой, что позволяет отбирать высокопродуктивные растения по общей массе метелки, даже не производя предварительный обмолот. Такой отбор прост и технологичен. Эффективность отбора по крупности зерна при глазомерной оценке достаточна высока. Отбор крупнозерных форм у проса наиболее вероятен не ранее чем в F_3 , или F_4 .

Наряду с высокой урожайностью сорта проса должны характеризоваться пластичностью, одновременным созревaniem зерен в метелках и их хорошей озерненностью.

Селекция на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам среды. Особое внимание следует уделять созданию сортов проса, устойчивых к пониженным температурам и засухе.

Просо - растение с C_4 - типом фотосинтеза. Как и другие виды растений такого типа (кукуруза, сахарный тростник и т.д.), оно очень требовательно к теплу и крайне чувствительно к его недостатку. Массовый отбор холодостойких растений возможен путем проращивания семян на низкотемпературном фоне в условиях лаборатории или в климакамерах. Более жесткий отбор по этому признаку происходит в поле при проведении раннего посева. Степень холодостойкости растений оценивают по таким показателям, как полевая всхожесть, темпы роста растений, интенсивность фотосинтеза, образование и развитие генеративных органов, и продуктивность растения.

Засухоустойчивые формы оценивают и отбирают на всех этапах селекционного процесса. Хорошие результаты дает метод проращивания семян в растворах сахарозы. В полевых условиях степень засухоустойчивости определяют по следующим показателям: темпы роста корневой системы в фазе кущения, характер и скорость увядания листьев при недостатке влаги в почве и в условиях воздушной засухи, озерненность метелок и выполненность зерна.

Селекция в этом направлении особенно важна при создании сортов для возделывания в летних поукосных и пожнивных посевах или после уборки ранних овощных культур.

Селекция на устойчивость к болезням и вредителям. Просо страдает от сравнительно немногих болезней, поражающих всходы, стебли, листья и зерновки. К наиболее вредоносным и распространенным грибным заболеваниям проса относятся головня обыкновенная и гельминтоспориоз, а к бактериальным - некротический меланоз ядер и бактериоз листьев.

Устойчивость к головне - доминантный признак, поэтому для создания иммунных сортов рекомендуют использовать метод полных и неполных беккроссов, конвергентные скрещивания и отбор на инфекционном фоне. На территории России выявлено 17 рас возбудителя головни проса и 8 генов устойчивости S_p к патогену. Первые иммунные к головне сорта (Веселоподолянское 632, Саратовское 2, Саратовское 3 и другие, полученные с их участием), были надежно защищены геном устойчивости $S_p 1$ и долгое время сохраняли иммунитет к расам 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. С появлением расы 2 эта устойчивость была утрачена и возникла необходимость в сортах с новым расоспеци-фичным иммунитетом, то есть имеющих в своем генотипе гены $S_p 2$, $S_p 3$, $S_p 4$ и др.

Объединение тесно сцепленных генов резистентности S_p в одном генотипе связано с огромными трудностями. Более результативно и экологически безопасно - возделывание сортосмесей проса, состоящих из компонентов с различными генами устойчивости или мультилинейных сортов. Первый вариант пока не может быть реализован из-за отсут-

ствия необходимого набора морфологически сходных сортов с различными S_p - генами. Создание мультилинейных сортов проса также требует получения различающихся по резистентности биологически совместимых и фенотипически выравненных аналогов или изогенных линий на основе лучших сортов либо перспективных форм и обоснования количественного соотношения этих компонентов в сорте. Определенные успехи в этом направлении уже достигнуты. Во ВНИИЗБК создан первый мультилинейный сорт проса Квартет. Он состоит из четырех линий - аналогов с доминантными генами ра-специфической устойчивости к головне $S_p 1$, $S_p 3$, $S_p 4$.

Возделываемые в производстве сорта проса существенно различаются по степени поражения меланозом (подпленочное заболевание ядер зерновок). Заболевание проявляется в форме поверхностных пятен на ядрах зерновок вследствие заражения комплексом полусапрофитных бактерий и грибов. Основные переносчики бактерий, вызывающих некротический меланоз, - цикадки и клопики. Поражение проса меланозом приводит к резкому снижению качества зерна. Ядра становятся хрупкими, дробятся при переработке на крупу. Ухудшаются вкусовые качества и кулинарные достоинства пшена. В пораженных ядрах изменяется химический состав эндосперма. Каша из зерна, содержащего более 1 % черных ядер, лишена типичного пшеничного аромата и вкуса, имеет грязный цвет, вязкую и полувязкую консистенцию. Установлен полигенный характер наследования устойчивости к меланозу. Полностью устойчивых сортов пока нет. Наиболее эффективный метод повышения устойчивости к меланозу - отбор, по этому признаку начиная с ранних этапов селекции, имеет в условиях жесткого естественного или искусственно созданного инфекционного фона. Следует учитывать, что на степень поражения меланозом заметное влияние оказывают тип пленчатости, форма и крупность зерна, а также плотность закрытия ядер пленками.

Из насекомых просо повреждают просяной комарик, хлебный клоп, кукурузный мотылек (гусеницы), хлебная полосатая блоха, просяная жужелица. Существенный вред наносят несколько видов цикадок, полевой клопик, просяная мушка, а также трипсы и просяная моль. Сорт, устойчивых к повреждению этими вредителями, пока не создано.

Селекция на повышение качества зерна и крупы. Просо - важная крупяная культура, поэтому создание сортов с высоким качеством зерна и получаемой из него крупы следует считать основной задачей в селекции этого злака. Крупность зерна характеризует масса 1000 зерен. У крупнозерных сортов этот показатель более 7 г, у среднезерных - 5,0...6,9 г, у мелкозерных - менее 5 г.

Проводят оценку и по результатам ситового анализа. Используют набор сит с отверстиями длиной 20 мм и шириной от 1,2 до 2 мм. Крупными считаются зерна, которые не проходят через сито с шириной отверстий 1,8 мм, средними - 1,5...1,7 и мелкими - 1,4 мм. Зерно должно быть не только крупным, но и выравненным. Этот показатель у сортов с высоким качеством зерна должен быть не ниже 85 %.

Важным технологическим показателем является пленчатость зерна. Все рекомендованные к производству сорта проса относятся к среднепленчатым (13... 15 % пленок) и грубопленчатым (более 15 %). Вести селекцию на низкую пленчатость (ниже 13 %) нецелесообразно, поскольку такие сорта сильно поражаются меланозом и имеют светло-желтую окраску ядра. Возделывают в основном сорта средне - и грубопленчатые с красным и желтым зерном различных оттенков.

Ценными потребительскими качествами обладает ядро ярко-желтой и желтой окраски, которое получают из сортов проса с интенсивно окрашенным зерном. Интенсивность окраски ядра зависит от содержания каротиноидов и их выцветания в

процессе налива зерна. Краснозерные сорта с ярко - желтым ядром отличаются высоким содержанием каротиноидов (до 13... 14 мг/кг), в то время как у сортов с кремовым и белым зерном и светло - желтым ядром их значительно меньше (8...9 мг/кг). Яркая окраска зерна служит косвенным показателем отличных питательных и вкусовых качеств каши. Консистенция ядра бывает стекловидная, полустекловидная и мучнистая.

Наиболее полную технологическую оценку качества зерна проса и отбор перспективных форм производят на заключительных этапах селекции при переработке зерна в крупу. Для этого используют шелушильно - шлифовальную установку ЛУП-1. У шлифованного пшена при этом удаляют плодовые и частично семенные оболочки, алейроновый слой, у 70...80 % ядер снимается зародыш, это придает крупе более яркую окраску, улучшает ее товарный вид и кулинарные качества. Пшено оценивают по окраске и консистенции визуально, а количество испорченных ядер определяют в процентах от массы анализируемой навески.

Как правило, более высокими технологическими качествами обладают сорта с крупным, хорошо выравненным зерном шаровидной формы, с красной или желтой окраской цветковых пленок, невысокой пленчатостью, легким и быстрым шелушением, высоким выходом пшена (до 77 %) со стекловидной консистенцией.

Рекомендуют отбирать желательные генотипы из гибридных популяций по окраске, крупности, форме зерна, его пленчатости уже в F_2 , а по признакам качества ядра - начиная с F_1 .

Создание сортов проса на зеленый корм. Просяная солома и просяное сено издавна считают ценным кормом для животных. Высокослые сорта кормового проса способны обеспечивать в ряде зон страны урожайность зеленой массы до 30...40 т/га и сена до 7...9 т/га. Однако выбор таких сортов для разных зон прососеяния сравнительно невелик, поэтому создание сортов кормового направления приобретает в последнее время все большее значение.

Сорта кормового проса характеризуются своеобразным сочетанием признаков и свойств. Они должны отличаться быстрым ростом на ранних фазах развития, высоким коэффициентом кущения, высоким (1,6...1,8 м) толстым и неполегающим стебелем с хорошей облиственностью. Кроме того, они должны быть засухоустойчивы, обладать ремонтантностью, хорошей семенной продуктивностью, обеспечивать высокий урожай общей массы растений с повышенным содержанием питательных веществ и высокой их усвояемостью.

В настоящее время путем селекции создают не только чисто кормовые сорта, но и сорта зерноукосного типа.

Методы селекции. Массовый и индивидуальный отборы. Этими методами вели селекцию проса на первом этапе. Так, методом массового отбора из местных популяций были созданы такие сорта, как Бланжевое и Черное (бывшая Харьковская опытная станция), которые достаточно долго возделывали в производстве. Но большинство сортов на этом этапе было создано методом индивидуального отбора. Часть из них (Подольское 24/273, Саратовское 853, Харьковское 436, Веселоподольское 367, Сибирское желтозерное) было получено путем отбора из местных сортов - популяций, а такие, как Казанское 430, Кинельское 2462, Мироновское 85, Кремовое 311 и др. - с участием инорайонного материала.

Достаточно высока эффективность применения массового отбора по качественным признакам: холодостойкости, устойчивости к головне, типу метелки, окраске зерна и яркости ядра, типу пленчатости, наличию антоциана, типу крахмала, крупности зерна.

Отбор по продуктивности более надежен и эффективен в поздних поколениях (начиная с $F_4...F_5$) в сочетании с методами пересева и массового отбора в F_1 и F_2 .

Индивидуальный отбор желателен с первых расщепляющихся поколений, но он малоэффективен в селекции на продуктивность.

На современном этапе эти методы отбора применяют в сочетании с другими методами селекции.

Гибридизация. Это основной и наиболее надежный путь создания новых сортов. На первом этапе селекции гибриды получали путем свободного переопыления контрастных сортов, высеянных чередующимися рядками. Таким образом, были созданы сорта Камалинское 40 и Харьковское 25.

Впервые метод искусственной гибридизации в практической селекции использовал В. А. Романов в НИИСХ Юго - Востока. От скрещивания сортов Ауреум 1113 x Саратовское 853, проведенного в 1940 г, получен сорт Скороспелое 66, который был районирован в 1962 г. В селекции достаточно широко применяется метод межсортовых парных скрещиваний путем искусственной гибридизации с последующим отбором из гибридной популяции. Результативность селекции повышается при скрещивании сортов и форм, принадлежащих к отдаленным эколого - географическим группам. В этом случае проводят сложные ступенчатые скрещивания, при которых возможно не только объединение желательных признаков, но и получение трансгрессивных форм. Чтобы добиться этого, гибриды скрещивают между собой и с третьим сортом, но чаще всего - с лучшими сортами местного экотипа. Это приводит к накоплению продуктивности и высокого качества зерна. Таким образом, были созданы сорта проса Старт, Крестьянка, Заряна и др.

Ступенчатую гибридизацию широко используют и для расширения разнообразия исходного материала. Для этого сначала проводят предварительные скрещивания большого числа исходных форм между собой в самых различных комбинациях и создают линии, а затем осуществляют следующий этап - скрещивание лучших. Насыщающие скрещивания, или беккроссы, применяют при селекции на устойчивость к головне. В селекционной работе с просом их впервые начали использовать в Украинском НИИ земледелия. Используются различные виды насыщающих скрещиваний: конвергентные, ступенчатые, параллельные. Успешное использование насыщающих скрещиваний возможно лишь в том случае, если вводимые аллели генов, контролируемые признак, генетически тесно не сцеплены с нежелательными аллелями других генов, четко проявляются фенотипически и могут быть выявлены у гибридной особи. Число насыщающих скрещиваний зависит от степени сходства родительских форм и поставленной цели. В селекции проса пока не используют отдаленную гибридизацию. Межродовые гибриды с веничным сорго (сорго - просовые) и зерновым (просо - сорговые) были получены в экспериментах еще в 60 - 70-х годах XX в., однако в производстве их не возделывают. Малые размеры цветка проса, особенности его строения и биология цветения не позволяют применять приемы кастрации и опыления, обычные при скрещивании других злаковых растений - самоопылителей.

Широкому применению гибридизации в селекции проса способствовало создание эффективных методов искусственного скрещивания. Наиболее эффективными оказались индивидуальная кастрация (с помощью пинцета) и опыление развитых бутонов (без подрезки и с подрезкой верхушек колосковых чешуи) с последующей их изоляцией. Опыление проводили в день кастрации, в часы массового цветения. Завязываемость гибридных семян при использовании таких методов составляла 9...35 %.

Впоследствии В. А. Ильин в НИИСХ Юго - Востока (1960) разработал метод гибридизации с использованием искусственного защемления рылец цветковыми пленками. При этом рыльца после удаления пыльников остаются снаружи цветка, что исключает необходимость вторичного открывания его для опыления. Кончики колосковых чешуй для удобства опыления подрезают. Опыление проводят в день кастрации. Завязываемость семян может достигать 43 %. Для улучшения опыления используют специальные «домики» из пленки, надетой на каркас. При этом растения с кастрированной материнской и взятой для опыления отцовской метелкой находятся внутри. Под действием солнечных лучей цветки быстро раскрываются и обильно пылят. Завязываемость гибридных семян повышается до 58 %. Однако производительность труда при использовании всех этих методов низка и составляет около 50 цветков в день на одного работника. Для облегчения этой работы И. В. Яшовский (Украинский НИИ земледелия) предложил в 1960 г. способ искусственного скрещивания проса, основанный на способности его цветков раскрываться под воздействием механического раздражения. Работу начинают в 9...10 ч утра. Для кастрации подбирают метелку, в которой примерно 1/3 цветков уже отцвела, и, потирая ее между ладонями, искусственно вызывают раскрытие цветков. Для предотвращения растрескивания пыльников и последующего самоопыления метелку погружают на 1...2 мин в сосуд с водой. Когда большинство цветков в воде раскроется и пыльники намокнут, метелку вынимают из воды и пинцетом удаляют все нераскрывшиеся цветки или отдельные веточки с такими цветками. Из оставшихся раскрытых цветков легкими ударами метелки о ладонь удаляют намокшие пыльники. Оставшиеся единичные пыльники удаляют пинцетом. К концу кастрации цветки обычно хорошо открыты. Цветение отцовской формы также вызывают путем механического раздражения. Опыление проводят, встряхивая отцовские метелки над кастрированными цветками. Эту операцию лучше проводить в 10...11 ч утра, тогда число удачных скрещиваний составляет в среднем 43 %. С помощью этого метода один рабочий может прокастрировать 150...250 цветков за 1 ч. Метод широко применяют в селекционных учреждениях России (Оренбургский НИИСХ) и Украины.

В Украинском НИИ растениеводства им. В. Я. Юрьева (Ф. С. Ястребов и др.) сконструирован прибор для термической (52 °С) кастрации цветков проса и сорго. Однако метод с использованием этого прибора имеет ряд существенных недостатков: частичное повреждение рылец, недостаточная чистота кастрации и т. д., поэтому его редко применяют в селекции.

Полиплоидия. Искусственные автотетраплоиды (по геномному составу их точнее классифицировать как октаплоиды с функциональной тетраплоидией) впервые получены Д. Н. Аренковой (1940), Т. Ясуе (1956), И. М. Заикиной (1958) и А. С. Афанасьевой (1962) с помощью колхицина. Такие формы могут возникать и спонтанно. Поскольку автополиплоиды проса, получаемые на обычных сортах, оказываются более позднеспелыми и значительно менее озерненными, чем исходные сорта, они не нашли применения в практической селекции, хотя и отличаются более крупным (на 50...80 %) зерном.

Мутагенез. Масштабы применения мутагенеза в селекции проса по сравнению с другими культурами сравнительно невелики. Для получения мутаций используют физические (гелий - неоновый лазер, гамма - лучи, быстрые нейтроны и др.) и химические (диметил сульфат, N - нитрозометилмочевина, N - нитрозоэтилмочевина, этиленмин и др.) мутагены, а также схемы: физические мутагены + химические и наоборот. Получены мутанты, обладающие рядом хозяйственно полезных признаков и

свойств: высокой урожайностью, крупностью зерна (8,5...9,0 г), повышенным содержанием белка в зерне (до 17%), устойчивостью к головне, меланозу, различной длиной вегетационного периода. Наибольшая частота появления измененных форм под воздействием мутагенов отмечена у сортов гибридного происхождения, а также гибридов F_1 от простых и сложных скрещиваний.

К лучшим сортам гибридно - мутантного происхождения относят Липецкое 19 и Харьковское 57.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.

2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.

3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2

4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы основные задачи селекции проса при создании сортов крупяного и кормового направления?

2. Почему в селекции проса позже, чем у других культур, начали применять метод искусственной гибридизации?

3. Каковы особенности наиболее часто применяемых методов кастрации и опыления проса?

4. Какие типы скрещиваний распространены в селекции проса и с какой целью их применяют?

5. По каким признакам можно эффективно проводить массовый отбор у проса?

Лекция №10 Проблемы селекции и генетики гороха.

