



ЗЕМЛЕДЕЛИЕ И РАСТЕНИЕВОДСТВО

О.М.Гриб, доктор биологических наук

Л.М.Павлович, научный сотрудник

Белорусский НИИ земледелия и кормов

УДК 633.16

Создание признаковой коллекции и аспекты ее использования

Рассмотрены на конкретных примерах причины, по которым целесообразно создание признаковой коллекции по селекционируемой культуре. Предложен вариант упорядочения морфологического разнообразия на основе генетического контроля признаков в пределах вида.

The reasons on which it is expedient to create character collection on a crop under breeding are shown on the concrete examples. A version of morphological diversity regulation basing on genetical control of characters within species is proposed.

Создание признаковой коллекции предполагает несколько аспектов ее использования:

1 — Роль отдельного признака в процессе микроэволюции вида, создание и использование доноров в селекции.

2 — Влияние среды и генотипа на экспрессию отдельных генов в связи с иерархией признаков и определение границ вида для конкретных агроклиматических условий.

3 — Ботаническая классификация в пределах вида исходя из генетического контроля, количественной и качественной характеристики системообразующих признаков.

1. Роль отдельного признака в процессе селекции и микроэволюции *Triticum vulgare*, создание и использование доноров.

Берг Л.С. (1922) указывал, что признаки продельвуют эволюцию в значительной степени (иногда и совершенно) независимо друг от друга.

Мы (1) проследили изменение признака морфотипа куста в фазу полного кушения в процессе сортосмены от Винера (1939 г. районирования) до Гонара (1992 г. р.).

Сорта Винер, Эльгина, Московский 121 формировали урожай 3 т/га при плотности ценоза 400 стеблей на 1 м². Главной причиной, сдерживающей повышение урожайности ячменя в то время, являлось полегание. Старые сорта характеризовались прямоходячей формой куста, наличием сильного апикального доминирования главного стебля, высокой интенсивностью роста на первых этапах развития (6-7 баллов) по 9-балльной шкале (2), слабой кустистостью (3-4) и повышенной мезоморфностью морфоструктур (5-6). Чтобы решить проблему полегания, селекция велась на снижение высоты растений — накопление рецессивных генов. Длительная селекционная работа в этом направлении привела чешских ученых к выявлению нового морфотипа — низкорослого, сильнокустящегося устойчивого к полеганию — Диаманта. Созданные на его основе сорта — Трумпф, Фаворит, Надя — имеют полустелющийся тип куста (5-7), низкую интенсивность роста на начальных этапах развития (3-4), отличаются высокой кустистостью (6-8), синхронностью стеблеобразования и повышенной ксероморфностью морфоструктур (3-4). Все это контролируется одним геном *sdw*, который, по данным Великовского (1975), локали-

зован во 2 хромосоме. Перечисленные морфологические изменения обеспечили высокую устойчивость к полеганию при плотности моноценоза до 1000 и более стеблей на 1 м² (3,4). Урожайность повысилась до 6 т/га, при средних значениях колоса и зерна. У вновь районированных сортов Прима Белоруссии, Тутэйшы, Гонар и других величина колоса и масса 1000 зерен приблизилась к уровню старых сортов Эльгина, Московский 121, а их урожайность достигла 8-10 т/га при плотности ценоза 800 и более стеблей на 1 м². В конкурсе на зерновую продуктивность побеждали генотипы с прямоходящими стеблями (1-3) и недетерминированными размерами колоса и зерна. Увеличение потенциала урожайности с 3 до 8 т/га происходило прежде всего через изменение морфотипа куста в фазу полного кушения, затем и морфотипа колоса и зерна. Надо было сдвинуть до предела вида морфологические признаки слагаемые морфотипа куста, чтобы изменились метаболические параметры, обеспечивающие устойчивость к плотному моноценозу. Все это позволило сделать вывод, что вид эволюционирует посредством изменения отдельных признаков.

Чтобы вновь создаваемые сорта не потеряли этого ценного свойства — устойчивости к полеганию, а доноры не отставали по урожайности, вероятно, нужно сохранять не генотипы Диамант или Трумпф, а крайнее для вида выражение признака на новом селекционном продвинутом материале, т.е. доноры следует селектировать параллельно с сортами. Крайнее для вида выражение признака "сохранять" на вновь создаваемом селекционно продвинутом материале.

