

УДК 631.527+631.531.02.001.8

Г. И. ТАРАНУХО

ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВЕ

Белорусская государственная сельскохозяйственная академия

(Поступила в редакцию 28.07.2008)

Селекционная наука за всю историю своего развития прошла несколько этапов. На первом из них проходило окультуривание полезных растений и внедрение готовых сортов, заимствованных извне, путем интродукции. С разработкой теории искусственного отбора в селекционную практику широко вошли методы массового, индивидуального, группового отборов и создания новых сортов из местных и интродуцированных популяций на этапе аналитической селекции.

В результате этого создаваемые сорта положительно отличались от исходных дружностью развития и созревания, выравненностью, более высокой урожайностью и качеством продукции. Однако они в основном сохраняли признаки старых сортов и обладали такими недостатками, как полегаемость растений, поражаемость болезнями, слабая отзывчивость на удобрения и другие агротехнические приемы, улучшающие условия произрастания.

В связи с этим возникла необходимость создания новых более ценных сортов, совмещающих комплекс положительных биологических и хозяйственно полезных признаков. Эту задачу могла решить только синтетическая селекция. Сбор огромного сортового и видового разнообразия в мировую коллекцию, тщательное изучение имеющегося исходного материала и разработка теории гибридизации позволили через целенаправленный подбор пар и скрещивания перейти на новый этап – к синтезу новых сортов путем скрещивания и последующего отбора выщепившихся желаемых форм из гибридных популяций второго и последующих поколений гибридов.

Кроме использования метода гибридологического анализа, выявленных закономерностей проявления комбинационной изменчивости исключительно важное значение в повышении эффективности селекционного процесса имеют фундаментальные исследования прикладного характера по генетике, цитологии, анатомии, биотехнологии и генной инженерии.

В области создания нового генофонда и сортов культурных растений перечисленные науки должны быть тесно связаны между собой, дополнять друг друга. Это позволяет вести селекционно-семеноводческую работу по научно обоснованной программе, ускорить прогресс в селекции, повысить и сделать эту науку еще более прогнозируемой и управляемой.

Для повышения эффективности селекционного процесса при работе с гибридным материалом необходимо использовать результаты гибридологического анализа, в результате которого устанавливается степень доминирования признаков, родительских компонентов, подсчитываются соотношения выщепляющихся во втором поколении форм, определяется широта проявления комбинационной изменчивости, выявляются генотипы исходных родителей, их доминантный, рецессивный или промежуточный тип наследования, комплементарное, эпистатическое, полимерное и другие взаимодействия аллельных и неаллельных генов.

Знания генетики признаков позволяют планировать подбор пар для скрещивания, предвидеть характер проявления признаков в первом поколении и рассчитывать появление новых комбинационных фенотипов при расщеплении F_2 в определенных соотношениях в зависимости от генетической разнокачественности семян, выросших в первом поколении растений. В зависимости от доли выщепления форм, сочетающих наибольшее количество желаемых признаков,

происходит планирование объема скрещиваний и количества растений в первом, втором и последующих поколениях гибридов.

При тригибридном скрещивании краснозерных разновидностей пшеницы, например, когда подобранная пара отличается по окраске, опушенности и остистости колоса в первом поколении проявляются такие доминантные признаки, как красная окраска колоса, безостость и опушение колосковых чешуй [1–3]. В результате этого при скрещивании сорта разновидности лютесценс, имеющего белый, безостый и неопушенный колос (aaBBcc), с сортом разновидности барбаросса с красным, остистым и опушенным колосом (AAbbCC) в первом поколении (рис. 1) гибриды будут относиться к разновидности пиротрикс с красным, безостым и опушенным колосом (AaBbCc).