Задачи и направления в селекции. В использовании гороха как полевой культуры, а, следовательно, и в его селекции различают три основных направления: продовольственное, зернофуражное и укосно - кормовое. К сортам всех направлений предъявляются общие требования: высокая и устойчивая урожайность при хорошем качестве продукции, устойчивость к наиболее распространенным болезням (аскохитозу, антракнозу, мучнистой росе, фузариозным болезням, бактериозу) и вредителям (тле, брухусу и т.д.), устойчивость к растрескиванию бобов и осыпанию семян. С целью создания неосыпающихся сортов в нашей стране была принята специальная программа под названием «Тенакс» («Тенах»). Она предусматривала обязательное включение в гибридизацию в качестве одного из компонентов форм с геном устойчивости к осыпанию (*def*). Подавляющее большинство сортов гороха, включенных в Госреестр, обладает этим геном.

До недавнего времени вся селекционная работа с горохом базировалась на традиционном высокостебельном листочковом морфотипе, его потенциальная урожайность была низкой, а реальная из-за сильного полегания посевов оставалась на уровне 0,15...0,25 т/га. Полегаемость стебля была существенным препятствием для широкого возделывания гороха, поскольку затрудняла уборку, не позволяла растениям полностью реализовать биологический потенциал продуктивности.

Ретроспективный анализ стародавних и современных сортов гороха, проведенный во ВНИИЗБК А. Н. Зеленовым и А. В. Амелиным, показал, что почти четырехкратное увеличение урожайности, достигнутое за сто лет научной селекции, произошло в результате повышения уборочного индекса с 20 до 50 % и реутилизации основных элементов питания из вегетативных органов в 1,5..1,8 раза при практически постоянном уровне накопления как элементов питания в биологическом урожае, так и общей биомассы. Результаты анализа показали также, что повышение семенной продуктивности связано с уменьшением длины стебля, увеличением линейной плотности стебля (ЛПС) и поверхностной плотности листьев. ЛПС определяет степень развития механической прочности стебля и сосудистой системы растения, что существенно влияет на устойчивость к полеганию.

Из изложенного следует, что важной задачей селекции гороха является создание короткостебельных, устойчивых к полеганию сортов, с высоким уборочным индексом (45...54 %). Один из наиболее рациональных путей снижения высоты стебля у гороха - уменьшение длины междоузлий при сохранении их числа. Для достижения этой цели во ВНИИЗБК была использована короткостебельная линия ОБЦ-817 с рецессивными генами *1e* и *1m*, вызывающими уменьшение длины междоузлий, с участием которой были созданы довольно устойчивые к полеганию высокоурожайные сорта Орловчанин, Орловчанин 2, Визир и др.

Наиболее радикальный способ решения проблемы создания устойчивых к полеганию сортов гороха - создание форм с детерминантным типом роста стебля, ибо современный культурный морфотип гороха унаследовал от своих предков адаптированный нелIMITированный рост стебля. По мнению селекционеров, культурное растение должно обладать фиксированным ростом.

В настоящее время из имеющихся моделей детерминантности селекционеры располагают московской, луганской и самарской.

Наибольшую селекционную ценность представляет последняя. Действие гена *deh*, контролирующего эту модель, сводится к редукции прилистников в репродуктивной зоне, что усиливает так называемый физиологический тип детерминантности. Доказано, что внедрение гена *deh* в генотипы высокоурожайных сортов не ведет к снижению урожайности. С участием этой модели созданы и впервые в 2001 г. включены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию, такие высокоурожайные сорта гороха, как Флагман, Флагман 5, Флагман 7, Орловчанин 2, Батрак и др.

Недостатком самарской модели детерминантности следует считать неполную пенетрантность признака. В условиях пониженной освещенности у части растений появляются прилистники в зоне плодоношения, увеличиваются число узлов и высота стебля. Многие селекционеры связывают это с проявлением «кустарникового синдрома». Потомства этих растений вновь дают нормальные детерминантные растения.

Мутация усатости, или безлисточковости, ознаменовала появление нового перспективного морфотипа гороха. Она привлекла внимание селекционеров благодаря повышенной устойчивости усатых растений к полеганию и хорошей аэрации посевов. Однако некоторые исследователи, основываясь на том, что рецессивная мутация *afilla* снижает продуктивность, считают сомнительной возможность создания высокоурожайных сортов такого типа. Изучение физиологических особенностей усатых сортов гороха показало, что редукция листочков компенсируется возрастанием площади прилистников в среднем на 56 % и увеличением содержания в них хлорофилла *a* и *b* примерно на 10 %. Удельная поверхностная плотность прилистников и фотохимическая активность хлоропластов оставались на уровне листочковых сортов.

Создание короткостебельных безлисточковых сортов - новый этап в селекции гороха. Он стал более технологичным для возделывания. Сорта нового поколения с усатым типом листа и хорошо развитыми прилистниками (*afafStSt*) по урожайности не уступают листочковым, а нередко и превосходят их.

Еще один возможный путь создания высокоурожайных сортов гороха - использование в селекционной практике спонтанного мутанта П-1 с крупными парными прицветниками. Рецессивный аллель данного мутанта *brac* проявляет полную пенетрантность. Наиболее важную роль играют прицветники у безлисточковых сортов. Исследования показали, что продуктивность усатых детерминантов с прицветниками на 33,2 % выше, чем у аналогичных морфотипов без прицветников.

Следует упомянуть еще об одной оригинальной форме гороха - хамелеоне. Она была получена во ВНИИЗБК в 1989 г. Отличительная особенность данной формы - ярусная гетерофилия. Два нижних развитых листа у него обычно имеют два - три листочка и усик, которые выходят практически из одной точки короткого черешка. На трех-четырёх последующих узлах расположены усатые листья. В зоне плодоношения лист представлен многократно разветвленными усиками с нерегулярно расположенными на них листочками. Экспрессивность описанных признаков в значительной степени зависит от генетических особенностей образца и условий выращивания. Генетика данного явления достаточно сложна и требует дальнейшего изучения.

Производственной практикой доказано, что среднеспелые и среднепоздние сорта обладают большей потенциальной продуктивностью, но очень часто из-за неблагоприятных условий в период налива и созревания семян не могут ее реализовать и резко снижают урожай. Поэтому одна из важных задач селекции гороха для всех

регионов РФ - создание сортов с оптимальной длиной вегетационного периода. Сорта, предназначенные для возделывания в северных районах, на Среднем Урале и в Сибири, помимо скороспелости должны обладать холодостойкостью, устойчивостью к заморозкам, меньшей требовательностью к теплу в период созревания зерна. К сортам продовольственного использования предъявляются очень строгие требования в отношении товарных качеств, которые определяются разумной крупностью семян, их формой, окраской и выравненностью. Предпочтительны сорта с шаровидными семенами и высокой (80...96 %) выравненностью. Немаловажное значение для промышленной переработки имеют и технологические качества семян: выход крупы, лущеного и дробленого продукта. Окраска семян должна быть однотонной. При этом предпочтение отдается розовато-желтой окраске. Однако в районах с коротким безморозным периодом и недостатком тепла для улучшения товарного вида продукции целесообразно возделывать зеленозерные сорта, так как здесь урожай желтозерных сортов часто приходится убирать с прозеленью.

Существенное значение при селекции сортов продовольственного использования имеют и кулинарные достоинства семян, время и равномерность варки, вкус, запах и консистенция готового продукта, а также привар.

Очень важна селекция на биохимический состав семян. Ее цель - повышение суммарного количества белка и доли его водорастворимой фракции, а также улучшение аминокислотного состава белка. Несмотря на то, что в белке гороха имеются все незаменимые аминокислоты, его биологическая ценность невысока из-за пониженного содержания метионина и триптофана. Улучшение биохимического состава семян - задача довольно сложная, но выполнимая. Необходимо вести селекцию сортов, не содержащих соединений типа белков - ингибиторов ферментов пищеварительного тракта (трипсина, химотрипсина, лектинов). Парализуя активность пищеварительных ферментов, они снижают усвояемость белка.

Требования к качеству зерна зернофуражного использования менее жесткие. У таких сортов могут быть семена любой крупности, хотя предпочтение отдается мелкосемянным, так как это позволяет снизить расход посевного материала. Окраска, форма и кулинарные достоинства семян не имеют значения. Что касается содержания белка и его аминокислотного состава, то требования к сортам здесь такие же, как и при создании сортов продовольственного гороха.

Селекция укосно - кормовых сортов пока находится в начальной стадии. Наряду с общими требованиями, предъявляемыми к сортам гороха, здесь важны такие показатели, как высокий темп накопления большой вегетативной массы, содержащей 18...22 % белка, сбалансированность по составу аминокислот и витаминов, высокая облиственность, низкое содержание клетчатки, мелкосемянность. Поскольку такие сорта часто выращивают в смеси с другими культурами (овсом, подсолнечником и т.д.), важно, чтобы фазы развития тех и других совпадали.

Сорта для осеннее - зимней культуры (зимующий горох) кроме перечисленных свойств должны обладать зимостойкостью и скороспелостью, как можно раньше освобождать поле для посева последующей культуры.

Методы селекции. Гибридизация. В прошлом в селекции гороха широко использовали аналитические методы, т. е. отборы из местных популяций и сортов народной селекции. В разное время путем индивидуального или массового отбора были созданы сорта Ранний зеленый 33, Московский 572, Московский 559, Комсомолец 11, Уладовский 208 и др. Однако в современных условиях, когда производство предъявляет к сортам очень жесткие требования, метод аналитической селекции имеет

весьма ограниченное значение. Селекция гороха базируется главным образом на внутривидовой гибридизации с привлечением мирового разнообразия форм данной культуры в сочетании с многократным индивидуально - групповым или (редко) массовыми отборами. Вначале широко практиковался метод парных скрещиваний. Например, самый распространенный сорт Рамонский 77 был получен от скрещивания Виктория Гейне х А 579, а Чишминский ранний - от скрещивания к-1859 х Виктория Йенская. Но такие простые скрещивания не во всех случаях обеспечивают получение нужных рекомбинаций генов, поэтому часто приходится применять сложные ступенчатые скрещивания.

Широко используют методы непрерывных беккроссов и разные модификации прерывающихся. По мнению В. Х. Хангильдина, в селекции гороха могут быть успешно использованы также конвергентные схемы гибридизации. В зависимости от поставленных задач и наличия, подходящих для этой цели родительских сортов можно выбрать соответствующую схему скрещивания. Объем скрещивания при работе с горохом может быть меньше, чем в селекции пшеницы, так как число возможных комбинаций у гороха на четыре порядка ниже, чем у пшеницы мягкой.

Основной метод работы с популяцией - индивидуальный отбор с оценкой потомств (педигри). Способ пересева потомств во всех его модификациях малопригоден в селекции гороха из-за полегания и перепутывания растений.

По простым признакам, которые детерминируются рецессивными генами, проводят жесткую браковку и заканчивают ее $F_2 - F_2$, а по количественным признакам - в $F_5 - F_6$, чтобы иметь в селекционных питомниках высокопродуктивные константные линии.

При скрещивании сортов с обычным (листочковым) и безлисточковым (усатым) типом листа была выявлена низкая генотипическая конкурентоспособность безлисточковых растений в расщепляющихся популяциях, в которых более 20 % таких растений погибало или не давало семян. Вызревшие растения были малопродуктивны из-за пониженного числа фертильных узлов, бобов и семян на растении. Снижение было настолько существенным, что оно не позволяло даже косвенно оценить потенциальные возможности усатого генотипа. В связи с этим во ВНИИЗБК были разработаны «Методические рекомендации по отбору усатых генотипов гороха из гибридных популяций» (Титенок, Зеленое, 2000). Схема отбора элитных растений отличается от общепринятой тем, что в F_2 усатые и листочковые (гомо- и гетерозиготные) растения обмолачивают отдельно. В популяциях с усатым типом листа в F_3 , а в случае целесообразности и в последующих поколениях проводят повторный отбор элитных растений. Потомство от листочковых растений F_2 высевают для дальнейшего размножения и из F_3 вновь отбирают усатые и обычные элитные растения и повторяют описанную ранее схему. Если же селекционера не интересуют листочковые морфотипы, то в поколениях F_3 и старше гибридные популяции высевают в 4...5 раз гуще. По всходам удаляются все листочковые растения и проводят отбор среди усатых. Таким образом исключают фактор конкуренции. Эффективность отбора при этом увеличивается на 60 % и более.

Метод отдаленной гибридизации. Этот метод не получил развития в селекции гороха. Известен лишь один случай создания сорта гороха посевного с участием *Pfulvum* - сорт Воронежский.

Экспериментальный мутагенез. В нашей стране исследования по экспериментальному мутагенезу у гороха были начаты в 30-е годы XX в. Первый промышленный сорт Строл создан в Швеции.

Интенсивные работы по использованию искусственного мутагенеза в селекции гороха ведутся в Башкирском НИИ земледелия и селекции полевых культур, Сибирском НИИСХ, НИИСХ ЦРНЗ, ВНИИЗБК и на многих опытных станциях.

Оптимальные дозы облучения семян гороха для получения видимых мутаций следующие: для овощных сортов - 30...50 Гр, зерновых пищевого использования - 70...120, зернофуражного - 100...150 Гр.

Из химических мутагенов наиболее эффективны ЭИ, НЭМ, ЭМС, НММ и др. Рекомендованы следующие примерные концентрации, %: ЭИ - 0,001...0,005, НЭМ - 0,012...0,025, НММ - 0,01...0,015. Следует иметь в виду, что концентрация часто зависит от сорта. Раствор должен быть нейтральным (рН 6,5...7), температура в период обработки семян 20...23⁰С, экспозиция для ЭМС и ЭИ 8... 12 ч, для НЭМ - 5...7 ч.

Методом экспериментального мутагенеза создано значительное число форм гороха с измененным строением стебля (низкорослые, фасцированные, с ограниченным ростом), редуцированными листьями и прилистниками, устойчивых к полеганию.

Полиплоидия. Применение полиплоидии в селекции гороха пока не дало практических результатов. Хотя отдельные тетраплоиды устойчивы к полеганию и имеют более крупные семена с высоким содержанием белка, низкая семенная продуктивность, связанная с особенностями мейоза, а также позднеспелость сводят на нет эти преимущества.

Литература

1. Частная селекция полевых культур/ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие специфические требования предъявляются к сортам гороха различного использования?
2. Какие типы листа известны у гороха и как они используются в практической селекции?
3. Что такое программа «Тенах»?
4. Каковы основные задачи селекции гороха по зонам возделывания?
5. Какие основные методы используются в селекции гороха?

Лекция №11

Селекция и генетика нута как факторы устойчивого производства белка в условиях Нижнего Поволжья

Генетика. Нут не особенно удобный объект для генетических исследований: цветки очень мелкие, что затрудняет получение гибридов, имеет место хазмогамия. Поэтому генетика наследования даже качественных признаков этой культуры изучена слабо. Тем не менее, селекционерами на практике были выявлены некоторые закономерности наследования отдельных признаков. Так, установлено, что белая окраска семян является рецессивным признаком.

Задачи и направления в селекции. К новым сортам нута предъявляют следующие требования: они должны сочетать высокую продуктивность с засухоустойчивостью, экологической пластичностью, пригодностью к механизированной уборке, иммунитетом к аскохитозу и фузариозу.

Селекция на продуктивность. Создание сортов с высоким потенциалом урожайности, пригодных для возделывания в конкретной природно - климатической зоне, - основная задача селекционной работы с нутом. Урожай семян с растения обусловлен следующими компонентами: числом бобов и семян на растении, массой семян с растения, числом семян в бобе (озерненность), массой 1000 семян, числом ветвей первого порядка (ветвистость). Зависимость продуктивности растений от многих элементов структуры урожая изменяется от погодных условий года. Только корреляция между продуктивностью и числом бобов и семян с растения практически остается постоянно тесной в любой год ($r = 0,927...0,957$). Поэтому отбор элитных растений для закладки селекционных питомников проводят именно по этим двум показателям. Растения высокопродуктивных сортов должны характеризоваться следующими показателями элементов структуры урожая: иметь 2...3 ветви первого порядка, более 50 бобов на растении, 1...2 полноценных семени в каждом бобе, массу 1000 семян 200...500 г, формировать более 10 г семян на каждом растении.

Селекция на качество продукции. Семена нута повсеместно используют как для продовольственных, так и для фуражных целей. Согласно ГОСТу семена продовольственных сортов нута должны быть от белой до желто - розовой окраски, а кормовых - от красно - коричневой до черной. Пищевые и кормовые качества определяются содержанием белка и жира. В большинстве случаев эти два показателя находятся в обратной зависимости. Однако эта корреляция слабая, что свидетельствует о возможности создания сортов с высоким содержанием и белка, и жира.

Селекция на скороспелость. По продолжительности вегетационного периода образцы нута принято делить на пять групп: скороспелые (продолжительность периода от всходов до созревания составляет 65...70 дней), среднеранние (71. ..75), среднеспелые (76...80), среднепоздние (81...85), позднеспелые (более 85 дней). Анализ межфазных периодов (всходы - цветение и цветение - созревание) показал, что в пределах одной группы спелости формы могут значительно различаться по продолжительности этих периодов.

Биологическая особенность нута - высокая засухоустойчивость. Еще Н. И. Вавилов отмечал, что нут как будто специально создан для полупустынь. Тем не менее, среднеспелые и позднеспелые сорта нута, обладающие более высоким потенциалом урожайности, не всегда могут реализовать этот потенциал, так как ко времени налива семян этих сортов в почве остается только мертвый запас влаги, что приводит к значительному снижению урожая и ухудшению его качества.

Создание скороспелых сортов нута решает сразу несколько технологических задач. Так, наличие в ассортименте районированных сортов разных групп спелости позволяет путем их подбора наиболее эффективно спланировать уборку урожая, проводя ее в оптимальные для сорта сроки. Сорта с коротким вегетационным периодом в большинстве случаев формируют урожай до наступления почвенной засухи, отличаются стабильностью урожая семян и, как правило, формируют более выполненные семена. Поэтому перед селекционерами стоит задача создания сортов с коротким вегетационным периодом и высоким потенциалом урожайности.