Высокое содержание лизина в зерне обусловлено геном *liz3*, который блокирует синтез гордеиновых белков (бедных лизином) и повышает накопление лизинбогатых компонентов альбуминовой и глобулиновой фракций. В качестве донора гена *liz3* мы используем шведскую линию Са700202, она является исходной районированного в Дании сорта Питти (5). Эту линию мы высеем в коллекции только зернами с четко выраженной вмятинкой на дорсальной стороне зерновки. Датская репродукция (1998 г.) сорта Питти отличалась от нашей репродукции (1999 г.) линии Са700202 на всех этапах онтогенеза в 2000 г. В селекции высоколизино-

Таблица 1. Характеристика гибридов F₃ комбинации 79×129

№ растения F ₂	Масса зерна, 10 шт. мг	Формула спектров гордеина				Степень выраженности α и β зон в баллах (1-9)
		α	β	γ*	ω	
328	540	—	сл	—	678	0
344	510	5	2345	—	678	2
340	430	57	2345	34	678	4
313	570	5	2345	—	678	2
343	380	—	—	—	678	0
316	610	57	2345	23	678	4
277	660	5	2345	23	678	4
251	610	5	2345	—	678	1
242	620	—	2345	—	678	3
243	680	57	2345	—	678	3
275	580	57	2345	34	678	6
276	700	5	2345	—	678	2
79P ₁	500	57	2345	23	678	5
129P ₂	480	5	2345	—	678	5

Примечание: * — минорные компоненты

вого ячменя сформирована новая стратегия — повышать урожайность высоколизинового ячменя вместо донорной селекции, предполагающей внедрение лиз-гена в генотип урожайного сорта.

Таким образом, рассмотренные примеры показывают, что доноры (крайнее выражение признака) чаще всего используются по всем принципам донорной селекции и вносят свой вклад в микроэволюцию вида как сортосмену селективируемой культуры, но иногда доноры (высокого потребительского качества продукции) становятся источниками формирования новых подвидов, образуя новое направление эволюционного пути вида как то: сахарная свекла, масличный подсолнечник, безалкалоидный люпин, безингибиторная соя, высоколизиновый ячмень и т. д.

2. Создание и изучение признаковой коллекции по культуре имеет, несомненно, важное значение еще и в том

плане, что она позволяет видеть пределы и возможности вида в данных конкретных условиях среды, так как существует влияние генотипа на экспрессию отдельных генов и рекомбинацию признаков в процессе формообразования. Признак есть степень дискретности морфотипа растения, элемент системы, продуцирующей зерно. Признаки как элементы системы можно разделить на:

- системохарактеризующие — плоидность, мезоморфность морфоструктур, высота растения;
- системообразующие — морфотип куста в фазу полного кущения, морфотип колоса, структура и масса зерновки и т. д.;
- продукционнейтральные — гладкоостость, форма щетинки, лигула и т. д. Всякий признак обладает количественной и качественной изменчивостью.

Крайние для вида значения признаков можно получать парной гибридизацией, при этом хорошо себя заре-

Таблица 2. Морфологическое проявление и генетический контроль признаков

Признаки	Сочетание генов	Рецессивный регуляторный	Рецессивный регуляторный	Доминантный регуляторный	Доминантный регуляторный
		рецессивный структурный	доминантный структурный	рецессивный структурный	доминантный структурный
Морфотип растения		эректоидный			простратный
Высота растения		карлик малоузлый 1-3	низкорослый 7-8 узлов	среднерослый 4-6 узлов	высокорослый (100 см) 9 и более узлов
Морфотип куста в фазу полного кущения		одностебельный	стелющийся сильно кустящийся	малостебельный с апикальным доминированием главного стебля прямостоячий	прямостоячий кустящийся
Морфотип колоса		короткий	плотный средней длины	рыхлый короткий	рыхлый длинный
Морфотип листа		малый	короткий широкий	длинный узкий	длинный широкий
Морфотип зерновки		щуплая	короткая широкая	длинная узкая	длинная широкая
Морфотип корневой системы		слабая	горизонтально расположенная	вертикально расположенная	мощная