Во втором поколении происходит расщепление с проявлением 8 разновидностей. Наибольшее количество (27/64) выщепляется разновидность пиротрикса (A_B_C_) с тремя доминантными признаками. В 3 раза меньше (9/64) выщепляется разновидностей мильтурум (A_B_cc), барбаросса (A_bbC_), велютинум (aaB_C_) с двумя доминантными признаками. Еще в 3 раза меньше (3/64) выщепляется разновидностей ферругинеум (A_bbcc), лютесценс (aaB_cc), гостианум (aabbC_), и только 1/64 приходится на разновидность эритроспермум (aabbcc), у которой сочетаются все рецессивные признаки в гомозиготном состоянии. Следовательно, в данном случае происходит классическое расщепление по типу тригибридного скрещивания 27П : 9М : 9Б : 9В : 3Ф : 3Л : 1Г : 1Э (разновидности обозначены первыми буквами). В процентах выщепится в F₂ 42,18П : 14,06М : 14,06Б : 14,06В : 4,70Ф : 4,70Л : 1,56Г : 1,56Э. В третьем поколении при индивидуальном отборе можно найти в константном гомозиготном состоянии все 8 разновидностей по 1,56% от общего числа высеванных семей.

Таким образом, изучение поколений гибридов пшеницы показало возможность получения от двух родителей, различающихся по окраске, остистости и опушению колоса, 8 новых константных

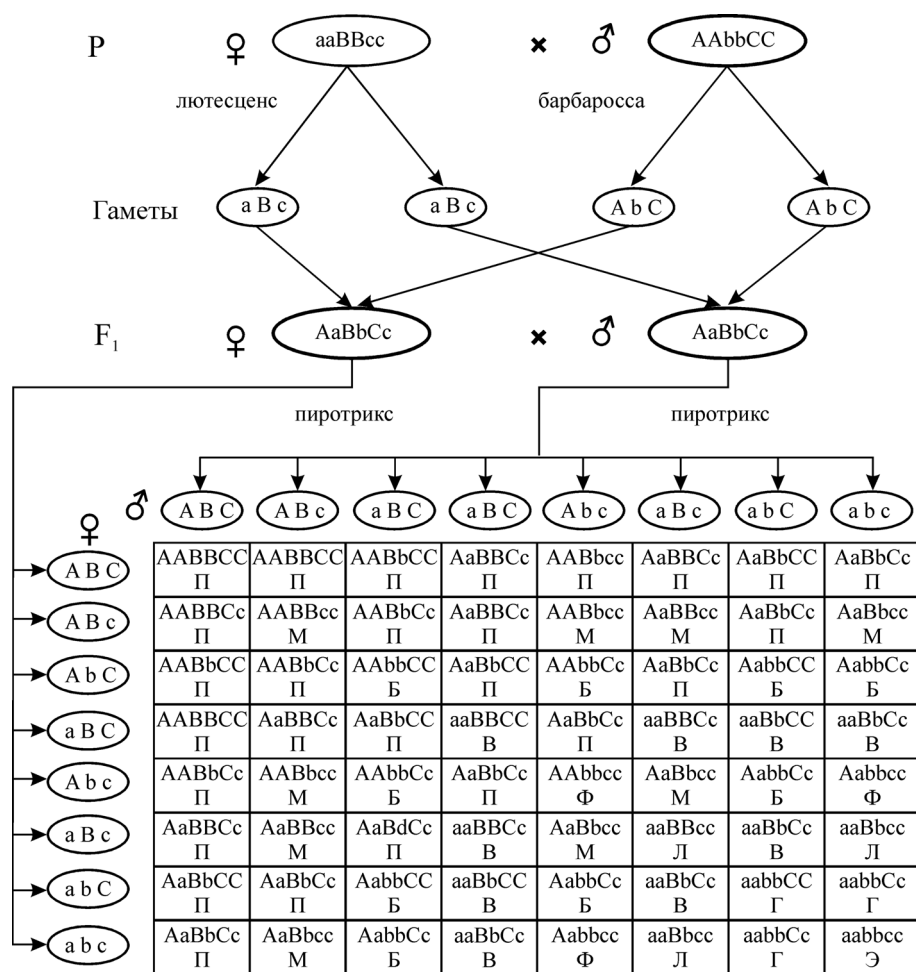


Рис.1. Характер расщепления гибридов мягкой пшеницы при тригибридном скрещивании

разновидностей уже в третьем поколении, т. е. в селекционном питомнике первого года [2]. Остальные будут расщепляться в последующих поколениях в силу гетерозиготности генотипов (табл. 1).