Один из путей получения скороспелых высокопродуктивных форм - подбор родительских форм для скрещиваний по принципу дополнения коротких межфазных периодов, т. е. одна из родительских форм должна обладать коротким периодом всходы - цветение, другая - цветение - созревание. Общая продолжительность периода вегетации не имеет принципиального значения. В таких комбинациях в более поздних гибридных поколениях (начиная F_3) появляются формы, трансгрессивные по этому признаку, т. е. созревающие как раньше самой скороспелой родительской формы, так и позже самой позднеспелой.

В селекции на скороспелость интерес представляют формы с относительно длительным периодом всходы - цветение (32...35 дней) и относительно коротким периодом цветение - созревание (26... 29 дней).

Селекция на пригодность к механизированной уборке. По своим морфологическим признакам нут изначально наиболее полно отвечает требованиям пригодности сортов к механизированной уборке: он редко полегает, большая часть листьев в стадии уборочной зрелости опадает. Однако лимитирующим признаком в этом плане является высота прикрепления нижнего боба. Форма куста у сортов, пригодных к механизированной уборке, должна быть штамбовой, компактной, высота прикрепления нижнего боба - 25...30 см.

Уровень расположения нижнего боба только на 28...30 % определяется генетически, значительное влияние на проявление этого признака оказывают внешние факторы: зона возделывания, условия произрастания, сроки посева, площадь питания растений. Высокое прикрепление нижнего боба у нута тесно коррелирует с высотой растений. Поэтому отбор по высоте прикрепления нижнего боба проводят, ориентируясь на высоту растений. Отбор начинают с F_3 , так как наследование высоты растений возможно по типу трансгрессий, которые идентифицируют в более поздних гибридных поколениях.

Селекция на устойчивость к болезням. Наиболее вредоносные заболевания нута - аскохитоз и фузариозное увядание.

Аскохитоз нута активно распространяется в нашей стране с начала 70-х годов прошлого века. Ранее это заболевание либо не было зафиксировано на посевах нута, либо его вредоносность была минимальной. Потери урожая от аскохитоза могут достигать 70...90 %, коэффициент корреляции между степенью поражения аскохитозом и урожайностью составляет в условиях Кубани - 0,97. Поэтому создание иммунных сортов становится одним из важных направлений селекции. Изучение взаимоотношений возбудитель - хозяин, проведенное в разных учреждениях на большом числе образцов разного происхождения, показало, что иммунных сортов и форм в пределах вида *Cicer arietinum*. нет. Есть только формы, обладающие повышенной устойчивостью к этому заболеванию.

Исходный материал. Коллекции ВИР представлено более 1000 образцов культурного нута разного происхождения (Россия, государства СНГ, 28 стран традиционного

возделывания). Специалисты ВИР и селекционных учреждений проводят тщательное изучение этого разнообразия в условиях, как естественного произрастания культуры, так и в стрессовых (несколько лет часть коллекции изучали в г. Пушкине под Санкт-Петербургом). В полевых испытаниях и лабораторных исследованиях были выявлены источники и доноры хозяйственно ценных признаков.

Высокой продуктивностью характеризуются формы из Сирии (к-2293, к-2294, к-2295, к-2296), Болгарии (и 507963, и 507964), Турции (к-50044).

Крупными семенами отличаются формы из Мексики (и 493078 и 498377) и Индии (к-1611, к-1861), а также отечественный сорт Юбилейный.

Содержание белка в семенах нута, как и у большинства культур, в значительной степени определяется метеорологическими условиями. В коллекции выделены формы, характеризующиеся стабильно повышенным по сравнению с другими содержанием белка (более 30 % в отдельные годы). Это как отечественные образцы (к-74, к-1176, к-1276), так и болгарские (к-1430, к-1478), чешские (к-368, к-909) и индийские (к-1417).

Коротким вегетационным периодом (62 - 73 дня) в условиях Средней Азии характеризуются образцы из Сирии (к-2294, к-2295, к-2598, и 500830), Болгарии (и 507964), Ирана (к-3).

В местах традиционного возделывания нута важными признаками этой культуры являются устойчивость к засухе и засолению. Высокой устойчивостью к этим двум неблагоприятным факторам обладают некоторые отечественные сорта (Розовый, Юбилейный), большая группа образцов из Индии (к-1353, к-1597, к-1609, к-1674, к-1839, к-1861, к-1893), единичные образцы из Турции (к-863) и Чехии (к-713).

Высокой устойчивостью к аскохитозу обладают немногие образцы из коллекции ВИР. Это формы как отечественного происхождения (сорта Розовый, Юбилейный, Кубанский 16, Совхозный 14, к-10, к-16, к-163, к-567, к-980, к-1179, к-1226, к-1256, к-1403, к-2180), так и из других стран - Италии (к-199), Чехии (к-368, к-909), Испании (к-1945, к-1949), Франции (к-278, к-297). Слабо поражаются этим заболеванием некоторые отечественные образцы (к-1971, к-2180, к-2197).

Многие образцы характеризуются рядом хозяйственно ценных признаков. Так, образцы из Сирии (к-2294, к-2295, к-2298) и Болгарии (и 507961, и 507963) скороспелы, обладают высокой семенной продуктивностью, имеют высокое прикрепление нижнего боба, накапливают в семенах много белка (до 24 %) и масла (5,9 %).

Методика и техника селекционного процесса. Поскольку нут является строгим самоопылителем, селекционный процесс ведут по традиционной схеме, принятой для этих культур. В качестве примера можно привести схему селекционного процесса, принятого в Волгоградской ГАА: питомник исходного материала; питомник гибридов; селекционный питомник 1-го года; селекционный питомник 2-го года; конкурсное испытание; предварительное сортоиспытание.

Во всех питомниках нут высевают широкорядно (ширина междурядий 45 см). Первые три питомника высевают вручную (площадь делянок 2...10 м², 1...2-кратная повторность), последующие селекционными сеялками (площадь делянок 50... 100 м², 4...6-кратная повторность).

Подбор пар для скрещиваний. Хорошие результаты дает скрещивание географически отдаленных форм. Пары для скрещивания обычно подбирают по принципу максимального дополнения хозяйственно ценными признаками. Чем больше различий между родительскими формами по рассматриваемым признакам, тем активнее идет формообразовательный процесс в гибридных популяциях, тем пластичнее гибридное потомство. Однако для получения большего числа

адаптированных форм одним из компонентов скрещивания должен быть сорт, приспособленный к местным условиям.

При гибридизации в качестве материнской следует брать форму с более высокой продуктивностью и меньшим числом отрицательных признаков и свойств. В этом случае гибридное потомство намного превосходит родительские формы по сочетанию положительных признаков.

Техника скрещивания. Гибридизацию нута лучше всего проводить в утренние часы, причем кастрацию и опыление проводят одновременно. Для кастрации используют бутоны, у которых парус еще зеленого цвета, едва заметный, закрыт зубцами чашечки цветка. Пыльцу для опыления берут с бутонов, у которых зубцы чашечки совершенно разошлись, а парус приобрел окраску, характерную для отцовской формы. Для гибридизации в поле предпочтение отдают марлевым изоляторам (под пергаментными снижается завязываемость семян). При гибридизации в условиях защищенного грунта изоляторы можно не использовать. Иногда гибридизацию проводят без предварительной кастрации, при этом способе завязываемость семян бывает на 30 % выше, чем при скрещиваниях с кастрацией.

Скрещивание проходит наиболее успешно при среднесуточной температуре 20...22 °С (в среднем завязывается 50 % бобов от числа опыленных цветков). При повышении температуры воздуха завязываемость снижается. При 25 °С завязывается 26 %, а при 27 °С - всего 11 % бобов.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.

2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.

3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2

4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Какими ценными потребительскими и хозяйственными качествами обладает нут?
2. Какие требования предъявляет нут к условиям произрастания?
3. В чем особенность гибридизации нута?
4. Какие признаки определяют пригодность сортов нута к механизированной уборке, каковы их параметры?
5. Почему создание скороспелых форм играет такую важную роль в селекции нута?

Лекция №12

Селекция и генетика сои, как залог продовольственной безопасности

Генетика. Все формы подвида *sp. Glycine soja* диплоидные ($2n = 40$). Однако для рода *Glycine* основным числом хромосом, возможно, следует считать 10, поскольку у *sp. javanica* (соя яванская) subgen. *Glycine* $2n = 20$.

Из-за большого числа хромосом и их малого размера кариотип сои изучен недостаточно, кариограмма этой культуры не составлена.

К доминантным, как правило, относятся признаки с более ранним проявлением в филогенезе вида. Это касается как моногенно контролируемых признаков и имеющих более сложный характер наследования (вплоть до полигенного). Например, сред-незрелость филогенетически старше ранне- и позднеспелости. Поэтому при скрещивании раннеспелой и среднеспелой форм доминирует более позднеспелая, а среднеспелой и позднеспелой - более раннеспелая форма.

У сои описаны случаи сцепления генов. Так, установлено свыше 30 % кроссинговера между генами: *vl* (листья с желтыми пятнами) и *In* (узкие листочки), *dtl* (детерминантный тип роста) и *L1* (черная окраска боба), *y13* (хлорофилльная недостаточность) и *o* (красно-коричневая окраска кожуры семени), *y13* и *l* (темная окраска кожуры и рубчика семени). Многие авторы отмечают, что узкая форма листочка связана с большим числом семян в бобе. Многие из идентифицированных генов сои обладают плейотропным действием. Так, растения с фиолетовой окраской цветков (действие гена *W1*) имеют антоциановую окраску подсемядольного колена, створок бобов, черешков листьев и стебля.

Фенотипическое проявление некоторых признаков обусловлено комплементарным действием генов. Так, ген *W2* в присутствии доминантного аллеля *W1* обуславливает бледно-фиолетовую окраску венчика. Рецессивный аллель *W2* в сочетании с доминантным аллелем *W1* определяет фиолетово-красную окраску венчика. Сочетание доминантных аллелей генов *W3* и *W4* обуславливает темно-фиолетовую окраску венчика, а сочетание их рецессивных аллелей - бледно-фиолетовую, почти белую.

При скрещивании дикой сои с культурной доминирует растрескивание бобов, а при гибридизации двух культурных сортов может доминировать устойчивость к растрескиванию.

Изучена генетика устойчивости растений к ряду болезней. Так, резистентность к бактериальному ожогу контролируется доминантным геном *Rpg1*, бактериальной пузырчатости - рецессивным геном *rhp*, кольцевой пятнистости листьев - доминантным геном *ReS*, фитофторозной гнили - доминантным геном *Rps*, устойчивость к вирусу мозаики сои обусловлена одним или двумя генами.

Практически отсутствуют данные о локализации и числе генов, контролирующих количественные признаки у сои. Наследование этих признаков полигенное.

Задачи и направления селекции. Традиционные направления селекции сои на зрелые семена: на урожайность (3...4 т/га), скороспелость (70...90 дней), устойчивость к полеганию, болезням и вредителям, высокое содержание масла (20 %) и белка (40 %) в семенах. Селекция по большинству указанных направлений сопряжена с селекцией на повышенную азотфиксирующую активность. При этом новые сорта должны быть технологичны и пригодны к механизированной уборке, т. е. растения должны быть неполегающими, компактными, с дружным созреванием семян, с не растрескивающимися бобами и не повреждающимися при обмолоте семенами. Сорта

сои, пригодные для возделывания при орошении в европейской части России, должны обладать следующими характеристиками: высокой стабильной урожайностью с потенциалом 3,5...4,0 т/га, устойчивостью к полеганию и обламываемости побегов второго порядка, высоким качеством семян, комплексной устойчивостью к болезням и вредителям.

Сорта, предназначенные для выращивания на зеленую массу, должны обеспечивать урожайность 35...40 т/га в чистом посеве и 50...60 т/га в смеси. При этом доля сои в смеси кормовых культур должна составлять не менее 30 %. Такую урожайность могут обеспечить высокорослые, хорошо облиственные, теневыносливые растения. Сорта, предназначенные для совместных посевов, должны обладать корневой системой, конкурентоспособной по отношению к другим компонентам смеси, например к кукурузе. Таким свойством обладает глубокопроникающая корневая система, хорошо ветвящаяся в глубоких слоях почвы. Листья у сортов, предназначенных для монокультуры и посевов в смеси, должны быть нежными и малоопушенными (обладать хорошей поедаемостью животными).

Селекция на урожайность. Большинство районированных сортов имеет потенциальную урожайность 3...4 т/га; в государствах Средней Азии при орошении она составляет 3,5...4 т/га. Рекордная урожайность, достигнутая в США, составляет 7 т/га.

Индивидуальный отбор на продуктивность в гетерогенных популяциях необходимо вести по элементам структуры урожая: числу продуктивных узлов на главном стебле, бобов в узле и семян в бобе, массе 1000 семян, индексу урожая. Все эти признаки обладают высокой наследуемостью и низким уровнем модификационной изменчивости. Отмечена тесная корреляция между продуктивностью растения и числом продуктивных узлов на главном стебле, а также между продуктивностью и высотой растений.

В некоторых селекционных учреждениях в $F_2 \dots F_2$ проводят браковку гибридных популяций, сравнивая их продуктивность со стандартом.

Селекция на скороспелость. Приобретает особое значение в связи с интродукцией сои в новые более северные районы и созданием сортов для пожнивных посевов в южных районах с большой суммой активных температур.

Для каждой зоны необходимо создавать свои скороспелые формы с учетом экологических условий. Южным скороспелым сортам требуется сумма активных температур 2000...2200 °С. При посеве в северной зоне возделывания культуры у них увеличивается вегетационный период, они переходят из группы ультраскороспелых в группу среднеспелых или среднепозднеспелых, а северные ультраскороспелые сорта приобретают на юге карликовость, и их урожайность резко снижается.

Сорта северного экотипа должны иметь следующие параметры основных показателей: сумма активных температур 1700... 1800 °С, повышенная интенсивность фотосинтеза, активный симбиотический потенциал 15...20 тыс. ед., детерминантный тип роста, минимальное или нулевое ветвление, высота стебля 45...60 см, число продуктивных узлов не менее семи, высота прикрепления нижнего боба не ниже 15 см, число бобов в узле 2...2,5, семян в бобе - 1,7...2, масса 1000 семян 115...150 г, индексе урожая не менее 35 %, содержание белка в семенах 38...40 %, масла - 15...18%.

Густота стояния скороспелых сортов перед уборкой должна быть 500...600 тыс. шт/га. В таких посевах возникает опасность полегания, поэтому необходимое свойство таких сортов - устойчивость к полеганию.

Ультраскороспелые сорта созданы в Швеции (серии Фискеби, Шведская 856), однако они отличаются очень низким прикреплением бобов и поэтому непригодны к

механизированной уборке, а также повышенной растрескиваемостью бобов. В МСХА созданы формы сои северного экотипа (Мутант 1, ряд линий), устойчиво вызревающие на широте Москвы и Рязани в различные по метеорологическим условиям годы и дающие урожай семян 2...2,5 т/га.

Селекция на пригодность к механизированной уборке. Неравномерное созревание бобов, их растрескиваемость, склонность к полеганию и обламыванию боковых побегов - недостатки, которые можно устранить селекционным путем. Поэтому отбор на урожайность необходимо сочетать с отбором на оптимальную высоту прикрепления нижних бобов (не менее 12 см) и устойчивость к растрескиванию, что позволит снизить до минимума потери урожая при уборке. Высота растений должна составлять 60...80 см. Растения должны иметь сжатую или полусжатую форму с углом отхождения боковых ветвей 20...30°. Стебель должен быть прочным, с короткими нижними междоузлиями, что обеспечивает устойчивость к полеганию. Сочетание прочного стебля с компактной формой растений обеспечивает устойчивость к обламыванию боковых ветвей.

Часть семян при механизированной уборке травмируется, более подвержены этому крупносемянные формы. Для некоторых регионов, характеризующихся умеренными температурами и вероятными засухами в период вегетации, предпочтительнее создавать мелкосемянные сорта, поскольку именно такие формы отличаются высокими адаптивными свойствами.

Селекция на устойчивость к болезням и вредителям. В нашей стране сою чаще всего поражают болезни всходов: фузариозы и бактериозы, пятнистость листьев - пероноспороз, аскохитоз, септориоз, корневые гнили, бактериальное увядание, склеротиниоз.

Отбор устойчивых форм возможен как традиционными методами на инфекционном и провокационном фонах, так и лабораторными микрометодами. Например, по прорастанию пыльцы в среде с фузариевой кислотой с высокой степенью достоверности можно отобрать устойчивые к фузариозу формы (Балашова и др., 1988).

Один из наиболее активных вредителей сои - паутинный клещ. Обнаружена отрицательная корреляция между содержанием леглобина и повреждаемостью паутинным клещом ($r = - 0,70$). Таким образом, отбор на высокую азотфиксирующую способность будет сопряжен с отбором форм, устойчивых к паутинному клещу и слабо повреждаемых им. Зависимости между степенью устойчивости к паутинному клещу и признаками опущения листьев не обнаружено.

Селекция на качество семян. Большинство возделываемых сортов содержит 38...45 % белка и 17...21 % масла. Между содержанием белка и масла отмечена четко выраженная отрицательная корреляция ($r = - 0,7...- 0,3$). Высокой масличностью отличаются крупносемянные среднеспелые сорта.

В соевом масле наиболее важна незаменимая линолевая кислота, массовая доля которой составляет 50...60 %. Однако ее количество прямо коррелирует с содержанием линоленовой кислоты (2...3 %), придающей маслу специфический запах и способствующей его быстрому окислению.

При селекции сои на повышенное содержание белка следует учитывать, что в семенах скороспелых форм с цветной и темной окраской семенной оболочки его больше, чем в желтосемянных среднеспелых. У высокобелковых сортов суммарное количество белка и масла выше, чем у высокомасличных.