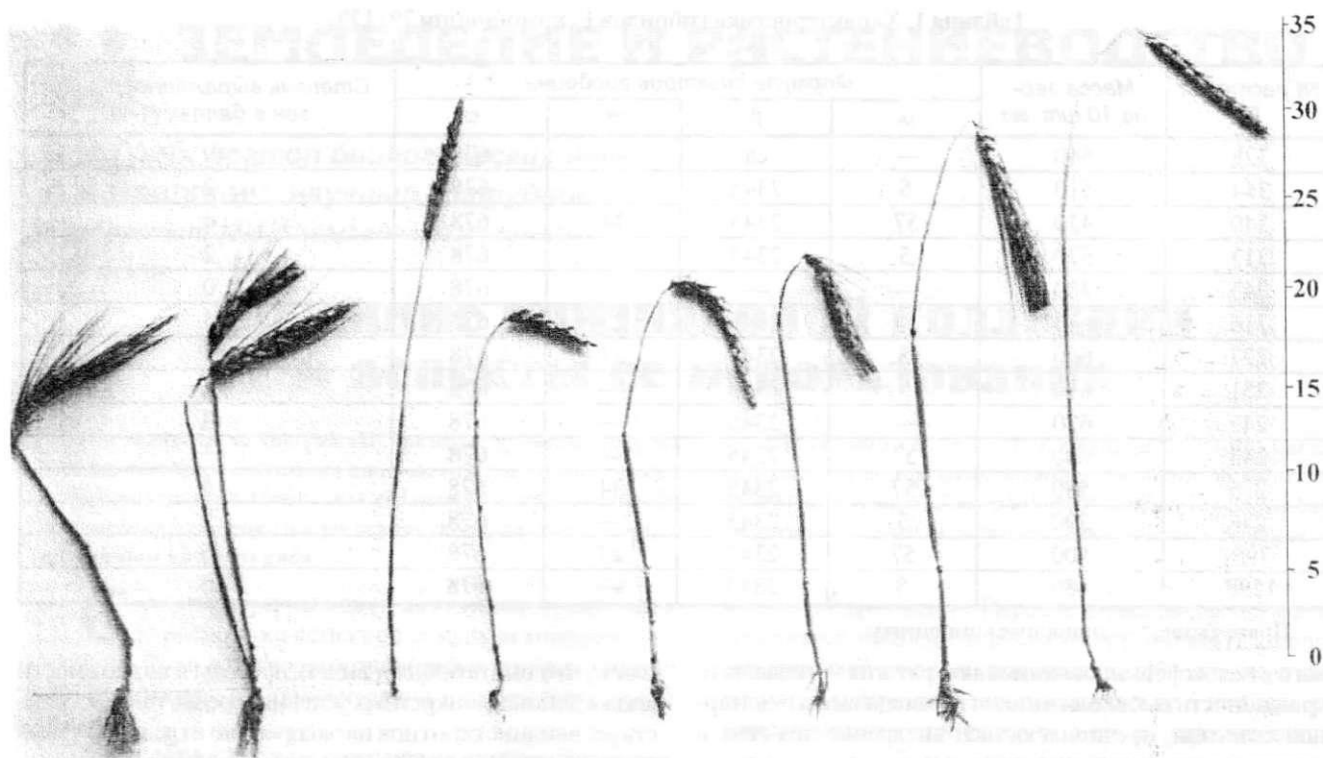


Рис. 1. Стебли растений F_3 комбинации 26×79

комендовал метод рекомбинационного синтеза. Так, по высоте растений минимальное значение признака получено 17-23 см — 2-3 узла, а максимальное — 165-181 см — 12-13 узлов в зависимости от года. На рисунке 1 представлены отдельные стебли растений F_3 комбинации 26×79, где растение 1 имеет 16 см длину соломины и 8 см длину колоса, два узла. На рисунке 2 представлены стебли высокорослых растений F_2 комбинации 16×129. На первом стебле просматривается 12 узлов, на втором — 9, на третьем — 11. Имея эти крайние значения, можно получать любое промежуточное выражение признака в плане качественной и количественной характеристики.

Анализируя изменчивость электрофоретического спектра гордеинов как признака в F_3 и F_4 , нами показано, что генотип, его гормонально-ингибиторный баланс влияет на направление и частоту рекомбинационных процессов. Белоксинтезирующая способность растения оказывала влияние на направление рекомбинационных процессов по электрофоретическому спектру гордеинов (6).