Количество генотипов в пределах каждой разновидности зависит от числа доминантных признаков. Наибольшее их количество (8) будет находиться в пределах разновидности пиротрикс с тремя доминантными признаками ($2^3 = 8$), разновидности мильтурум, барбаросса и велютинум имеют по четыре генотипа, ферругинеум, лютесценс и гостианум содержат по два генотипа, а эритроспермум, с полным сочетанием рецессивных признаков всегда имеет гомозиготное состояние, будет константным (нерасщепляющимся) в последующих поколениях. Разновидность эритроспермум, выщепившаяся в F_3 из любой разновидности, будет также константной. Гомозиготными генотипами будут обладать формы разновидностей мильтурум, барбаросса и велютинум, выщепившиеся из пиротрикса 2, пиротрикса 3 и пиротрикса 4 соответственно. При расщеплении семей разновидности мильтурум в третьем поколении можно наверняка отобрать гомозиготные растения разновидности ферругинеум из мильтурума 10, лютесценс – из семьи мильтурум 11. Растения разновидности гостианум с гомозиготным генотипом можно отбирать уверенно из барбароссы 15, ферругинеум – из барабароссы 14, гостианум – из велютинум 19, лютесценс – из велютинум 18.

Синтез анатаценовой окраски клубней картофеля контролируется генами P и R в присутствии доминантного аллеля D. Генотипы P_rrD_ обеспечивают формирование клубней сине-фиолетовой окраски. При наличии генов P_R_D_ образуются красно-фиолетовые клубни, образцы с генотипом ppR_D_ имеют розовый цвет. Все другие сочетания обеспечивают белую окраску клубней. Ген D является геном-проявителем окраски клубней, E обеспечивает проявление окраски глазков, S – проявитель окраски цветков.

При скрещивании белоклубневого со светлыми глазками и белыми цветками сорта (Rrddssee) с красноклубневым сортом с красными глазками и красными цветками (RRDDSSee) в первом поколении гибриды будут иметь все доминантные отцовские признаки и гетерозиготное состояние всех генов – проявителей: ♀RRddssee × ♂RRDDSSee × F_1 RRdDSSee.

Т а б л и ц а 1. Характер расщепления гибридов пшеницы в третьем поколении

Гибридная разновидность	Генотип	Выщепляющиеся разновидности в F_3							
		П	М	Б	В	Ф	Л	Г	Э
Пиротрикс гомозиготная	AABBCC	+	–	–	–	–	–	–	–
Пиротрикс	AABBcc	+	+	–	–	–	–	–	–
Пиротрикс	AABbCC	+	–	+	–	–	–	–	–
Пиротрикс	AaBBCC	+	–	–	+	–	–	–	–
Пиротрикс	AABbCc	+	+	+	–	+	–	–	–
Пиротрикс	AaBBcc	+	+	–	+	–	+	–	–
Пиротрикс	AaBbCc	+	–	+	+	–	–	+	–
Пиротрикс	AaBbCc	+	+	+	+	+	+	+	+
Мильтурум гомозиготная	AABBcc	–	+	–	–	–	–	–	–
Мильтурум	AABbcc	–	+	–	–	+	–	–	–
Мильтурум	AaBBcc	–	+	–	–	–	+	–	–
Мильтурум	AaBbcc	–	+	–	–	+	+	–	+
Барбаросса гомозиготная	AabbCC	–	–	+	–	–	–	–	–
Барбаросса	AabbCc	–	–	+	–	+	–	–	–
Барбаросса	AabbCC	–	–	+	–	–	–	+	–
Барбаросса	AabbCc	–	–	+	–	+	–	+	+
Велютинум гомозиготная	aaBBCC	–	–	–	+	–	–	–	–
Велютинум	aaBBcc	–	–	–	+	–	+	–	–
Велютинум	aaBbCC	–	–	–	+	–	–	+	–
Велютинум	aaBbCc	–	–	–	+	–	+	+	+
Ферругинеум гомозиготная	AAbbcc	–	–	–	–	+	–	–	–
Ферругинеум	Aabbcc	–	–	–	–	+	–	–	+
Лютесценс гомозиготная	aaBBcc	–	–	–	–	–	+	–	–
Лютесценс	aaBbcc	–	–	–	–	–	+	–	+
Гостианум гомозиготная	aabbCC	–	–	–	–	–	–	+	–
Гостианум	aabbCc	–	–	–	–	–	–	+	+
Эритроспермум гомозиготная	aabbcc	–	–	–	–	–	–	–	+