Для сои характерно наличие в семенах некоторых компонентов, обладающих антипитательными свойствами. К ним относятся ингибиторы трипсина и

химотрипсина, лектины, сапонины, рафиноза, стахиоза и некоторые другие. Большинство этих компонентов разрушается или теряет свою активность после термической обработки при температуре 110°C. Однако ингибиторы трипсина и химотрипсина при такой обработке частично сохраняют свою активность. Эти вещества блокируют в организме человека и животных ферменты, расщепляющие белки, снижая, таким образом, их переваримость. Поэтому селекция на низкую трипсинингибирующую активность (ТИА) в настоящее время очень актуальна. Считают, что оптимальное значение ТИА не превышает 10 мг/г. Создание сортов с низкой ТИА позволит снизить температуру обработки семян и сохранить их питательную ценность.

Селекция на повышенную симбиотическую активность. Содержание белка в семенах сои тесно связано с генетически обусловленным свойством - симбиотической активностью. Растения, способные сформировать большой активный симбиотический аппарат, а значит, и полностью обеспечить себя азотом за счет фиксации его из воздуха, содержат значительно больше белка (разница до 10 %), чем растения, произрастающие рядом, но иммунные к ризобиям или сформировавшие небольшой и менее активный симбиотический аппарат.

Селекцию сои на повышенную симбиотическую активность, белковую продуктивность и урожайность следует вести при оптимальных условиях симбиоза, т. е. на среднесуглинистых хорошо аэрируемых почвах с $pH_{\text{сол}}$ около 6,5, достаточно обеспеченных фосфором, калием, магнием, микроэлементами (бором, молибденом). При инокуляции семян специфичным активным штаммом ризобий азотные удобрения применять не следует. На этом фоне отбирают формы с повышенной симбиотической активностью по прямым (активность нитрогеназы) или косвенным (интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофилла в листьях, степень развития вегетативных органов) признакам. Формы, активно фиксирующие азот, имеют несколько более продолжительный вегетационный период, им требуется большая сумма активных температур.

Методы селекции. Для большинства районов, пригодных по агроклиматическим условиям для возделывания сои, интродукция и селекция этой культуры проходили сопряженно. Так, в Сибирском НИИСХ селекция сои была начата в 1953 г. на основе материала, полученного из Амурской области. Аналитическая селекция интродуцированного материала позволила создать сорта сои, пригодные для возделывания в Алтайском крае (Омская кормовая, Омская кормовая 1). Только в 70-х годах прошлого века в селекционный процесс был вовлечен материал из ВИР, стала широко применяться гибридизация.

В настоящее время популяции для отбора элитных растений сои создают с использованием внутривидовой и отдаленной гибридизации, гетерозиса, мутагенеза и полиплоидии.

Внутривидовая гибридизация. Это основной метод создания исходного материала для отбора у сои. Скрещивания проводят в основном внутри форм маньчжурского, индокитайского и корейского подвидов и между ними.

Принцип дополнения - ведущий при подборе родительских пар. При подборе пар для скрещивания наибольшую степень выражения признака у одной родительской формы следует дополнять средней степенью выражения того же признака у другой формы. Возвратные скрещивания применяют для улучшения существующих сортов путем передачи им одного - двух желаемых признаков от формы - донора. Наиболее эффективны сложные скрещивания с участием четырех и более родительских форм.

Отдаленная гибридизация. Использование этого метода до сих пор не приводило к практическому успеху, хотя представляет теоретический интерес. Дикорастущие формы являются ценными донорами комплексного иммунитета, устойчивости к засухе и весенним заморозкам, но они сильно полегают, имеют растрескивающиеся бобы, ряд других отрицательных свойств, что сдерживает их использование в гибридизации.

Наибольший интерес представляет уссурийская соя в качестве источника высокого содержания белка, многосемянности, скороспелости, высокой продуктивности, устойчивости к болезням, вредителям и стрессовым ситуациям биотического происхождения. Несмотря на высокую гомологичность геномов уссурийского и культурного подвидов сои обыкновенной, гибридизация между ними затруднена вследствие различных режимов митотического цикла: профазный индекс сои уссурийской равен 0,71, а у культурных подвидов - 0,39. Кроме того, гибриды с дикорастущей соей обладают комплексом отрицательных признаков, как правило, с доминантным проявлением, что снижает их практическую ценность. Гибриды культурных и дикорастущих форм можно использовать как промежуточные компоненты в сложных скрещиваниях.

Гетерозис. У сои обнаружена ядерная и цитоплазматическая мужская стерильность. Лучшие гибриды превышают по урожайности сорта на 40...50 %. Однако традиционные при селекции на гетерозис сложности, связанные с созданием стерильных аналогов и линий - восстановителей фертильности, при работе с соей усугубляются клейстогамией.

Полиплоидия. Автотетраплоидные формы сои обладают как положительными признаками (утолщенные высокие неполегающие стебли, более крупные листья, крупные семена), так и отрицательными (более продолжительный период вегетации, малое число семян в бобах). По урожаю семян они уступают диплоидам, но превышают их по накоплению вегетативной массы, они формируют более мощный и активный симбиотический аппарат, но фиксированный азот расходуется в основном на рост вегетативных органов. Полиплоидные формы могут быть использованы в селекции сортов, предназначенных для получения зеленой массы.

Мутагенез. Его достаточно широко используют как метод создания исходного материала для селекции. С помощью этого метода получены формы с такими хозяйственно полезными признаками, как повышенная продуктивность, скороспелость, устойчивость к ряду болезней, полеганию, нерастрескиваемость бобов, высокое содержание масла и белка в семенах. Создание мутантных популяций эффективно при использовании как физических, так и химических мутагенов. Из физических мутагенов чаще всего используют γ - излучение в дозе 40...80 Гр при мощности 0,4 Гр/мин, а из химических - нитрозоэтилмочевину (0,04...0,05 %), диэтилсульфат (0,025...0,05 %) и этиленмин (0,01...0,015 %) при экспозиции 6 ч.

Методы биотехнологии. Работы по созданию генетически модифицированных форм сои с хозяйственно ценными признаками (устойчивость к гербицидам, стрессовым воздействиям) успешно проводят в ряде стран. Например, в США по разным оценкам от 60 до 80 % урожая сои дают генетически модифицированные сорта. В нашей стране для создания исходного материала используют явление соматональной изменчивости, присущее процессу регенерации растений из различных тканей (соматических и генеративных). Разработаны методики получения регенерантов и их оценки. Среди них найдены формы, обладающие рядом хозяйственно ценных признаков - высоким содержанием белка и жира, устойчивостью к пероноспорозу, септориозу, церкоспорозу. Часть соматональных регенерантных линий представляет

собой ценный исходный материал, а часть линий, показавшая наряду с хозяйственно ценными признаками высокую урожайность, может быть сразу включена в питомники отбора. Например, одна из линий эмбрионного происхождения (Приморская 1281) обладает одновременно несколькими полезными признаками - высокой стабильной продуктивностью, устойчивостью к засухе, переувлажнению, высоким и пониженным температурам.

Достижения в селекции. Селекция сои в нашей стране была начата еще в 1915 г. на Амурском опытном поле (ныне Всероссийский научно - исследовательский институт сои, г. Благовещенск). Созданный в этом учреждении сорт Приморская 529, районированный в 1931 г., до сих пор занимает большие площади.

В течение последних 10... 15 лет прошла сортосмена - только 14 % сортов из числа включенных в Государственный реестр были созданы до 1990 г. Сорта последнего периода селекции сочетают раннеспелость с высоким потенциалом урожайности, технологичны, пригодны для механизированного возделывания, устойчивы к наиболее вредоносным патогенам. Селекционерами страны были созданы сорта, отвечающие агроклиматическим требованиям регионов ее возделывания: скороспелые и холодостойкие для Дальнего Востока и средней полосы; высокопродуктивные ранне- и среднеспелые для Северного Кавказа; раннеспелые засухоустойчивые для Поволжья. Потенциал урожайности современных сортов составляет 3,5...4,0 т/га в благоприятные годы и 1,5...2,0 т/га в засушливые. Прирост урожайности только за счет селекции составил в 1971 - 2000 гг. 26%.

Литература

1. Частная селекция полевых культур/ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

- 1.Какие известны центры происхождения различных подродов сои и вида соя обыкновенная?
- 2.Как различаются сорта сои по продолжительности вегетационного периода?
- 3.Каковы основные направления селекции сортов сои, предназначенных для разных зон возделывания?
- 4.Какими признаками определяется пригодность сортов сои к механизированной уборке?

Лекция №13 Проблемы селекции картофеля.

Генетика. Виды картофеля образуют непрерывный полиплоидный ряд, основное число которого (x) равно 12. Полиплоидный ряд клубненосных видов картофеля (впервые был установлен в 1929 г. В. А. Рыбиным) включает диплоидные ($2x$), триплоидные ($3x$), тетраплоидные ($4x$), пентаплоидные ($5x$) и гексаплоидные ($6x$) виды. Среди них около 70 % - диплоиды, 15 - тетраплоиды, 8 - гексаплоиды, 7 % - остальные виды.

Большинство диплоидных видов самонесовместимы и оплодотворяются в пределах вида перекрестно. Однако часть диких видов самосовместима и в результате самоопыления образует ягоды и семена. Мейоз у диплоидов и их гибридов протекает нормально с образованием 12 бивалентов в метафазе I. Самонесовместимость у диплоидов обусловлена действием множественных аллелей гена *S* (известно 13 аллелей).

Полиплоидные виды картофеля в основном самосовместимы. Однако у три - и пентаплоидов нарушен мейоз, пыльца стерильна, размножаются они только вегетативно. У тетра - и гексаплоидов мейоз протекает нормально, пыльца фертильна, они хорошо размножаются генеративным путем.

Тетраплоиды представлены двумя типами: алло - и автотетраплоидами. К *аллотетраплоидам* относятся дикие виды *S. acaule* Bitt. *S. stoloniferum* Schlecht. Считают, что они образовались в результате спонтанной гибридизации диплоидов с последующим удвоением числа хромосом. Мейоз у этих видов правильный, тип наследования дисомический. Аллотетраплоиды представляют собой функциональные диплоиды с парами полностью гомологичных хромосом ($A_1A_1A_2A_2$) и дисомическим характером расщепления.

К *автотетраплоидам* относятся культурные виды *S. tuberosum* и *S. andigenum*, а также все сорта картофеля. У них наблюдаются значительные нарушения в мейозе, приводящие к стерильности или низкой фертильности пыльцы.

Для автотетраплоидов характерен тетрасомический тип расщепления в потомстве по различным признакам. Его особенности связаны с наличием четырех гомологичных хромосом, их ному гену) случайными конъюгацией и распределением по гаметам. Все это приводит к образованию (по одних типов гомозигот: $AAAA$ и $aaaa$ и трех типов гетерозигот: $AAaA$, $AAaa$, $Aaaa$, называемых соответственно квадриплекс, нуллиплекс, триплекс, дуплекс и симплекс. Формулы указанных генотипов пишут сокращенно A_4 , A_3a и т.д. по разным признакам чаще всего встречаются симплексные, реже дуплексные генотипы. Отобрать в потомстве дуплекса генотип, доминантный по двум генам, очень трудно, вероятность его появления равна $1/1296$, т. е. практически выявить его невозможно. Однако у картофеля любую интересующую нас гетерозиготу можно отобрать, размножить вегетативно на любых площадях и детально изучить, тем более что основные хозяйственно ценные признаки у него контролируются доминантными генами (окраска клубней, устойчивость к болезням и др.).

Сорта картофеля по ряду хозяйственно ценных признаков в основном являются симплексами, но по отдельным признакам могут быть дуплексами и даже триплексами. Изучать расщепление и наследование многих признаков в связи с их автотетраплоидной природой очень сложно, поскольку гены, контролирующие их, могут находиться в различном аллельном состоянии (например, генотип $A_2a_2B_3bCc_3$ или $A_3aB_2b_2C_2c_2$ и др.), характерном для автотетраплоидов.

У картофеля синяя окраска клубней, цветков, глазков доминирует над красной, и обе они доминируют над белой. Окраска контролируется двумя группами комплементарно взаимодействующих генов: генами основы P и R и генами проявления D , E , F и S . Ген P обуславливает сине - фиолетовую, ген R – красно - фиолетовую окраску. Действие генов охватывает пигментацию всего растения (клубни, ростки, цветки, листовые пазухи и другие органы) в зависимости от присутствия комплементарных генов проявления: ген D - для клубней, кроме глазков, ген E - для всего клубня, включая глазки, гены F и S - для цветков. Комбинация этих генов определяет окраску цветков, клубней и глазков. Например, комбинация PRD и PD дает синие клубни, RD - красные, а у растений с одним геном P , R , D) или рецессивными генами pr - белые клубни. Пигментация ростков зависит от генов основы.

Все гены имеют дубли, что подтверждает тетраплоидную природу картофеля. Большинство сортов обладает симплексными генотипами по этому признаку, например $Pppp$, $Rrrr$ и т. д. Имеются и квадриплексы по генам основы или генам проявления. У них даже в отсутствие второго комплементарного гена достаточно четко проявляется окраска цветков и клубней. Это объясняет факты появления растений с окрашенными клубнями в потомстве бело - клубневых родительских форм.

В результате многочисленных скрещиваний установлено, что желтая окраска мякоти клубня доминирует над белой и контролируется одним доминантным геном и полигенами, доза которых влияет на ее интенсивность. Красная или синяя окраска мякоти определяется двумя комплементарными генами C и Y , обуславливающими образование антоциана, и геном Z , который его ингибирует.

Округлая форма клубней доминирует над округлоовальной и длинной и контролируется несколькими генами.

Содержание крахмала, белка, скороспелость контролируются у картофеля полигенно.

Фитофтороустойчивость определяется двумя генетическими системами, одна из которых контролирует реакцию сверхчувствительности, а другая - полевую устойчивость. Сверхчувствительность контролируется системой независимых доминантных генов, обеспечивающих иммунитет к определенным расам или группе рас фитофторы. Полевая устойчивость определяется серией полигенов с аддитивным эффектом, обеспечивающим различную степень устойчивости ко всем расам патогена.

Иммунитет к вирусным болезням у картофеля обнаружен лишь к вирусам X , Y и A американского сеянца DA 41/956 выявлено два доминантных комплементарно взаимодействующих гена, контролирующих иммунитет к вирусу X , один из которых находится в симплексном, а другой - в дуплексном состоянии ($A_2a_2Bb_3$).

Иммунитет к вирусу X у *S. acaule* определяется серией аллельных генов: ген R_x обуславливает иммунитет, ген R_{xn} - сверхчувствительность, ген R_{xs} - образование некрозов с мозаикой, ген r_x - восприимчивость. Доминирование генов наблюдается в последовательности: $R_x > R_{xn} > R_{xs} > r_x$.

У *S. stoloniferum* устойчивость к вирусу Y контролируется серией аллелей одного доминантного гена: $R_y > R_{yn} > R_{ys} > r_y$, где первый обуславливает иммунитет, второй - сверхчувствительность, третий - некротическую реакцию с мозаикой, четвертый - восприимчивость. Ген R_y обладает плейотропным действием, контролируя также иммунитет к вирусу A . Устойчивость у данных видов наследуется доминантно при самоопылении в соотношении 3 (устойчивые) и (неустойчивые).

Сверхчувствительные к вирусу Y формы найдены среди растений диплоидного вида *S. Commersonii* Dun. Реакция сверхчувствительности у селекционных сортов к

штаммам вирусов *X*, *Y* и *A* выражается в некрозе верхушки и контролируется доминантными генами *N*, действие которых зависит от штаммового состава этих вирусов и не обеспечивает полной защиты от них. Лишь доминантный ген *N_a*, контролирующей сверхчувствительность к вирусу *A*, защищает картофель от него. Поэтому селекцию на указанный вирус можно вести на основе *S.tuberosum*.

К вирусам *M* и скручивания листьев обнаружена лишь полевая устойчивость, к первому - у видов *S. commersonu*, *S. chacoense* Bitt., ко второму – *S. acaul*, *S. chacoense* и др. Она имеет полигенный тип наследования и снижается с повышением инфекционной нагрузки.

Ракоустойчивость к обычному (далемскому) биотипу *D* широко распространенному во всех странах, контролируется тремя доминантными генами: самостоятельным независимым геном *X* и двумя комплементарными генами *Y* и *Z*. Последнее объясняет появление устойчивых гибридов от скрещивания восприимчивых родительских форм. Сорта с геном *X* в симплексном (*Xxxx*) состоянии при самоопылении дают 75 % устойчивых форм, а дуплексные по этому гену сорта (*XXxx*) - 97,2 %.

Устойчивость к парше обыкновенной контролируется доминантными генами с полигенным эффектом. Наиболее устойчивы квадриплексы *A₄* (сорт Гинденбург), триплексы *A_{3a}* (сорт Юбель). По мере уменьшения дозы гена устойчивость снижается, один ген обуславливает частичную устойчивость. Устойчивостью к парше обладают формы с чешуйчатой (типа *gasset*) кожурой клубней, что может служить маркерным признаком при отборе.

Устойчивость к черной ножке контролируется полигенами с аддитивным эффектом, поэтому при расщеплении гибридов существует постепенный ряд переходных форм от высокоустойчивых к восприимчивым и возможно выщепление устойчивых трансгрессий.

Устойчивость к кольцевой гнили наследуется доминантно, в потомстве от самоопыления устойчивых сортов преобладают устойчивые формы. Нематодоустойчивость у диких видов контролируется как олиго-, так и полигенами. У *S. antigenum* найден сверхчувствительный тип устойчивости, обуславливаемый доминантно наследуемым геном *H1*, обладающим полной пенетрантностью, т.е. способностью подавлять образование цист до минимума. Ген *H1* контролирует устойчивость к патотипу *Ro - 1*, ген *H2* (у *S. Multidissectum* Hawk) - к патотипу *Ro-2*. Устойчивость к некоторым патотипам нематоды наследуется полигенно.

Устойчивость к колорадскому жуку контролируется полигенами с аддитивным эффектом, определяющим промежуточное наследование признака. Наиболее используемыми в селекционной работе являются виды *S. chacoense* и *S. demissium*. Вид *S. chacoense* гетерозиготен по содержанию гликоалкалоидов в листьях и клубнях и по степени устойчивости к личинкам колорадского жука. На трансгрессивных сортах картофеля (например, на аналоге американского сорта Рассет Бербанк) подавляется развитие личинок и имаго колорадского жука.