Запасной белок гордеин контролируется генотипом эмбриона. Между экспрессивностью генов локуса Pг-а, контролирующих синтез гордеина, и экспрессивностью генов, контролирующих схему развития зерновки или общего содержания белка, существует координационная связь.

Изучение содержания белка в комбинациях Км1192×Хайпроли и Минский×Хайпроли показало широкий размах изменчивости от 4 мг на 1 зерно до 12 в F_2 и от 5 до 6,5 в F_5 . Исходные формы дивергентны по составу белка, но по содержанию белка на 1 зерновку имели сходные значения. Хайпроли имел 17% белка и 30 г 1000 зерен, что составляет на 1 зерновку 5,1 мг. Минский и КМ 1192 имели 46 г 1000 зерен и 12% белка, что составляет 5,5 мг.

Вероятно, то значение признака, к которому он стремится в процессе гомозиготизации — в ряду гибридных поколений, есть величина динамического равновесия между средой и возможностью генотипа к его реализации.

Чтобы генетически закрепить трансгрессивное значение данного признака пары для скрещивания, следует подбирать на уровне всего растения как системы, повышая ее белоксинтезирующую способность, и на уровне селективируемого признака. Так, в комбинации Л179×К27345 (129) исходные формы различались по морфотипу растения — эректоидная полукарликовая линия 79 и простратная высокорослая линия 129. Обе линии имели голозерное с массой 48-50 г 1000 зерен, с высокой концентрацией (15-16%) белка, но различающиеся по форме зерно. Л179 имеет короткое и широкое — тупой нос. Л129 длинное и более узкое — острый нос. Размах изменчивости по массе зерна в F_2 (в 1997 г.) составлял от 3,8 до 7,2 г/100 зерен, в последующих поколениях крупнозерность сохранялась только на доминантных морфотипах. До этой комбинации зерно с массой выше 60 г 1000 зерен мы наблюдали только у тетраплоидных линий ячменя. Обе линии имели сходный спектр гордеиновых белков. У Л129 формула состоит из $\alpha 5 \beta 2345 \gamma - \omega 678$, у Л179 — $\alpha 57 \beta 2345 \gamma 23 \omega 678$, различия — лишь по компоненту $\alpha 7$. В F_1 гетерозис наблюдался только по массе зерна, а в F_2 появились спектры без альфа, со слабо выраженной β зоной, без α и β зон. Во всех растениях неизменной оставалась ω зона со степенью выраженности 5-6 баллов по 9-балльной шкале, тогда как α и β зоны варьировали от 0 до 6 (табл. 1).

В данном случае взаимодействие генов по морфотипу, массе и структуре зерна происходило на фоне доминантно-рецессивного взаимодействия морфотипа и высоты растения. Появление трансгрессий в минус и плюс направлениях, вероятно, обусловлено тем, что до-

минантные гены преимущественно сочетаются на доминантном генотипе, а рецессивные на рецессивном.

Признаки — высота растения состоит из числа междоузлий и их длины, масса гордеинового белка складывается из числа электрофоретических компонентов и степени их выраженности. Генетика первого зависит от фитогормонального фона растения, второго — от белоксинтезирующей способности генотипа. Целенаправленная селекция на конкретный признак, свойство или качество создает комплекс адаптированных генов, блоков генов к конкретным условиям среды и это позволяет получать максимум или минимум, свойственные виду. В связи с этим, вероятно, некорректно говорить о пределах вида в данных условиях по тому или другому признаку, а лишь о границах на данном этапе эволюционного пути вида.

3. Ботаническая классификация в пределах вида исходя из генетического контроля, количественной и качественной характеристики признаков.

Классификация всего многообразия форм органического мира включает разнообразие рас, подвидов и сортов. Должна быть основана на знании наследственной изменчивости форм, а упорядочение этих знаний возможно на основе выявления параллелизма в наследственной изменчивости форм данной группы организмов (Вавилов Н.И., 1931).