В силу гетерозиготности гибридов первого поколения по трем парам генов половые гаметы (как мужские, так и женские) будут различаться по 8 типам: RDSE, RDSe, RdsE, RdSE, Rdse, RdSe, RdsE и Rdse. При построении решетки Пинета по типу тригибридного скрещивания в F₂ получается 64 случая различного сочетания перечисленных гамет. Во втором поколении при проявлении комбинационной изменчивости выщепится 8 групп фенотипов с различным состоянием генотипов (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Характер проявления комбинационной изменчивости при тригибридном скрещивании картофеля

Генотип выщепившихся фенотипов	Соотношение	Фенотипическое проявление окраски		
		клубней	цветков	глазков
RRD_S_E_	27	Красная	Красная	Красная
RRD_S_ee	9	Красная	Красная	Светлая
RRD_ssE_	9	Красная	Белая	Красная
RRddS_E_	9	Белая	Красная	Красная
RRD_ssee	3	Красная	Белая	Светлая
RRddS_ee	3	Белая	Красная	Светлая
RrddssE_	3	Белая	Белая	Красная
RRddssee	1	Белая	Белая	Светлая

Рассмотренные примеры показывают, что метод гибридологического анализа в значительной степени позволяет ускорить селекционный процесс и повысить его эффективность.

Знание генетики признаков и четкое представление возможностей проявления комбинационной изменчивости при подборе пар для скрещивания заблаговременно позволяет планировать получение определенного количества и соотношения новых комбинаций, представлять возможное разнообразие гомозиготных и гетерозиготных генотипов в пределах фенотипически одинаковых выщепившихся форм.

Без этого нельзя уверенно строить дальнейшую селекционную работу с гибридным материалом. Малейшие упущения при анализе гибридных популяций всегда приводят к усложнению схемы селекционного процесса, удлиняют время по возделыванию константных форм и могут привести к потере наиболее ценных генотипов. Уже в первом поколении требуется тщательная оценка гибридов по сравнению со своими родителями по показателям доминирования и степени гетерозиса. Эти данные всегда позволяют дать объективную оценку гибридов первого поколения, определить их ценность и сделать вывод о полезности дальнейшей работы с ними.

В результате проведения гибридологического анализа гибридов первого, второго и последующих поколений люпина узколистного и желтого установлены закономерности наследования алкалоидности, окраски цветков, семян, пигментации вегетативных органов, высоты растений, типа ветвления, растрескиваемости бобов, скороспелости, устойчивости к фузариозу и другим заболеваниям.

Раскрытие механизма комплементарного, эпистатического, полимерного и других типов взаимодействия неаллельных генов у люпина позволяет составлять научно обоснованный прогноз получения новых комбинационных форм в качественном и количественном отношении.

При необходимости объединения фенотипически одинаковых безалкалоидных линий люпина, например для предотвращения появления спонтанных алкалоидных растений от естественного переопыления, необходимо применять метод контрольных скрещиваний с целью проверки их на совместимость по безалкалоидности. Это позволяет создать стабильно константные кормовые сорта, семеноводство с которыми будет освобождено от сложных дополнительных работ при производстве чистосортных семян этой культуры [8].