Пригодность для переработки на чипсы. Показателем качества чипсов является их цвет. Он может быть золотисто - желтым или коричневым, что зависит от реакции Мейларда, протекающей между аминокислотами и редуцирующими сахарами при повышенной температуре (160...180°C). Продуктом реакции являются темноокрашенные меланоиды, ухудшающие цвет и пищевую ценность чипсов. При определении пригодности сортов картофеля для переработки большое значение имеет содержание в них редуцирующих Сахаров, а также наследование этого признака в потомстве. Содержание моносахаров контролируется двумя доминантными

эпистатично взаимодействующими генами с аддитивным эффектом аллелей каждого из них. Один ген (*M*) обуславливает синтез моносахаридов в период холодного хранения клубней при температуре 2...3 °С, другой (*C*) - подавляет этот синтез, т.е. действует как ген - супрессор, в результате чего реакция превращения крахмала в редуцирующие сахара находится в динамическом равновесии. У сортов, пригодных для переработки, смещение в сторону возрастания редуцирующих Сахаров идет медленнее, у непригодных - быстрее. Так как признак наследуется по типу тетра - сомии, то ген *C* может находиться в различном аллельном состоянии (от C_4 до c_4). Предположительно определены генотипы сортов по гену - супрессору: пригодные - дуплексы C_2C_2 (Дезире, Камераз, Сотка, Верба), триплекс C_3c (Раменский), непригодные - нуллиплексы c_4 (Гидра, Гранола).

Цитоплазматическая мужская стерильность. Клоны с ЦМС у клубнеобразующих видов *Solanum* встречаются редко. Однако при межвидовой гибридизации картофеля обнаружено проявление ЦМС (например, в скрещиваниях *S. tuberosum* x *S. Curtilobium* Juz., тогда как реципрочные скрещивания дали нормальные растения с фертильной пылью в F_1).

Задачи и направления в селекции. Перед селекционерами картофеля поставлен ряд задач, которые можно разделить на общие, региональные и специфические.

Общая задача - создание экологически пластичных, высокоурожайных, устойчивых к болезням, вредителям и неблагоприятным условиям сортов, имеющих разные сроки созревания, обладающих высокой питательной ценностью и хорошими вкусовыми качествами и пригодных для механизированного возделывания.

Одна из региональных задач - создание фитофтороустойчивых сортов для тех районов страны, где эта болезнь проявляется регулярно. Другая - создание сортов картофеля, пригодных для суходольного и поливного земледелия в условиях повышенной температуры почвы и воздуха, а также двуурожайных сортов с коротким периодом покоя клубней для южной зоны страны.

К специфическим задачам селекции нужно отнести создание сортов, пригодных для промышленной переработки на пищевые полуфабрикаты (картофельная крупка, пюре, сушеный картофель и др.) и готовую продукцию (чипсы, помфри, крекеры и др.), а также сортов, приспособленных для выращивания из семян.

Селекция на высокую урожайность и питательную ценность. Урожай картофеля с куста определяется числом клубней и средней массой одного клубня. При подборе родительских пар для скрещивания необходимо это учитывать, так как известно, что урожайных гибридов больше в потомстве урожайных родительских форм. Поскольку число положительных по признаку урожайности трансгрессий незначительно (1,5...1,6 %), отборы нужно проводить в больших гибридных популяциях.

Селекция на повышенное содержание крахмала и белка в клубнях. Оба признака наследуются полигенно. Сорты картофеля должны иметь повышенное качество и улучшенный химический состав клубней (содержание протеина 1,8...3,2%, крахмала - 14...30 %, витамина С - 20...30 мг/100 г).

Поскольку отмечена положительная связь между крахмалистостью родительских форм и их потомства, целесообразно использовать в качестве доноров высококрахмалистые сорта, отбирая положительные по содержанию крахмала трансгрессии. Можно вовлекать высококрахмалистые дикие виды в скрещивание с *S. tuberosum* с дальнейшим беккроссированием гибридного потомства, например (*S. demissum* x *S. tuberosum*) x *S. tuberosum*.

На ранних этапах селекционного процесса повысить крахмалистость гибридов *S. tuberosum* до 20...23 % можно с помощью накапливающих межсортовых скрещиваний, а на более поздних этапах - скрещивая эти гибриды с *S. demissum* или его потомством, что повышает крахмалистость до 24...28 %.

Поскольку между содержанием белка и крахмала нет отрицательной корреляции, можно путем подбора родительских пар для скрещивания и отбора нужных комбинаций создать высокобелковые (2,5 %) крахмалистые (24...26 %) сорта.

Селекция на скороспелость и создание двуурожайных сортов. В России возделывают около 70 ранних и среднеранних сортов картофеля, среди которых ультраскороспелые - Приекульский ранний и др., ранние - Белорусский ранний, среднеранние - Зорька, Невский и др. Однако приспособленные к местным условиям, скороспелые, высокоурожайные сорта картофеля созданы еще не для всех зон страны. Недостаток таких сортов - сильная поражаемость болезнями.

Наибольший выход ранних гибридов отмечен в скрещиваниях ранних сортов между собой, но они низкоурожайны. Для создания скороспелых и урожайных сортов рекомендуется скрещивать ранние сорта со среднеранними и среднеспелыми и подбирать родительские пары на основе продолжительности периодов роста и интенсивности накопления урожая. Наибольшее число раннеспелых сортов (25...35 %) получают при скрещивании родительских форм с быстрым образованием всходов (15...17 дней), коротким (10...12 дней) периодом от всходов до образования клубней и интенсивным накоплением урожая.

Для получения скороспелых сортов применяют также межвидовую гибридизацию, скрещивая *S. tuberosum* с видами *S. andigenum*, *S. ribinii* Jus. Buk, *S. phureja* Juz. Et. Buk. Два последних вида характеризуются отсутствием периода покоя клубней, их используют при создании двуурожайных сортов для южных районов страны. Эти сорта должны быть скороспелыми, высокоурожайными и с коротким периодом покоя клубней.

Селекция на пригодность к промышленной переработке. Для получения различных полуфабрикатов и готовой продукции нужны сорта с определенными свойствами клубней. При промышленной переработке на чипсы важен их биохимический состав, а именно:

большое количество сухого вещества (более 20 %) и низкое содержание редуцирующих Сахаров (0,1...0,3 %).

Наиболее рациональные методы проверки пригодности сортов - определение содержания редуцирующих Сахаров в начале, конце хранения и после рекондиционирования, а также приготовление чипсов и других полуфабрикатов в лабораторных условиях.

Наибольший выход пригодных для указанных целей форм наблюдается в потомстве от скрещивания отвечающих этим требованиям родительских пар. Для создания сортов, пригодных для промышленной переработки на чипсы, нужно подбирать родительские формы по фенотипу (окраске чипсов и содержанию редуцирующих сахаров), оценивать их потомство и скрещивать с высокоурожайными и высококрахмалистыми сортами.

Селекция на фитотроустойчивость. Создание сортов с расспецифической устойчивостью не увенчалось успехом. Все они в условиях производства поражались, так как происходило постепенное накопление более вирулентных рас. Необходимо создавать сорта, сочетающие сверхчувствительность с полевой устойчивостью, так как

первый тип устойчивости уменьшает первоначальную инфекцию, а второй - замедляет скорость распространения болезни.

Селекция на устойчивость к вирусам. Одна из труднейших задач селекции - создание сортов с комплексной устойчивостью к вирусным болезням. Сложность заключается в большом разнообразии вирусов и их штаммов, характер проявления которых меняется в зависимости от внешних условий и сортовой специфичности. Решающее значение здесь имеет выбор исходного материала, основанный на знании генетической природы различных типов устойчивости и закономерностей их наследования.

Селекция на устойчивость к раку. Рак картофеля вызывается грибом *Synchytrium endobioticum* Perc. и относится к опасным карантинным болезням. На территории нашей страны выявлены четыре биотипа рака (обычный и более агрессивные - межгорский, раховский, буковинский). Все сорта, поступающие в государственное сортоиспытание, должны быть устойчивыми к обычной расе гриба. К ней невосприимчивы многие селекционные сорта, дикие и культурные виды картофеля. Сорта, устойчивых к более агрессивным биотипам рака, значительно меньше.

Селекция на устойчивость к парше. Болезнь вызывается грибом *Striptomices scabies* Wacs. Et Neur. и отрицательно сказывается на качестве клубней, их товарном виде. Через язвы пораженного паршой картофеля в клубень проникает вторичная инфекция (грибы, бактерии), вызывающие его гниение. Источниками первичной инфекции являются почва и больные клубни. При сильном поражении паршой повреждаются почки глазков, что приводит к уменьшению всхожести, потере урожая (до 15...20 %) и снижению содержания крахмала в клубнях. Большая часть сортов восприимчива к существующим расам парши.

Старый немецкий сорт Гинденбург гомозиготен по устойчивости к парше и при скрещивании с восприимчивыми сортами дает в потомстве значительное число устойчивых форм.

Селекция на устойчивость к бактериальным болезням. Наиболее вредоносны из них черная ножка и кольцевая гниль. Возбудители черной ножки - бактерия *Erwinia carotovora* (Jones) Dya (*Erwinia phytoftora* Berg. Et. Al.). Источник инфекции - больные клубни и зараженная почва. Поражение проявляется в загнивании и почернении основания стебля, что приводит к гибели растения. Зараженный клубень загнивает и темнеет. Кольцевая гниль вызывается бактерией *Clavibacter michigananense* subsp. *Sepedonicum* Scapt. Et Burkh. Болезнь вызывает увядание растений и гниение клубней. Бактерии из больных клубней проникают в сосудистую систему стеблей, а затем молодых клубней и разрушают ее. Потери урожая могут составить 20...45 % и более. Для создания сортов, устойчивых к обеим болезням, используют устойчивые сорта, культурные и дикие виды картофеля.

Селекция на устойчивость к картофельной нематоде. Картофель повреждают два вида нематод - *Globodera rostochiensis* Behrens. (золотистая) и *Globodera pallid* Bechrens. (бледная). Золотистая нематода представлена патотипами *Po1* - *Po5*, белая - *Pa1* - *Pa3*. В нашей стране обнаружена только золотистая нематода (патотип *Po1*).

Учитывая возможность появления новых рас нематоды, необходимо создавать сорта, обладающие сверхчувствительностью к распространенному патотипу *Po1* и полевой устойчивостью к другим патотипам. В нашей стране из 191 сорта картофеля, рекомендованного к использованию, к золотистой нематоде устойчивы 73 сорта, из них лишь 16 - отечественной селекции, в то время как в Голландии и Германии их доля составляет более 30 %.

Селекция на устойчивость к колорадскому жуку. Один из опаснейших вредителей картофеля – *Leptinotarsa decimleata* Say, завезенный из Северной Америки в Западную Европу и распространившийся там, в XX столетии. Его вредоносность обусловлена большой прожорливостью жуков и личинок, поедающих листья.

Иммунных к колорадскому жуку сортов и видов картофеля нет, но известны формы с различной степенью устойчивости. Виды картофеля различаются по их пригодности для откладки яиц жуком. Меньше яйцекладок и высокая гибель личинок отмечены на растениях видов *S. Tarijense* Hawk., *S. chacoense*, *S. demissum* и др., сортах с повышенным содержанием гликоалкалоидов (Пересвет, Никулинский, Зарево). Эти сорта относительно устойчивы к личинкам колорадского жука. Но нужно следить за содержанием гликоалкалоидов в клубнях таких сортов (оно не должно превышать 14 %). Более перспективным направлением селекции на устойчивость к колорадскому жуку считают использование в гибридизации диких видов *S. Poyadenum* Greenm. и *S. Berthaultii* Hawk., у которых имеются железистые волоски, обуславливающие снижение числа яйцекладок и выживаемости личинок жука.

Селекция на пригодность к механизированной уборке. Для машинной уборки пригодны сорта с прямостоячей или слегка развалистой ботвой, компактным расположением гнезда, округлыми и овальными клубнями, имеющими чешуйчатую кожуру и мякоть с уплотненным расположением мелких клеток. По всем этим признакам в процессе селекционной работы ведут отбор. Формы с разбросанным или среднеразбросанным гнездом, длинными столонами бракуют, так как при уборке такого куста будет потеряна часть урожая за счет порезанных и раздавленных клубней. Округлые клубни с чешуйчатой кожурой и плотной мякотью предпочтительнее, поскольку они более устойчивы к механическим повреждениям и быстрее образуют раневую перидерму. Для более активного противостояния сорнякам важно создание сортов с ускоренными темпами развития, особенно в первый период роста (так называемой стартовой интенсивностью), и повышенной мощностью куста (без снижения клубнеобразования).

Селекция на устойчивость к экстремальным условиям внешней среды. В ряде регионов страны периодически складываются экстремальные условия, вызывающие гибель ботвы (поздние заморозки весной до - 1...-1,5 °С, сильная жара и засуха при выращивании на юге).

Для выделения морозостойких сортов можно использовать дикие виды, выдерживающие заморозки до - 3...-7°С в течение 6...8 ч. Для создания жароустойчивых сортов используют устойчивые к перегреву виды картофеля, у которых белок свертывается при температуре выше 58 °С.

Селекция на создание форм, пригодных для генеративного размножения. Размножение картофеля генеративным путем имеет ряд преимуществ перед его размножением клубнями: 1) высокий экономический эффект за счет снижения затрат на семена в 10... 14 раз, освобождение земельной площади и площади хранилищ, экономия клубневого материала и снижение расходов на его хранение и транспортировку; 2) отсутствие зараженности истинных семян возбудителями вирусных, грибных и бактериальных болезней; 3) возможность популяции растений различных генотипов сильнее противостоять опасным болезням по сравнению с популяцией растений одного генотипа; 4) семена могут храниться при комнатной температуре 4...5 лет, а при низкой - до 20 лет; 5) расход семян на 1 га - 100... 150 г, с 1 га фертильного сорта можно получить до 150 кг семян, что достаточно для обеспечения семенным материалом площади посева 11,5 тыс. га.

В России этот метод, хотя им занимались с 30-х годов XX в., не получил распространения в производстве в связи со слабым начальным ростом растений, сильной засоренностью, нестабильностью по ряду хозяйственно ценных признаков (форма и окраска клубней, длина столонов и др.) и низкой урожайностью при использовании семян от самоопыления в условиях двулетней культуры картофеля.

Методы селекции. Отбор. Это - основной метод селекции картофеля. На ранних этапах селекционного процесса проводят негативный отбор сеянцев (F_1), на более поздних - позитивный индивидуальный или массовый отбор по комплексу хозяйственно ценных признаков. Отбор сеянцев ведут в потомстве от самоопыления сортов или гибридов (внутри - или межвидовых). Главным методом создания исходного материала является гибридизация.

Внутривидовая гибридизация. Научная селекция картофеля в нашей стране началась только после 1917 г. Путем межсортовых скрещиваний между интродуцированными из разных стран сортами были получены первые отечественные сорта, имеющие высокую продуктивность и относительную устойчивость к ряду болезней: Лорх, Корневский и др. Однако дальнейшая гибридизация между сортами *S. Tuberosum ssp. europeum* не принесла успеха, так как потомство от таких скрещиваний было неустойчивым к болезням и вредителям.

Межсортовая гибридизация. Ее широко используют для создания сортов картофеля в России, Великобритании, Франции, Германии, Венгрии и других странах. При использовании данного метода важны правильный подбор компонентов скрещивания и получение большого объема гибридных популяций для выделения клонов с хозяйственно ценными признаками.

Межвидовая гибридизация. Этот метод стал широко применяться в нашей стране в начале 30-х годов. В скрещивания вовлекались дикие и культурные виды картофеля, устойчивые к различным болезням. Например, вид *S. demissum* использовали для получения фитофтороустойчивых сортов. Достаточно широкое применение в селекции на повышение крахмалистости и полевою устойчивость к фитофторе и нематодам нашел вид *S. andigenum*. На основе межвидовой гибридизации был создан ряд сортов *S. tuberosum subsp. hybridum* и получен высокопродуктивный, относительно устойчивый к болезням исходный материал.

Межвидовая гибридизация затруднена из-за нескрещиваемости многих видов с сортами и сильного доминирования негативных признаков диких видов в гибридном потомстве (длинные столоны, мелкие клубни, плохой вкус и др.). Чтобы избавиться от этих нежелательных признаков, используют беккроссирование.

Метод беккросса. Его широко применяют во многих странах. Суть его состоит в проведении однократных или многократных скрещиваний отобранных межвидовых гибридов F_1 с сортом в качестве отцовской или материнской формы. Сорта картофеля могут быть разными, поскольку беккроссирование идет на уровне видов. Среди полученных гибридов B_1 отбирают формы с наибольшим проявлением положительных признаков и, если необходимо, проводят еще один (B_2) или несколько беккроссов (B_3 , B_4), -Беспрерывное беккроссирование применяют с целью передачи моногенного доминантно наследуемого признака при наличии надежных морфологических маркерных признаков для проведения отбора (например, устойчивость к патогену). Если таких маркерных признаков нет или селектируемый признак контролируется несколькими генами либо более сложно, то метод беспрерывного беккросса неэффективен. В таких случаях используют прерывающийся беккросс. Для получения

высокогетерозисных форм бывает достаточно одного - двух беккроссов - все зависит от конкретного дикого вида и сортов, участвующих в гибридизации.

Экспериментальная полиплоидия. Этот метод применяют для перевода видов картофеля на более высокий уровень ploидности и повышения тем самым их скрещиваемости с сортами. Это осуществляют с помощью 0,4%-го водного раствора колхицина двумя способами: капельным, когда колхицин наносят на точку роста в фазе развернутых семядолей, и путем замачивания семян до появления корешков длиной 2 мм.

Экспериментально полученные автотетраплоиды (из диплоидов) или октаплоиды (из аллотетраплоидов) скрещивают с *S. tuberosum*. При этом преодолевается нескрещиваемость, обусловленная различиями в уровне ploидности. Получены полиплоидные формы многих видов картофеля, представляющие интерес для селекции, и некоторые из них (*S. acaule*, *S. stoloniferum*, *S. chacoense* и др.) вовлечены в гибридизацию с сортами.