Возделываемый ячмень имеет один уровень пloidности, однако он является достаточно полиморфным, в генетическом отношении разнообразным видом. Многочисленные классификации от Линнея (1723), который ссылаясь на Tournefort P. (1694), до Трофимовской А.Я. [9], Гандиляна П.А. [8], Лекеша Я. (1985), Омарова Д.С. (1991) основывались на принципе морфологического сходства колоса и зерна. Вавилов Н.И. со своей школой хоть и предложил генетико-экологический принцип деления вида, однако сам вычленил новые разновидности по признакам колоса. Так было вероятно потому, что различные сочетания признаков возникали в местах естественного формирования — вавиловских генцентрах, от редкого перекрестного перепыления, а некоторые признаки сформировались в процессе адаптации к условиям среды. Другой особенностью морфобиологической концепции классификации было то, что новые названия разновидностей образовывались от фамилии авто-

ра. В различных учреждениях получают одни и те же сочетания признаков разные люди, чьими именами называются новые разновидности. Последний факт делает очевидным, что в пределах вида нужна такая классификация возделываемого ячменя, которая вмещала бы все морфологическое разнообразие на основании сходства генетического контроля признаков.

В настоящее время эволюция вида представляет собой сортосмену и те процессы формообразования в пределах и между видами, которые происходили в природных генцентрах в направлении приспособленности в полиценозах, сейчас происходят в селекционных центрах всех стран мира, в направлении повышения урожайности в моноценозах.

Вид представляет собой единый взаимосвязанный и защищенный репродуктивными барьерами генфонд, носители которого (представители вида) имеют общую сложившуюся в эволюции генетическую программу. Для каждого вида характерны пределы генетической изменчивости. Раскрытие его (вида) генетического потенциала для селекции есть одна из актуальнейших задач прикладной ботаники и генетики. Потому, что запасы скрытой генетической изменчивости составляют потенциал формообразования вида и популяций и играют важную роль в эволюции (7).

Признаки колоса и зерна, которые ранее использовались для выделения видов и разновидностей, сейчас используются для идентификации сортов в Госкомиссии, т.е. являются сортоспецифичными.

Вероятно, те признаки, которые играют роль в селекционной, а значит, и в эволюционной продвинутой генотипов, должны использоваться для селекционной и ботанической градации в пределах вида. Классификация должна основываться на генетическом контроле признака и обладать прогнозирующей способностью получения нужного выражения признака, а также крайних для вида значений признаков — доноров. В селекции на зерновую продуктивность работа проводится чаще всего с основными системообразующими признаками. Однако мезоморфность морфоструктур создает значительную дивергентность между формами даже при незначительных различиях признаков колоса и зерна, влияет на трансгрессивную изменчи-

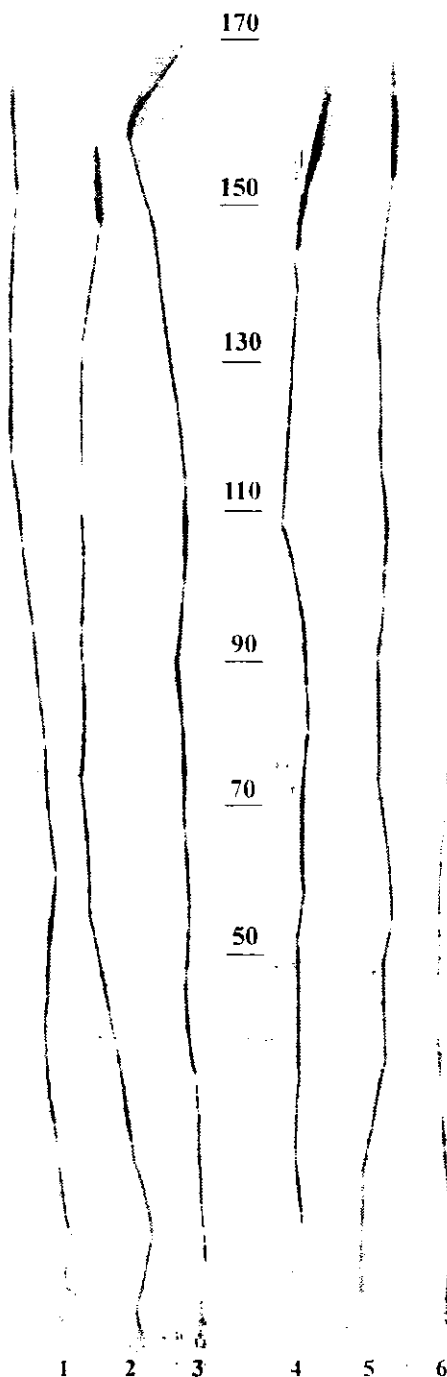


Рис. 2. Стебли растений ячменя F_2 комбинации 16×129

вость в гибридных популяциях по морфотипу куста, массе зерна и величине колоса.