Из представленной схемы (рис. 2) видно, что при скрещивании двух сортов узколистного люпина, отличающихся между собой по четырем признакам (окраске цветков, алкалоидности, окраски семян, растрескиваемости бобов), в первом поколении проявляются доминантные признаки, а во втором за счет комбинационной изменчивости выщепляется 24 различных фенотипических разновидностей. Каждый из фенотипов проявляется в определенном соотношении, количество которых зависит от числа и сочетания доминантных и рецессивных генов в генотипе. В зависимости от модели запланированного сорта можно рассчитывать частоту возникновения

спелости и другим признакам, которые контролируются полимерными, доминантными или рецессивными генами.

Анатомические исследования перикарпия плодов люпина, установление коэффициента растрескивания бобов в короткие сроки позволило выявить источники устойчивости к растрескиванию и создать ценные сорта узколистного люпина с нерастрескивающимися бобами.

Биотехнологический метод эмбриокультуры позволит преодолеть нескрещиваемость *Lupinus lutrus* × *L. rothmalerii* путем выращивания оплодотворенных семян на питательной среде *in vitro* и получить отдаленные гибриды с повышенной плодообразующей способностью.

Выявление доноров фузариозоустойчивости желтого и узколистного люпинов на провокационном фоне, установление закономерностей наследования этого качества позволило в короткие сроки создать необходимые сорта (БСХА-382, Пружанский, Мотив 369, Сидерат 892) и предотвратить угрозу катастрофической эпифитотии распространения этой болезни и гибели посевов [9].

Проблема массового поражения люпина антракнозом остается до сих пор нерешенной. Пока не удалось найти источники устойчивости и не разработаны эффективные методы защиты. Остается надежда на использование мутагенеза, отдаленной гибридизации с применением биотехнологического метода эмбриокультуры и генной инженерии.

Литература

1. Тарануха Г. И., Молотков Д. И., Глот Н. П. Характеристика гибридов озимой пшеницы в зависимости от места формирования семян в колосе // Генетика и селекция растений. Горки: БСХА, 1971. Т. 80.
2. Способ отбора константных генотипов из гибридных популяций: А. с. № 1611282 от 08.08.1990 / Д. И. Молотков, Г. И. Тарануха. М., 1990.
3. Тарануха Г. И. Частная селекция и сортоведение зерновых культур: Учеб. пособие. Горки, 1987. 60 с.
4. Тарануха Г. И. Частная селекция и сортоведение зернобобовых культур: Учеб. пособие. Горки, 1989. 69 с.
5. Тарануха Г. И. Люпин: биология, селекция и технология возделывания: Учеб. пособие. Горки: БГСХА, 2001. 112 с.
6. Тарануха Г. И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Учеб. пособие. Минск: Ураджай, 2001. 314 с.
7. Гордей И. А. Тритикале: генетические основы создания. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 287 с.
8. Тарануха Г. И. Генетические основы и методика селекционного процесса при работе с гибридным материалом сельскохозяйственных культур // Земледелие и селекция в Беларуси: Сб. науч. тр. 2005. Вып. 4. № 1. С. 173–182.
9. Тарануха Г. И. Фундаментальные исследования и их прикладное значение в селекции и семеноводстве. От классических методов генетики к ДНК-технологиям // Материалы IX съезда Белорусского общества генетиков и селекционеров. Гомель, 2007. С. 67.

G. I. TARANUKHO

APPLIED IMPORTANCE OF FUNDAMENTAL STUDIES IN SELECTION AND SEED GROWING

Summary

The article presents the results of the genetic analysis and the revealed regularities of manifestation of the combined variability in the first, second and subsequent generations of hybrids, through which it is possible to forecast the number and the ratio of pulling out forms and to plan a selection of pair for interbreeding and a volume of hybridization. Theoretically grounded methods of working with hybrid material enables one to obtain constant genotypes of different varieties already in the third generation when making individual estimation of descendants of the selected pulled out phenotype-identical but genotype-different homo- and heterozygous forms of structures under investigation. A relationship of selection and seed growing with genetics, cytology, anatomy, biotechnology, and gene engineering is shown.