Диплоидные виды используют в скрещиваниях также с помощью амфиплоидии. Многие из них достаточно успешно образуют между собой диплоидные гибриды F_1 . Затем их колхицинируют и скрещивают с третьим видом, например (*S. vernei* x *S. chacoense*) x *S. tuberosum*. В результате получают трехвидовые гибриды ($3 F_1$), которые можно вовлекать в дальнейшую гибридизацию с сортами в качестве материнских или отцовских форм, поскольку они фертильны. С помощью полиплоидных форм получены сорта - гибриды Бизон, Грацилия, Белая ночь, Пересвет.

Экспериментальная гаплоидия. Этот метод основан на способности культурных диплоидных видов индуцировать образование дигаплоидов вследствие гаппартеногенеза у тетрагоидных сортов и видов при опылении последних пылью диплоидов.

Первые дигаплоиды в бывшем СССР были получены Е. В. Ивановской в 1939 г. при скрещивании *S. tuberosum* x *S. ribinii* ($2n = 24$). В настоящее время для создания дигаплоидов *S. tuberosum* и *S. andigenum*, *S. ribinii* их скрещивают с культурными диплоидными видами *S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. ribinii*., но с использованием специально подобранных диплоидных форм, обладающих маркерными признаками. Дигаплоиды можно получить и воздействием химическими реагентами, облучением пыльцы, задержкой опыления, из культуры пыльников.

Дигаплоиды одного сорта сильно варьируют по ряду хозяйственно полезных признаков (урожайность, число и крупность клубней, окраска цветков, стеблей и клубней, темп развития и др.) и часто имеют стерильную пыльцу (действие S - аллельной системы), поэтому в гибридизации используются в основном как материнские формы, но единичные дигаплоиды отличаются фертильностью. Они хорошо скрещиваются с диплоидными дикими и культурными видами и служат для переноса от последних в дигоидные гибриды генов, контролирующими положительные признаки. Поскольку вероятность отбора доминантных гомозигот при самоопылении гибридов на диплоидном уровне больше, чем на тетраплоидном, внимание селекционеров привлекает возможность работы на диплоидном уровне.

Успех интрогрессии полностью зависит от гомеологической рекомбинации между родительскими геномами в мейозе F_1 гибридов и от их фертильности (van Tuyl and DeJeu, 1997). Растения F_1 *L. longiflorum* x азиатский гибрид обычно полностью стерильны. Для преодоления этой проблемы на линиях в настоящее время используются два подхода: митотическое удвоение хромосом и применение растений, формирующих нередуцированные $2n$ -гаметы (van Tuyl et al, 1989). Последний подход

наиболее предпочтителен для селекционных программ, в которых упор делается на использование интрогрессии генетического материала от одного вида к другому. Формирование нередуцированных гамет связано обычно с двумя типами нарушения мейоза: 1. отсутствием первого мейотического деления (first division restitution - FDR); 2. отсутствием второго мейотического деления (second division restitution - SDR) (Mok and Peloquin, 1975; McCoy, 1982; Hermsen, 1984). Для использования гибридных растений, формирующих $2n$ -гаметы в селекционных программах, необходимо знать путь формирования таких гамет (FDR или SDR). В нередуцированных гаметах, образующихся в результате FDR, в каждую гамету попадают несестринские хроматиды каждой гомологичной хромосомы, в то время как в результате SDR сестринские хроматиды попадают в одну гамету (Ramana, 1979). В случае межвидовых гибридов по одной хроматиде от каждого родителя попадает в гаметы, сформированные в результате FDR. Отсутствие гомологичных хромосом *L.longiflorum* в ALA и OLA гибридах указывает на механизм FDR формирования $2n$ -гамет в LA-гибридах, которые были использованы в качестве отцовской формы

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

- 1.Какие полиплоидные виды картофеля наиболее широко используют в селекции?
- 2.Какие имеются типы тетраплоидов картофеля и в чем их различие?
- 3.Какой тип наследования в потомстве по признакам характерен для автотетраплоидов?
- 4.Как наследуются и контролируются основные хозяйственно ценные и биологические признаки картофеля?
- 5.Каковы основные задачи и направления селекции?
- 6.Какой исходный материал используется при гибридизации картофеля?
- 7.Каковы основные методы селекции картофеля?
- 8.Особенности селекции на гетерозис и, его обусловленность функционированием нередуцированных гамет (ФДР и СДС).

Лекция №14 Проблемы селекция и генетика подсолнечника.

Генетика. Род *Helianthus* представлен полиплоидным рядом с основным числом хромосом $n = 17$. Имеются диплоидные ($2n = 34$), тетраплоидные ($2n = 68$) и гексаплоидные ($2n = 102$) виды. Все современные масличные сорта подсолнечника относятся к диплоидным формам. Некоторые подвиды подсолнечника вовлекают в селекцию в качестве источников ЦМС (*subsp. petiolaris* и *lenticularis*), дикие виды служат также источниками устойчивости к болезням и вредителям.

У подсолнечника отмечена значительная внутри - и межпопуляционная изменчивость признаков, что способствовало успеху при использовании различных методов отбора из сортов-популяций. В селекции этой культуры используются также результаты генетико - селекционных исследований мужской стерильности и гетерозиса, межвидовой гибридизации, мутагенеза, полиплоидии, иммунитета.

Знание наследования морфологических признаков подсолнечника важно для определения степени его гибридности при селекции, как сортов - популяций, так и гетерозисных гибридов. Селекция подсолнечника на гетерозис получила значительное развитие благодаря созданию форм, обладающих ЦМС. Из нескольких известных форм с ЦМС в мире наиболее широко используют источник ЦМС, полученный П.Леклерком в 1968 г. в результате гибридизации *H. annuus subsp. petiolaris* x *subsp. annuus* (PET 1 по классификации ФАО). В России была получена форма КИ 70, созданная в ВИР А. В. Анащенко в результате филогенетически отдаленной гибридизации *H. annuus subsp. lenticularis* x *subsp. annuus*. Эти источники различаются по фенотипическому проявлению. У PET 1 пыльники имеются, но пыльцы в них нет; у КИ 70 пыльники отсутствуют. В последующем поиск источников ЦМС у подсолнечника активно продолжался. В настоящее время наиболее изучены около 20 из них, которые разделены на три группы: PET-подобные ЦМС (ARG 1, DCS 2, RIG2, DEB 1, PRR 1 и др.), PET-альтернативные ЦМС (PEF 1, GIG 1, ANT 1, ANN 5) и трудновосстанавливаемые ЦМС (DCS 1, DCS 4, RIG 1 и др.). Для практических целей рекомендовалось использовать стерильный аналог линии ЖС 17 с маркерным признаком «желтая окраска розетки и верхних листьев» (ВИР 126 ЦМС) и сорта Армавирец (ВИР 127 ЦМС). Получение любых стерильных аналогов линий на основе ЦМС осуществляют по методике насыщающих скрещиваний, где в качестве рекуррентной родительской формы используют линию, по которой создается аналог.

Задачи и направления в селекции. Принято считать, что история подсолнечника как культурного растения началась 170... 180 лет тому назад и период «народной» селекции продолжался около 80 лет, т.е. до начала XX в. Начало научной селекции подсолнечника было положено в 1910 - 1912 гг. В. С. Пустовойтом в Краснодаре и Е. М. Плачек в Саратове.

Примерно до 1940 г. селекционные программы по подсолнечнику были ориентированы на создание самоопыленных линий, межлинейных, сортолинейных гибридов и гибридов - синтетиков по аналогии с другими перекрестноопыляющимися культурами, в первую очередь - с кукурузой. После открытия достаточно надежных источников ЦМС начиная с 80-х годов XX в. селекционеры подсолнечника практически во всем мире перешли на создание межлинейных гибридов. Сорта подсолнечника возделываются в настоящее время только в нескольких странах: России, Украине, Индии, Испании и Болгарии. Полноценная селекционная программа по сортам - популяциям подсолнечника в настоящее время ведется только во ВНИИМК (г.

Краснодар). Однако и в настоящее время, когда прошло более 20 лет после начала активного внедрения в производство межлинейных гибридов, сорта - популяции подсолнечника занимают в РФ до 70 % всех посевных площадей под этой культурой и довольно успешно конкурируют с гибридами.

Селекцию подсолнечника ведут более чем по 30 признакам. В зависимости от зоны возделывания требования, предъявляемые к сорту или гибриду, могут уточняться, но выделен ряд признаков и свойств, необходимых для всех зон. К ним относятся высокая продуктивность, устойчивость к болезням и вредителям, высокие масличность и качество масла, технологичность, адаптивность.

Селекция на высокую продуктивность. Понятие продуктивности для подсолнечника как для масличной, технической культуры включает в себя два признака: урожайность семян с единицы площади и их масличность.

В связи с переходом селекции на гетерозисные гибриды проблема лужистости приобретает особое значение. Наибольший гетерозисный эффект отмечен при скрещивании линий сортов отечественной селекции с линиями зарубежных образцов с высокой общей комбинационной способностью (ОКС). Но поскольку все зарубежные образцы обладают повышенной лужистостью (32...35% и более) и грубая лужистость доминирует, сбор масла остается на уровне стандартных сортов или лишь немного превышает его. Лужистость не коррелирует ни с масличностью ядра, ни с массой 1000 семян. Она относительно тесно связана с диаметром корзинки и массой семян одной корзинки. В крупных корзинках при высоком урожае семян в ряде случаев проявляется повышенная доля лужи в пересчете на массу семян. В селекции важно учитывать не только массу 1000 семян, но и массу 1000 ядер, так как невыполненные семечки типа грызового подсолнечника или межеумка могут при высокой крупности иметь щуплое ядро и низкую натуру. В то же время слишком плотное прилегание ядра к оболочке семян нежелательно, так как создает большие трудности при отделении ядра от лужи на маслозаводах.

Поскольку растение подсолнечника имеет избыточную вегетативную массу, для повышения уборочного индекса необходима более рациональная архитектура отдельных растений (сокращение числа, размеров и общей площади листьев), что позволит увеличивать плотность посева и создавать оптимальный фитоценоз. Высокоурожайные сорта и гибриды должны быть отзывчивы на агротехнические приемы (удобрение, орошение) и обладать хорошо выраженной буферностью или гомеостазом.

Масличность сортов народной селекции и первых селекционных сортов составляла 28...33 %, причем считалось, что 33 % - это биологический предел. В 1927 г. был выведен первый сорт - Круглик А - 41. Сорта Передовик улучшенный, Армавирский 3497 улучшенный и др. в благоприятные годы накапливают до 55...56% жира. Во ВНИИМК имеется селекционный материал с масличностью абсолютно сухого ядра 68...72 % при масличности абсолютно сухих семян 50...60 %.

Селекция на качество масла. Подсолнечное масло в основном состоит из триглицеридов четырех жирных кислот: олеиновой, линолевой, пальмитиновой и стеариновой, причем первые два в сумме составляют около 90 %. В масле обычного подсолнечника содержится около 55...60 % линолевой кислоты и 30...35 % олеиновой, в то время как в одном из лучших для питания человека оливковом масле содержание олеиновой кислоты составляет 75...80%.

Пищевая ценность семян и масла зависит не только от состава жирных кислот, но и от содержания витаминов, естественных ингибиторов окисления и прооксидантов. В

семенах подсолнечника накапливается 0,7... 1 % фосфолипидов (фосфатидов), 0,23...0,24 % стеролов. В масле современных сортов содержится 60...80 мг % токоферолов, характерные свойства которых связаны с проявлением ими Е - витаминной активности и антиокислительного действия. По количеству водорастворимых витаминов (никотиновой кислоты, тиамина, биотина и рибофлавина) семена высокомасличного подсолнечника сходны с семенами арахиса. Содержание в зрелых семенах каротиноидов (каротинов и ксантофиллов) составляет 0,12...0,16мг%.

Основным направлением селекции подсолнечника долгое время оставалось повышение сбора масла с единицы площади путем создания продуктивных сортов с высокой масличностью семян. Однако проведенные биохимические исследования показали широкие пределы варьирования жирнокислотного состава масла подсолнечника, что дало возможность вести селекцию на его определенное качество. Особо выделяются два направления селекции на качество масла: на повышенное содержание в немолеиновой кислоты и на устойчивость масла к гидролитическому распаду.

Селекция на содержание белка. Семена подсолнечника наряду с высокой масличностью характеризуются накоплением значительного количества протеина (до 20...25 %). В процессе селекции на высокую масличность и белковость увеличилась доля водорастворимой фракции белков, наиболее сбалансированной по аминокислотному составу, в результате повысилось содержание в общем белке некоторых незаменимых аминокислот, в том числе лизина.

Селекция на оптимальный вегетационный период. Продолжительность вегетационного периода у подсолнечника определяется как отрезок времени от массового появления всходов до массового созревания растений. При наступлении фазы созревания растений отмечают физиологическую (влажность семян 35 %) и техническую (влажность семян 15 %) спелость. Оптимальную продолжительность вегетационного периода устанавливают для каждой зоны в зависимости от тепло- и влагообеспеченности, погодных условий в период созревания и уборки и т. д. Для условий Кубани В.С.Пустовойт считал допустимой продолжительность вегетационного периода 92...95 дней. Селекция более скороспелых форм обычно сопровождается снижением продуктивности. По данным А. Б. Дьякова, сокращение вегетационного периода на 12... 15 дней приводит к снижению урожайности в среднем на 20...30 %, причем за один день вегетации в благоприятных условиях накопление масла составляет 30 кг/га.

Достаточно продуктивные скороспелые сорта и гибриды могут быть созданы за счет дружного созревания растений, отбора генотипов с более коротким периодом от физиологической до полной спелости; вегетационный период может быть сокращен также путем селекции на ускоренное высыхание корзинок. Для определения физиологической спелости в селекционной работе часто используют признак изменения окраски тыльной части корзинки. Желто - бурый цвет корзинки соответствует наступлению физиологической спелости.

Для Сибири, Нечерноземной зоны и других регионов, в которых весна часто бывает холодная и длительная, необходимы сорта и гибриды, обладающие скороспелостью и ранней всхожестью.

Во ВНИИМК разработаны схема и методика оценки и отбора селекционного материала по признаку ранней всхожести и скороспелости с использованием фитотрона в осеннее – зимне - весенний период.

По современной классификации сорта и гибриды подсолнечника по продолжительности вегетационного периода подразделяются на четыре группы: среднеспелые (92...132 дня), раннеспелые (80...120 дней), очень ранние (70...100 дней) и очень - очень ранние (меньше 70 дней)

При селекции на раннеспелость основную браковку проводят во время цветения, удаляя все поздноцветущие растения.

Селекция на технологичность. Сорта и гибриды подсолнечника должны характеризоваться выравненностью по высоте и неполегаемостью, одновременным созреванием и высокой аттрагирующей способностью семян. При созревании растения должны высухать на корню, что позволяет проводить уборку без химической десикации. Таким требованиям отвечают посевы из однокорзиночных растений высотой 80... 120 см, с оптимальным размером слабовыпуклой корзинки, расположенной выше листьев на стебле под углом 45...90°.

В характеристику технологичности входит также устойчивость к осыпанию семян при одновременном достаточно легком обмолоте комбайном.

Селекция на устойчивость к болезням и вредителям. На первых этапах селекции серьезную проблему представляла ржавчина, завезенная вместе с подсолнечником из Америки. Слабопоражаемые местные сорта (Зеленки и др.) были получены в результате народной селекции. В конце XIX - начале XX в. культура подсолнечника пришла в упадок вследствие сильного распространения подсолнечниковой огневки (подсолнечной моли) и растения - паразита заразихи расы А. К 1912 г. были созданы первые сорта подсолнечника с панцирным фитомелановым слоем, практически не поражаемые огневкой и устойчивые к заразихе. В 1930-е годы появилась новая раса Б заразихи, а в 50-е годы - ложная мучнистая роса. В 70-е годы активизировались различные гнили: белая, серая, сухая и пепельная. В последнее время серьезную угрозу для подсолнечника представляют ранее маловредоносные грибные болезни: фомопсис, фузариоз стебля и корзинки, вертициллез.

Считают, что на подсолнечнике паразитируют 65 видов грибов, 10 бактерий, два вируса и четыре вида цветковых паразитов. По степени вредоносности выделены следующие болезни: белая гниль, ложная мучнистая роса, ржавчина, пепельная гниль, серая гниль, вертициллез, альтернариоз, фомоз.

В настоящее время разработаны и применяются в селекционной практике методы генетического контроля устойчивости к подсолнечниковой огневке (*Homoeosoma nebulella* Hb), заразихе (*Orobache Cumana* Wallr.), возбудителям ложной мучнистой росы (*Plasmopara helianthi* Novot.), пепельной гнили (*Sclerotium bataticola*), ржавчины (*Puccinia helianthi* Echw), фомопсиса (*Phomopsis helianthi* Echw), фузариозов (*Fusarium* sp).

При селекции подсолнечника очень важно подобрать методы искусственного заражения, использовать естественно инфицированный фон и разработать способы ранней диагностики заболевания, так как для перекрестноопыляющегося растения подсолнечника необходимо провести оценку и отбор материала до наступления цветения. Основной принцип работы при селекции сортов - популяций подсолнечника на устойчивость к болезням и вредителям - непрерывность оценки и отборов. Прекращение этой работы приводит к быстрой, в течение 5...6 лет, потере устойчивости.

Селекция сортов специального назначения. В нашей стране подсолнечник возделывают на значительных площадях (до 5 млн. га) на кормовые цели, в первую

очередь - для производства силоса. Сорты Лидер и СПК могут быть рекомендованы для посева на кормовые цели.

При селекции подсолнечника кормового направления помимо высокой продуктивности его зеленой массы учитывают также содержание сахаров в растениях перед их цветением, химический состав зеленой массы.