Основными системообразующими признаками являются морфотип куста, структура и форма листа, морфотип колоса, структура и масса зерновки и морфотип корневой системы. В таблице 2 представлены характеристики признаков в зависимости от их генетического контроля. Очень важно знать выражение признака от доли вклада структурных и регуляторных генов в его генетическом контроле.

В данном случае рецессивный понимается как минимальное выражение признака, т.е. минимальное присутствие, а не его отсутствие, как например, по ости — безостый или пустой гель по электрофоретическому спектру гордеинов. Полный рецессив (отсутствие) по любому из перечисленных признаков, кроме листа, приводит к летальному состоянию гаметы или генотипа. Кроме этих 6 сложных признаков селекционный интерес представляет также морфотип растения (эректоидный — простратный) и морфоструктура (ксероморфный — мезоморфный). Доминантный обозначает максимальное для вида значение признака на 7-9 баллов. Генотипы, сочетающие значения признаков первой колонки, второй, третьей и четвертой, должны составлять отдельные таксономические группы. Могут возникнуть трудности с идентификацией признаков 2 и 3 колонки. Но, во-первых, растения с качественно различным генетическим контролем признака будут иметь и разный ответ на факторы среды, во-вторых, при скрещивании должны обеспечивать величину признака 4 колонки в F_1 , а также в кроссах между генотипами 1 и 4, должны появляться представители 2 и 3 колонок. Большинство генотипов же будет иметь часть признаков одной группы, а часть — другой. Теоретически число различных комбинаций селекционно значимых признаков составляет примерно 560.

Обозначение подвидов и разновидностей будет состоять из латинских названий сочетаний признаков по принципу, предложенному Гандилян П.А. (1980). От каждого латинского обозначения остается один слог, в результате получается длинная формула — название, содержащее в себе информацию о признаках

и степени их выраженности. Такой же принцип используется в органической химии, где в названии вещества заложена вся информация о его составе. Например, ортофталальдегид.

Совмещение селекционной градации признаков, уже используемой, с их генетическим контролем создает единое информационное пространство для ботаников, генетиков и селекционеров.

Вероятно, уже стало возможным упорядочение всего многообразия форм в пределах вида на знании наследственной информации.

Литература

1. Павлович Л.М., Дружина Ю.А., Гриб О.М. Изменение признаков и свойств ярового ячменя в процессе сортомены // Вестн ААН РБ. — 2000. — № 2. — С. 28-32.
2. Лекеш Я., Бареш И., Трофимовская А., Лукьянова М. и др. Международный классификатор СЭВ рода *Hordeum* L. ВИР Ленинград. 1983 г. — С. 52.
3. Гриб С.И., Батуро Ф.Н. Изменение морфотипа сортов ячменя в процессе сортомены. IV Бел. о-ва генетиков и селекционеров (15-16 окт. 1981) — Минск — 1981. — С. 34.
4. Гриб С.И., Кадьров М.А. Селекция ярового ячменя на продуктивность на базисе сортов западноевропейского эко-типа // "Биологические основы селекции растений на продуктивность" Сборник статей — Таллин, 1981. — С. 53-67.
5. Мунк Л., Банг-Олсен, Стиллинг В. Белок и аминокислоты для растущих свиней. Высоколизиновый ячмень // Сб. статей / Национальный институт животноводства Дании, 1998. — С. 7-28.
6. Гриб О.М., Гриб С.И., Кюйтс Х.Д. Особенности рекомбинационных процессов при селекции ячменя на качество с доминантным типом наследования селектируемых признаков // Сельскохозяйственная биология — 1987. — № 12. — С. 6-11.
7. Конарев В.Г. Вавилов А.И. и проблемы вида в прикладной ботанике, генетике и селекции. — Москва: Агропромиздат, 1991. — С. 48.
8. Гандилян П.А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи, ячменя. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1980. — 286 с.
9. Трофимовская А.Я. Ячмень (эволюция, классификация, селекция). — Ленинград: Колос. 1972. — 294 с.