Ведут также селекцию подсолнечника кондитерского направления. Основные требования, предъявляемые к подсолнечнику этого направления, - хорошая обрушиваемость (коэффициент обрушиваемости не менее 0,75), крупноплодность (масса 1000 семян не менее 80 г), выход чистого ядра не менее 65 %, масличность ядра не более 56 %, содержание белка не менее 20 %.

В последние годы появился спрос на грызовые формы подсолнечника и начата их селекция.

Методы селекции. Внутривидовая гибридизация. Завезенные в Россию популяции культурного подсолнечника сформировались в местные сорта - популяции в разных почвенно - климатических условиях, поэтому внутривидовую гибридизацию широко используют при создании новых сортов, сочетающих нужные признаки. Применяют принудительное самоопыление, парные скрещивания, опыление смесью пыльцы и опыление при свободном цветении. С целью создания популяций для отбора в зависимости от поставленных задач проводят простые и сложные скрещивания (ступенчатые, насыщающие).

При селекции на устойчивость к болезням, изменение жирно-кислотного состава масла и скороспелость чаще всего используют принудительное самоопыление (5...6 поколений инбридинга), тогда как при парных скрещиваниях этот процесс затягивается еще на 2...3 поколения. Опыление смесью пыльцы наиболее эффективно при отборе по фенотипическим признакам.

Отдаленная гибридизация. Близкородственное происхождение сортов - популяций и гибридов приводит к генетической однородности посевов, что благоприятствует быстрому распространению болезней подсолнечника и появлению эпифитотий белой, серой, пепельной гнилей, ложной мучнистой росы, заразики и т. д.

Многолетние дикорастущие виды подсолнечника, особенно гексаплоидные, в том числе *H. tuberosus*, являются уникальными источниками иммунитета, поэтому их широко используют в селекции. Многие дикорастущие популяции однолетнего подсолнечника обладают доминантными генами устойчивости к болезням.

Значительные успехи в использовании отдаленной гибридизации достигнуты Г. В. Пустовойт во ВНИИМК. Начиная с 1955 г. были проведены скрещивания культурного подсолнечника с 34 видами, но практические результаты получены от скрещивания гексаплоидного многолетнего вида *H. tuberosus* ($2n = 102$) с *H. annuus* ($2n = 34$). Для преодоления стерильности гибридов первого поколения применяли возвратные скрещивания с культурным подсолнечником, с третьего поколения проводили переопыление между гибридными растениями, обладающими признаками культурных форм и групповым иммунитетом. Дальнейшая проработка полученного селекционного материала на инфекционных фонах и отбор из поздних поколений привели к созданию высокоурожайных, устойчивых к заразики и ряду болезней сортов Одесский 63, Старт, Юбилейный 60, Прогресс. Получен селекционный материал, выносливый к белой, серой и пепельной гнилям.

В СГИ с участием самоопыленных линий *H. tuberosus* создан сорт силосного направления Печенег, отличающийся повышенной ветвистостью (рецессивного типа), устойчивостью к заразики, ложной мучнистой росе.

Из гибрида *H. an. subsp. lenticularis* x *H. annuus* выведен сортотип Солнечный, сочетающий скороспелость с низкорослостью, высокой урожайностью и масличностью семян. Эта форма отличается выносливостью к загущению стеблестоя.

Полиплоидия и гаплоидия. Тетраплоидные формы культурного подсолнечника были впервые получены в 1939 г. В. А. Рыбиным с помощью колхицина. В дальнейшем колхицинированием синтезировали тетраплоидный подсолнечник для проведения скрещиваний с тетраплоидными и гексаплоидными видами.

Более перспективным считают получение гаплоидов подсолнечника с последующим удвоением числа хромосом. Особенно важен этот прием в селекции на гетерозис для ускоренного создания гомозиготных линий. Гаплоиды у подсолнечника довольно редки. Экспериментально такие формы получают путем опыления облученной пылью, отбора у близнецов, методом культуры тканей и пыльников.

Мутагенез. Искусственный мутагенез в селекции подсолнечника начали применять недавно. Установлено, что критическая доза облучения, при которой гибнет 40...50 % особей, равна 70... 80 Гр.

Химическими мутагенами, из которых наиболее широко используют супермутагены (НЭМ, НММ, ЭИ и др.), семена подсолнечника обрабатывают путем их замачивания в 0,001...0,2%-х растворах. Растения M_1 подвергают самоопылению, так как в большинстве случаев происходят рецессивные мутации, а их можно обнаружить только в гомозиготах M_2 . На следующих этапах работы с мутантной популяцией применяют разную степень инбридинга - от самоопыления до переопыления отобранных групп.

С помощью метода химического мутагенеза во ВНИИМК создан сорт, Первенец (районирован в 1977 г.) с измененным жирно-кислотным составом, с содержанием олеиновой кислоты 75 %, линолевой - 16 % вместо 28 и 60 % соответственно у обычных сортов. Там же выделены так называемый брахитичный мутант, отличающийся карликовостью, мощными темно-зелеными сильно гофрированными листьями и позднеспелостью, а также ряд раннеспелых низкорослых мутантов, которые служат исходным материалом для дальнейшей работы (путем гибридизации).

Селекция на гетерозис. Подсолнечник занимает второе место после кукурузы по использованию гетерозисных гибридов. Начало работ по созданию самоопыленных линий и линейных гибридов подсолнечника в СНГ относится к 30-м годам XX в., но в то время они не получили распространения из-за отсутствия муж - скостерильных форм. Первые гибриды создавались на основе ядерной мужской стерильности, сцепленной с доминантным геном антоциановой окраски, используемым в качестве генетического маркера.

После открытия у данной культуры ЦМС и получения линий - восстановителей фертильности с генами *Rf* гибридный подсолнечник стал распространяться более широко. Значительные успехи в селекции гетерозисных гибридов достигнуты в Румынии, Франции, бывшей Югославии, Болгарии, Италии и других странах. Как уже отмечалось, сорта подсолнечника в настоящее время возделываются лишь в России, Украине, Индии, Испании и Болгарии.

К преимуществам межлинейных гибридов относятся их высокая морфологическая выравненность по высоте растений и срокам созревания, а также биологическая однородность, что повышает их технологичность, и более высокая урожайность. Практика селекционной работы с подсолнечником показала, что наиболее перспективны простые и трехлинейные гибриды.

Самоопыленные линии получают на основе лучших сортов и образцов отечественной и зарубежной селекции, первых поколений межлинейных и

сортолинейных гибридов, синтетических популяций. Предварительно исходный материал оценивают по устойчивости к болезням и заразихе, а также по ОКС.

Для увеличения завязываемости семян при самоопылении А. И. Гундаев рекомендует взаимное переопыление двух корзинок одного и того же растения, ветвление которого вызывают декапитацией - прищипыванием точки роста над первой парой настоящих листьев. В первый год проводят самоопыление 100...150 отобранных растений (при использовании сортов - 200...400), для чего за 1...2 дня до распускания трубчатых цветков на корзинки надевают изоляторы. После созревания каждую корзинку обмолачивают отдельно и отбирают те из них, в которых завязалось наибольшее количество семян. На следующий год семена из отобранных корзинок высевают отдельными рядами (по 20...30 растений) и повторяют самоопыление лучших растений. Такую работу проводят в течение 4...5 лет, в отдельных случаях - 7...8 лет. Параллельно оценивают самоопыленные поколения на устойчивость к болезням на инфекционных фонах в поле или в условиях теплиц, камер и фитотронов.

С I_3 начинают оценку линий по масличности, лузжистости, натуре и массе 1000 семян, а также по скороспелости, высоте растений и другим хозяйственно ценным признакам. Для анализа используют семена гибридных поколений от свободного опыления. В это же время начинают оценку линий на ОКС.

Общую комбинационную способность определяют методами топкросса и поликросса. При использовании топкросса для болееточной оценки все изучаемые линии скрещивают с двумя - тремя тестерами. В качестве тестеров служат сорта, простые гибриды и линии с хорошей и высокой ОКС, так как только в этом случае можно выявлять отдельные высокогетерозисные гибриды. Для получения тест - гибридов изучаемые линии высевают на изолированном участке чередующимися рядами с тестером (на каждом участке отдельный тестер). Для обеспечения максимальной гибридизации проводят химическую кастрацию фертильных самоопыленных линий путем опрыскивания растений в фазе звездочки 0,005%-м водным раствором гиббереллина.

При оценке ОКС методом поликросса отобранные самоопыленные линии высевают в питомнике поликросса (на изолированном участке). Для лучшего свободного переопыления всех образцов оцениваемые линии размещают чередующимися рядами в нескольких повторениях или отдельными рядами с посевом между ними опылителя (смесь равного количества семян этих линий).

Линии с хорошей и высокой ОКС на следующий год оценивают по специфической комбинационной способности (СКС) методом диаллельных скрещиваний. Эффекты ОКС и СКС определяют по основным признакам: урожайности, масличности, высоте растений, продолжительности вегетационного периода. Обязательно учитывают устойчивость к болезням и вредителям.

Стерильные аналоги самоопыленных линий получают методом насыщающих скрещиваний ($BC_3...BC_4$). Проверку реакции линий на ЦМС и получение аналогов проводят на основе источника ЦМС_p (полученной П. Леклерком). Для создания стерильных аналогов требуется 5...7 лет. С целью сокращения сроков во ВНИИМК разработан метод ускоренного получения их за 3 года с использованием теплиц и камер искусственного климата и выращивания двух - трех поколений в год. При выращивании используют рассадный метод, прогревание семян, замачивание, определенные условия освещения и другие приемы, дающие возможность ускорить получение семян.

Для ускоренного создания стерильных аналогов линий и восстановителей фертильности применяют также разработанный В. Л. Плотниковым во ВНИИМК метод культуры эмбрионально - молодых зародышей *in vitro*, позволяющий провести полный цикл насыщения (6 поколений) за 1 год.

Линии - восстановители фертильности получают на основе диких подвидов, *H. an. Subsp. Petiolaris*, *H. an. Subsp. annuus* и др., а также межвидовых гибридных сортов, выведенных Г. В. Пустовойт от скрещиваний *H. tuberosus* с культурным подсолнечником.

Сорта культурного подсолнечника не используют для создания линий - восстановителей фертильности вследствие их генетической близости материнским линиям и редкой встречаемости генов *Rf*.

Во ВНИИМК разработана схема скрещиваний для создания популяций, несущих гены восстановления от диких видов. При проведении беккроссов для опыления отбирают устойчивые к болезням растения с восстановленной фертильностью. С целью исключения ручной кастрации растений с восстановленной фертильностью все беккроссные поколения подвергают декапитации в фазе двух пар настоящих листьев, после чего растения образуют обычно два побега с корзинками. На одном из них проводят химическую кастрацию (обработка гиббереллином в фазе звездочки), а корзинка второго служит контролем для отбора растений с восстановленной фертильностью. Кастрированные гиббереллином корзинки таких растений опыляют.

Если отцовские линии высокогетерозисных гибридов не несут генов восстановления, приходится создавать аналоги - восстановители фертильности. Их получают на фертильной или стерильной основе путем беккроссирования методами, аналогичными используемым при работе с кукурузой.

Методы отбора. В начале селекционной работы с подсолнечником отбор был основным методом улучшения местных сортов и создания новых высокомасличных сортов. Высокая эффективность отбора достигалась благодаря значительному полиморфизму возделываемых популяций, а также применению в селекции специально создаваемых провокационных фонов.

На первых этапах использовали более простой метод массового отбора, путем которого в 30-х годах XX в. были созданы такие сорта, как Фуксинка 3, Чернянка 35, ультраскороспелый сорт Карлик, раннеспелые сорта Пионер Сибири, Омский скороспелый и др.

В селекции подсолнечника применяли также семейно - групповой отбор, которым был создан ряд сортов: Саратовский 169, Саратовский ранний, Зеленка 76, Харьковский 22-82, Круглик 631, Фуксинка 62 и др.

Но наиболее эффективным в улучшении подсолнечника стал метод резервов (половинок), т. е. периодического отбора с индивидуальной оценкой по потомству и последующим переопылением лучших семей. Основные положения этого метода разработал и внедрил в селекционную практику академик В. С. Пустовойт. Метод резерва представляет собой продукт синтеза различных методов отбора, создания и оценки селекционного материала. Он основан на творческом использовании законов существования и развития популяции перекрестноопыляющихся растений. Его сущность заключается в том, что семена отобранных элитных корзинок делят на несколько частей. Одну часть высевают в питомнике (обычно на 9 - метровых рядах в двух повторениях со стандартом через каждые две семьи). Здесь оценивают семьи (1...2 года) по всем хозяйственно ценным признакам, параллельно изучают эти же семьи на инфекционных фонах. После оценки и браковки семена лучших по урожайности,

масличности, устойчивости и другим признакам семей из сохранявшегося резерва высевают на пространственно изолированном участке так называемого направленного переопыления лучших семей. Для переопыления формируют группы с разным числом семей в зависимости от их особенностей и направления селекции. Таких изолированных питомников может быть несколько. Семена каждой семьи из резерва высевают индивидуально по семьям или готовят из них смесь. До цветения в питомниках обязательно проводят негативный отбор по таким признакам, как продолжительность вегетационного периода, высота растений, ветвистость, типы наклона корзинки, мощность развития, поражаемость ложной мучнистой росой и некоторыми другими болезнями. Правильная оценка и браковка растений до цветения - важнейшее звено селекционной работы, так как позволяет исключить переопыление с нежелательными генотипами. После созревания семян на изолированных участках отбирают лучшие по комплексу перечисленных выше признаков растения, каждую корзинку обмолачивают и анализируют отдельно. По результатам лабораторной оценки и браковки семена части растений объединяют для использования одной их части в предварительном и конкурсном сортоиспытаниях и для размножения, а другой - для нового цикла отбора.

Использование метода резервов в селекции и семеноводстве дало возможность повысить масличность ядра современных сортов - популяций до 57...70 %.

Методика полевого испытания и методы оценки. Основное звено - питомник направленного переопыления (ПНП), представляющий собой участок гибридизации, на котором высевают резервы семян лучших по комплексу хозяйственно ценных признаков биотипов. Оценка этих биотипов проводят в течение двух лет в питомниках изучения потомства. ПНП создают по каждому направлению селекции. В дальнейшем резерв семян каждого селекционного сорта из ПНП используют для проведения конкурсного сортоиспытания. В ПНП также индивидуально отбирают лучшие растения, резервы семян которых направляют в питомники изучения, а при селекции на качественно новые признаки и в питомник исходного материала.

Посев подсолнечника на небольших делянках коллекции, селекционных и других питомников проводят ручными сеялками - хлопущками квадратно - гнездовым (в гнезде после прорывки оставляют два растения) или пунктирным способом. При сортоиспытании посев проводят обычно рядовым способом. Оптимальная густота стояния растений 40 тыс. шт./га. При размещении делянок и расстановке этикеток в поле для удобства наблюдения необходимо учитывать явление гелиотропизма у подсолнечника: угол движения бутонов за солнцем составляет около 120°, после начала цветения эта способность снижается и почти все растения ориентированы на юго - восток.

Во время вегетации проводят фенологические наблюдения и биометрические измерения. Обычно отмечают фазы всходов, розетки (звездочки), цветения, созревания (75%-го). Высоту растений подсолнечника измеряют в фазе полного цветения, когда рост его прекращается, так как после созревания стебель древеснеет, а головка поникает. Наклон корзинок определяют как разницу между высотой стебля и расстоянием между уровнем почвы и нижней части корзинки. При достижении уборочной спелости (фаза желтой спелости) тыльная часть корзинки желтеет, листья обертки становятся темно-коричневыми, а затем черными. Обычно в этой фазе начинают раздельную уборку подсолнечника: ножом или серпом срезают корзинку с 8... 10-сантиметровым участком стебля. Стебель растения обрубают на высоте 50...70 см от земли под острым углом и накалывают на него корзинку вниз семянками. Через

10... 14 дней сухие коричневые корзинки собирают в крафт - мешки и доставляют в молотильный сарай.

В селекционной работе с подсолнечником необходимы изолированные участки с надежной пространственной изоляцией. На равнине она должна быть не менее 1,5...2 км с наличием одной - двух лесополос. На соседних изолированных площадках желательно размещать питомники с материалом, различающимся по времени цветения. Для защиты корзинок подсолнечника во время созревания от массового повреждения птицами за 10... 17 дней до уборки обламывают верхние листья (примерно 30 %) вместе с черешками, укрывают корзинки марлей, газетами или старыми изоляторами.

При изучении гибридов рекомендуют высевать материал в такой последовательности, чтобы весь питомник цвел и созрел примерно в одно время, т. е. вначале сеять блоки позднеспелых, затем средне- и раннеспелых гибридов (иначе раннеспелые формы сильно повреждаются птицами).

При изучении и размножении коллекционного материала часто применяют ручное опыление. В этом случае проводят переопыление 12...15 типичных растений. Опыление смесью пыльцы на одной делянке повторяют 2...3 раза за период цветения. Изоляторы снимают через 3...5 дней после окончания цветения или оставляют до уборки.

При сравнении сортов и гибридов в селекционной работе применяют парный метод испытания, луночное испытание, испытание по типу контрольного питомника. Парный метод испытания широко используют во ВНИИМК, в СГИ В. В. Бурлов применяет модификацию этого метода, размещая стандарт в поле по схеме ККК/NNN вместо KNNKNNK..., т.е. на одной половине 7 - метрового яруса высевают изученные номера (*N*), на другой - стандартный сорт (*K*).

Литература

1. 2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.

3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2

4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

1. Как учитывают особенности биологии цветения подсолнечника при гибридизации?

2. Какими селекционными методами решают проблему повышения масличности подсолнечника и качества масла?

3. Какие болезни и вредители наиболее опасны для подсолнечника и каковы пути создания устойчивых сортов и гибридов?

4. Какими методами создают гетерозисные гибриды подсолнечника?

5. В чем преимущества гетерозисных гибридов?

Лекция №15

Селекция и генетика рапса в пополнении ассортимента пищевого масла и выполнения программы биотоплива.

Генетика. В результате пахигенного анализа было установлено, что у рода *Brassica* шесть типов хромосом ($n = 6$). Их обозначили буквами *A, B, C, D, E, F*. Эти типы хромосом встречаются у большинства видов рода, повторяясь в разном числе. Хромосомный состав исходных форм рода выглядит следующим образом:

B. nigra ($n = 8$) - ABCDDEEF;

B. oleraceae ($n = 9$) - ABBCDEEF;

B. campestris ($n = 10$) - AABCDDEFFF.

Рапс произошел в результате скрещивания сурепицы ($n = 10$, геном *AA*) с капустой ($n = 9$, геном *CC*) и последующего удвоение числа хромосом. В его кариотипе 38 хромосом ($n = 19$, геном *AACC*), которые имеют следующее сочетание в половых клетках: AAABBCCDDDEEEFFF.

Большинство признаков рапса в первом поколении наследуется промежуточно, в F_2 возможны трансгрессии и аддитивные эффекты. Это относится к таким признакам, как высота стебля, число и размер листьев, число ветвей первого порядка, число стручков на растении и ветвях первого порядка, размер розетки, продолжительность вегетационного периода, зимостойкость, засухоустойчивость, содержание белка в зеленой массе и др. Между накоплением масла и белка в семенах существует обратная корреляция. Антоциановая окраска черешков листьев и стебля и наличие воскового налета, как правило, доминируют. Наследование растрескиваемости стручков и осыпаемости семян, зависящее от ряда факторов, изучено недостаточно.

Наследование содержания эруковой кислоты. Одна из основных целей при создании сортов пищевого направления - увеличение содержания масла в семенах и повышение его качества, которое, прежде всего, определяется отсутствием в составе жирных кислот эруковой кислоты, которая неполностью разлагается в организме, что может быть причиной отложения жиров в мышцах и поражения миокарда.

Есть данные, что содержание эруковой кислоты контролируется двумя генами, действующими аддитивно. В недавно проведенных исследованиях установлено, что содержание эруковой кислоты контролируется 5 аллелями с аддитивным действием: *e, Ef, Eb, Ec, Ed*.

Обнаружена зависимость содержания эруковой кислоты от ее количества в материнском растении. При анализе реципрокных комбинаций более высокое ее содержание оказывается в скрещиваниях, где материнское растение высокоэруковое. Во втором поколении наибольшее число безэруковых и низкоэруковых растений выщепляется в комбинациях, в которых материнским растением служил безэруковый сорт. Безэруковые сорта менее продуктивны.

Наследование гликозинолатов. Шрот и жмых, получаемые путем экстрагирования или прессования масла из семян рапса, содержат до 42 % белка, отвечающего нормам ФАО по аминокислотному составу. Однако его ценность ограничивается наличием серосодержащих соединений - гликозинолатов, которые представляют собой гликозиды горчичного масла и являются производными аминокислот, под воздействием фермента мирозиназы они расщепляются в организме животных на ядовитые продукты. На их накопление влияют условия выращивания и место прикрепления стручка к стеблю. Впервые гликозинолаты были обнаружены у

польского сорта Броновски. Установлено, что особое влияние на характер наследования гликозинолатов оказывает цитоплазма. Уровень гликозинолатов возрастает с увеличением массы 1000 семян. Содержание гликозинолатов и эруковой кислоты наследуется независимо друг от друга.

Наследование устойчивости к поражению болезнями. У рапса наследование этого признака изучено слабо. В большинстве случаев доминирует устойчивость.

Задачи и направления в селекции. В настоящее время основные направления в селекции рапса - пищевое, техническое и кормовое.

Ряд признаков, по которым проводят отбор, общие для всех направлений селекции. Это высокая урожайность высокомасличных и высокобелковых семян, скороспелость, устойчивость к растрескиванию стручков, осыпанию и полеганию, к стрессам, поражению болезнями и вредителями. Сорта должны обладать стабильной урожайностью по годам, а рапс озимый - высокой зимо- и морозостойкостью.

Селекция рапса пищевого направления. При создании сортов пищевого направления к основным задачам следует отнести увеличение содержания масла в семенах и повышение его качества.

Важное значение в селекции рапса этого направления имеет окраска семян. Предпочтительны желтосемянные сорта, поскольку они отличаются повышенным содержанием масла и белка и низким - клетчатки.

Следующая перспективная, но труднореализуемая задача селекции - создание сортов типа 000, т. е. безэруковых, низкогликозинолатных и желтосемянных. У желтых семян более тонкая оболочка, чем у темноокрашенных, у них проще определить степень созревания, кроме того, шрот из них обладает более высоким качеством.

В последние годы селекция развивается в направлении создания сортов с оптимальным содержанием масла. Основная задача при создании сортов пищевого направления - отсутствие в масле эруковой кислоты, нежелательно и высокое содержание линоленовой кислоты, придающей ему прогорклый вкус. Для сортов пищевого направления желателен высокий уровень олеиновой (до 70 %) и линолевой (до 25 %) кислот. Для рапсового масла, используемого в производстве маргарина, для обеспечения твердости жиров необходимо повышенное содержание пальмитиновой и стеариновой кислот, а для жидких жиров - олеиновой кислоты. Селекция на оптимальный состав жирных кислот затруднена тем, что их синтез обеспечивает сложная полигенная система с множественными аллелями в локусах. Скармливаемые животным отходы масложировой промышленности должны не только обладать повышенным содержанием белка, но и не содержать гликозинолатов.

Селекция рапса технического направления. На ранних этапах селекции рапса (60-е годы XX в.) основное внимание уделяли созданию сортов технического направления. Для технического использования необходимы сорта, содержащие в своем составе те или иные жирные кислоты. Например, технические масла (гидравлическое и смазочное) и биотопливо должны обладать высоким содержанием эруковой кислоты, а предназначенные для производства синтетических моющих средств и парфюмерной продукции - лауриновой.

Селекция рапса кормового направления. Для кормового направления необходимы сорта с высоким качеством, как семян, так и зеленой массы, повышенным содержанием белка, сбалансированного по аминокислотному составу, и низким уровнем гликозинолатов.

Кроме того, селекцию рапса ведут с учетом решения следующих важных задач.

Селекция на урожайность (семенную продуктивность). Это направление предусматривает создание форм и сортов с широкой экологической приспособляемостью, увеличение потенциальной продуктивности за счет улучшения структуры и функционирования фотосинтетического аппарата и распределения ассимилятов.

При селекции на зеленый корм обращают внимание на высокий урожай зеленой массы, облиственность, интенсивность роста (особенно в начальный период) и отрастание после скашивания, отзывчивость на удобрения, устойчивость к полеганию, болезням и вредителям, содержание каротина, протеина, минеральных веществ и сухого вещества в зеленой массе, отсутствие гликозинолатов.

Селекция на зимостойкость для рапса озимого. Понятие «зимостойкость» очень широкое, оно включает в себя способность растений противостоять комплексу различных неблагоприятных воздействий внешней среды на протяжении осенне-зимнего и ранневесеннего периодов (действие низких отрицательных температур, зимние оттепели и весеннее оттаивание с резким переходом к морозам, вымокание и выпревание, весенняя физиологическая засуха в неоттаявшей или холодной почве). Оценку и отбор на зимостойкость проводят по таким признакам, как высота точки роста, форма и мощность осенней розетки, темпы осеннего и весеннего роста, продуктивность сухого вещества растений перед уходом в зиму. Отбор растений рапса озимого, рано прекращающих осенний прирост, способствует выделению более зимостойких генотипов.

Создание сортов с укороченным вегетационным периодом. Селекция на скороспелость может быть успешно решена, если она основана на привлечении исходного материала мирового и отечественного ассортимента, предварительно изученного на селективируемый признак в тех условиях, для которых создается сорт. Более скороспелые сорта имеют ряд преимуществ перед обычными, к которым можно отнести уход от заморозков, засухи, поражения болезнями и насекомыми.

У рапса ярового к позднеспелым относят сорта с продолжительностью вегетационного периода более 110 дней, среднеспелым - 90...110, раннеспелым - менее 80 дней.

Важная задача в селекции как озимого, так и ярового рапса - создание сортов, устойчивых прежде всего к таким болезням, как мучнистая роса, серая гниль, альтернариоз и т. д.

Гармоничное комбинирование всех этих показателей позволяет создать хороший сорт, при этом основную роль играют качественные показатели.

Исходный материал. Важнейший источник исходного материала для селекции рапса - коллекция ВИР, в которой собрано более 500 образцов рапса и 220 образцов сурепицы.

Большую роль в селекции рапса играет использование других культур семейства крестоцветных: капусты, сурепицы, брюквы, турнепса, горчицы сарептской, редьки масличной, редечко - капустных гибридов. Капуста служит источником таких признаков, как устойчивость к ложной мучнистой росе, пониженное содержание эруковой кислоты. Гибридизация рапса с редькой масличной, иммунной ко многим грибным болезням, позволяет получать устойчивые к ним формы. Редечко - капустные гибриды, особенно созданные с привлечением редьки масличной, не поражаются килой и ложной мучнистой росой.

Ценным исходным материалом, используемым в селекции рапса, являются мутанты, гаплоиды, анеуплоиды и искусственные полиплоиды.

Методы селекции. Отбор из местных и зарубежных образцов и популяций. Как метод широко применялся в нашей стране на начальных этапах работы с рапсом. Наиболее простой и доступный вид отбора - массовый отбор растений до цветения по фенотипу и затем совместный посев семян отобранных растений. Метод дает возможность работать с большими популяциями при небольших затратах труда, однако он не позволяет контролировать селектируемые гены. Пример использования этого метода - создание отечественного сорта Золотонивский. Для решения специфических задач, например изменения состава жирных кислот в масле рапса, используется метод рекуррентного отбора, который позволяет постепенно повышать частоту генов, контролирующих селективные признаки. Отбор сочетают с другими методами селекции. Так, сорта Ордеж 2, Радикал были получены методом индивидуально - семейного отбора, сорт СибНИИК 198 тем же методом в сочетании с инбридингом.

Внутривидовая гибридизация. Этот метод преобладает в селекции рапса, так как сорта и формы его легко скрещиваются друг с другом. Применяют простую гибридизацию, беккроссирование, переопыление трех сортов и более, а также ступенчатые скрещивания. Используют также метод однократного насыщения гибридов F_1 сортами интенсивного типа. Например, канадский сорт Profit был получен методом педигри по сложной схеме ступенчатых скрещиваний, сорт АНИИЗиС-1 - внутривидовой гибридизацией сортов *Line* и *Hanna* с последующим отбором на продуктивность и качество семян.

Отдаленная гибридизация. Этот метод используют в том случае, когда исчерпан резерв изменчивости и нет источников или доноров каких-либо хозяйственно ценных признаков в пределах вида. Межвидовая гибридизация в сочетании с отбором является эффективным методом создания исходного материала для селекции рапса на качество масла и семенную продуктивность. Без дополнительных усилий, в том числе без колхицинирования, можно получить большой резерв изменчивости для селекционной работы. Этот метод широко применяют за рубежом - в Швеции, Канаде, Германии. Рапс скрещивают с капустой, сурепицей, горчицей черной и сарептской и другими видами рода *Brassica*.

Ресинтез и синтез новых форм рапса. В отдаленной гибридизации как обособленное направление выделяют ресинтез видов, то есть искусственное восстановление уже существующих видов на основе комбинации геномов при отдаленной гибридизации. Так, гибридизацией различных видов капусты с сурепицей и последующим удвоением числа хромосом были получены ценные формы и сорта рапса, превосходящие по масличности, устойчивости к болезням и зимостойкости сорта, полученные традиционным способом.

Кроме гибридизации при отдаленных скрещиваниях применяют метод слияния протопластов и дальнейшего выращивания гибридов на искусственных средах.

Гаплоидия. У рапса появление гаплоидов - довольно частое явление. Они отличаются мелкими цветками и отсутствием пыльников. Гаплоиды образуются путем апомиксиса. К методам получения гаплоидов относятся культура пыльников, пыльцы и микроспор. Так, во ВНИИМК были получены гаплоидные и гомозиготные растения озимого и ярового рапса. В культуре пыльников спонтанное увеличение числа хромосом происходит лишь в 20 % случаев. В основном этого достигают при помощи колхицина.

Мутагенез. Этот метод широко применяют в селекции рапса. Сорт рапса ярового Луговской был создан во ВНИИ кормов методом двукратного индивидуально-семейного отбора из мутантных элитных растений. Методом химического мутагенеза

(НЭМ и НММ в концентрации 0,0025 %) были получены мутанты рапса ярового с ценными признаками - устойчивостью к некоторым болезням и вредителям. Во ВНИИМК путем обработки гамма - лучами были выделены мутантные линии с желтой и буро-желтой окраской семян.

Биотехнология. Несомненное достоинство биотехнологических методов - возможность передавать в растительный организм гены не только представителей других семейств растительного мира, но и вирусов, бактерий, грибов и даже животных. Для данного метода не существует барьеров несовместимости. Так, например, французские исследователи с целью закрепления мужской стерильности у рапса перенесли хлоропласты *Raphanus* в рапс. Непосредственный этап получения и проверки трансгенных растений занимает около двух лет, однако этому предшествует трудоемкий и продолжительный период поиска и клонирования целевого гена. Недостаток метода - его высокая себестоимость. Сдерживает применение новых технологий в селекции и опасение потребителей относительно безопасности генетически модифицированных продуктов.

Обнаружение в конце 60 - х - начале 70-х годов прошлого века у рапса и других крестоцветных источников цитоплазматической мужской стерильности стимулировало работы по практическому применению эффекта гетерозиса - созданию гетерозисных гибридов с использованием ЦМС и комбинационной несовместимости.

Методика и техника селекции. Ее ведут по схеме, принятой для растений-перекрестноопылителей. Обычно в селекционном процессе применяют метод половинок, при котором одну часть семян высевают для испытания, а другую - для размножения на изолированных площадках. Также отдельно высевают для испытаний низкоэруковые и низкогликозинолатные сорта и сорта с высоким содержанием этих веществ. В противном случае в результате переопыления растений содержание этих веществ в семенах будет различным. Так, в Швеции перспективные популяции, полученные при гибридизации и отобранные в F_2 или F_3 , выращивают методом пересева 4...5 лет, затем отбирают индивидуально - семейным или ограниченно - массовым отбором элитные растения.

Селекция на снижение содержания эруковой кислоты и глимпинолатов невозможна без постоянного усовершенствования методов биохимической оценки селекционного материала. При этом широко используют газохроматографические и фотокolorиметрические методы определения жирных кислот, применяют также методы бумажной хроматографии и ядерного магнитного резонанса.

Техника скрещивания. Перед кастрацией у растений удаляют все почки в пазухах листьев и боковые побеги, в центральной кисти - нижние раскрывшиеся цветки и верхние недоразвитые. Бутоны осторожно раскрывают пинцетом и удаляют пыльники, оставляя в цветке только один пестик. После этого на растения обязательно одевают изолятор. Через 2...3 дня проводят опыление путем нанесения пыльцы на пестик и снова помещая растение под изолятор. В дальнейшем удаляют все вновь образующиеся побеги.

Эффективное увеличение производства пищевого растительного масла и кормового белка может основываться только на современных сортах ярового рапса и сурепицы (тип «00» и «000»), сочетающих в себе безэруковость масла, низкогликозинолатность семян, низкое содержание клетчатки и оптимальное соотношение жирных кислот в масле.

Для Сибири с её специфическими особенностями климата нужны сорта рапса и сурепицы с коротким вегетационным периодом, равномерно созревающих,

технологичных в уборке, засухоустойчивых, устойчивых к основным патогенам. При этом очень важно использовать сорта хорошо проверенные, разрешённые к выращиванию в данной зоне. Завозимые иностранные сорта должны предварительно пройти государственное и производственное испытания.

Литература

1. Частная селекция полевых культур./ В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др. – М.: КолосС, 2005. - 552 с. - ISBN 5 -9532-0316-0.
2. Частная селекция и генетика сельскохозяйственных культур: методические указания для лабораторной оценки селекционного материала по качеству продукции для студентов специальности 110204 – «Селекция и генетика с.-х. культур» / Сост. Н.С. Орлова, Е.В. Морозов, Н.В. Сергачева, и др. – Саратов. ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов, 2007. – 121 с.
3. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л.Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).- ISBN 978-5-9532-0356-2
4. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур: учебное пособие / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин. - М.: КолосС, 2008. - 551 с. - ISBN 978-5-9532-0611-2.

Вопросы для самоконтроля

- 1.Какие страны занимают ведущее положение в рапсосеянии?
- 2.Какие виды семейства капустных участвовали в происхождении рапса?
- 3.Каковы особенности наследования эруковой кислоты и гликозинолатов в семенах рапса?
- 4.Какие требования предъявляют к техническим и пищевым сортам рапса?
- 5.Что представляют собой сорта 00- и 000-типа?
Какие безэруковые и низкогликозинолатные сорта созданы в РФ и других странах

Содержание

Введение	3
Лекция 1. Проблемы селекции и генетика пшеницы	4
Лекция 2. Проблемы селекции озимой твердой и тургидной пшеницы	8
Лекция 3. Проблемы селекция и генетика ржи	13
Лекция 4. Проблемы селекция и генетика тритикале	20
Лекция 5. Проблемы селекция и генетика ячменя	27
Лекция 6. Проблемы селекция и генетика овса	35
Лекция 7. Проблемы селекция и генетика кукурузы	39
Лекция 8. Гетерозисная селекция кукурузы	49
Лекция 9. Проблемы селекции и генетики проса	52
Лекция 10. Проблемы селекции и генетики гороха	60
Лекция 11. Селекция и генетика нута как факторы устойчивого производства белка в условиях Нижнего Поволжья	65
Лекция 12. Селекция и генетика сои, как залог продовольственной безопасности	69
Лекция 13. Проблемы селекции картофеля	75
Лекция 14. Проблемы селекция и генетика подсолнечника	85
Лекция 15. Селекция и генетика рапса в пополнении ассортимента пищевого масла и выполнения программы биотоплива	95