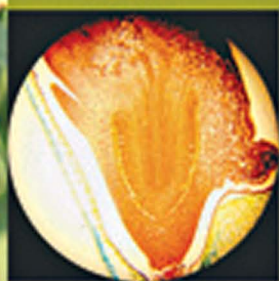


ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

ТОМ 1



Общая
генетика
растений

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт генетики и цитологии

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

В четырех
томах

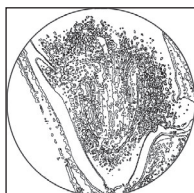


Минск
«Белорусская наука»
2008

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт генетики и цитологии

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

ТОМ **1**



Общая
генетика
растений



Минск
«Белорусская наука»
2008

УДК 631.52

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

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

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

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

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

Научные редакторы:

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

Рецензенты:

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

*Издание подготовлено при участии
Белорусского общества генетиков и селекционеров*

ISBN 978-985-08-0989-6 (Т. 1)
ISBN 978-985-08-0990-2

© Институт генетики и цитологии, 2008
© Оформление. РУП «Издательский дом
«Белорусская наука», 2008

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

*А. В. Кильчевский,
Л. В. Хотылева*

Глава 1

ГЕНЕТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

1.1. Устойчивое сельское хозяйство и задачи селекции

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

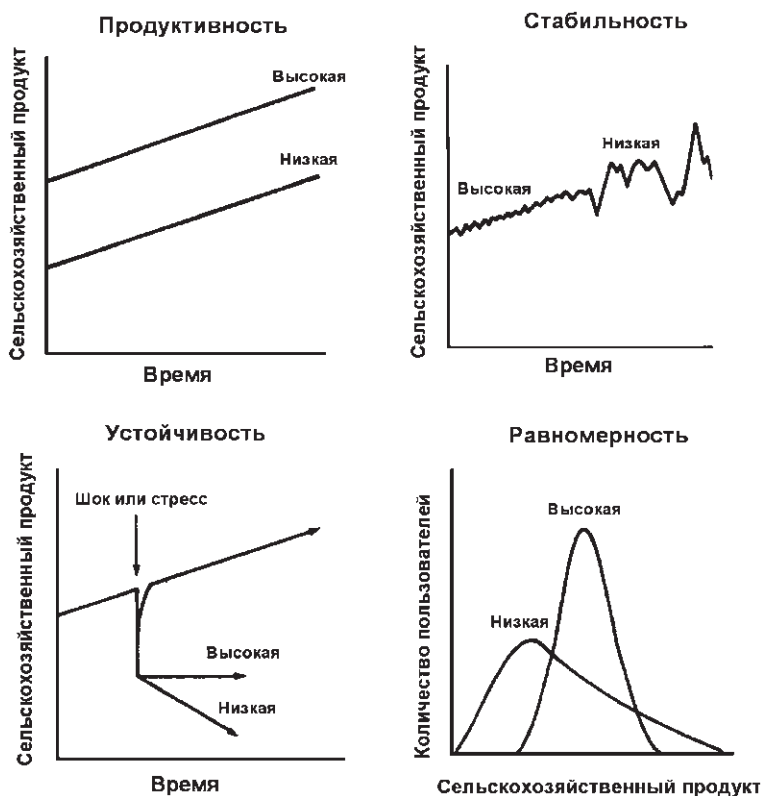


Рис. 1.1. Индикаторы сельскохозяйственных характеристик (по G. R. Conway, 1987, цит. по M. A. Altieri) [7]

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.3. Селекция растений и экология

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

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

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

Таблица 1.1. Связь средовых факторов, направлений и задач селекции

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 1.2. Концептуальные модели сортов растений

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

1.4. Селекция растений и информация

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

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

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

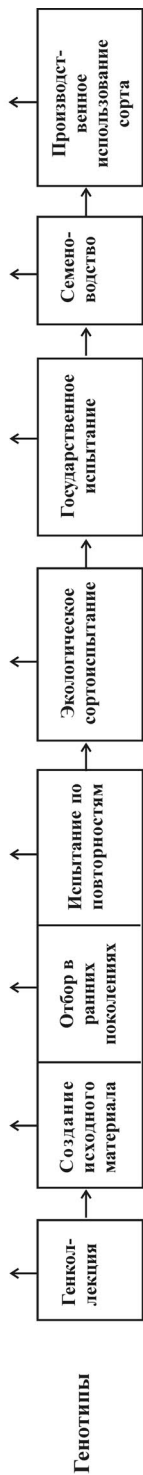
Второй канал связи имеет место и в селекции. Специфика его проявляется в ослаблении действия биоценоза на селекционируемую популяцию, организованности всех этапов селекционной работы, качественном отличии методов и направления отбора в питомниках и др. В связи с этим в селекции правильнее рассматривать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

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

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

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

ИНФОРМАЦИЯ О ГЕНОТИПАХ



Взаимодействие генотип X среда

X

X

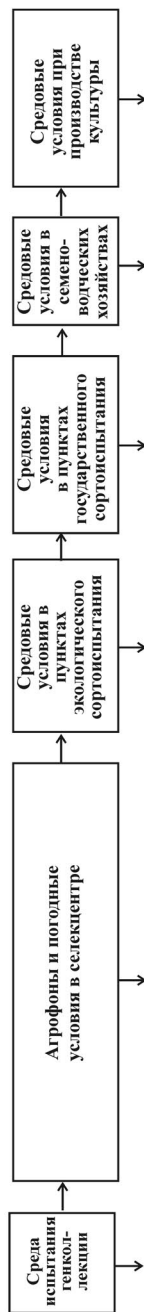
X

X

X

X

Совокупности сред



ИНФОРМАЦИЯ О СРЕДАХ

Рис. 1.2. Большой информационный канал в селекции растений

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

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

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

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

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

Генотипическая вариация, в свою очередь, включает аддитивную σ_A^2 , доминирования σ_D^2 и три формы эпистаза (аддитивно-аддитивную σ_{AA}^2 , аддитивно-доминантную σ_{AD}^2 и доминантно-доминантную σ_{DD}^2).

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

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

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

1.5. Адаптивная селекция растений

1.5.1. Адаптивная селекция – определение и особенности

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- а) создание потенциала адаптивной изменчивости;

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

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

г) отбор особей, сочетающих продуктивность и устойчивость;

д) поддержание адаптивности созданной популяции в процессе семеноводства.

В целом адаптивная селекция должна обеспечить:

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

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

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

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

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

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

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

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

С другой стороны, отсутствие тесной связи между продуктивностью и экологической стабильностью и односторонний отбор по продуктивности создают условия, в которых возможна потеря стабильных форм. В связи с этим контроль стабильности должен стать обязательным элементом селекционного процесса на различных его этапах. Особенно велика опасность потери стабильности форм в ранних поколениях ($F_2 - F_3$), где оценка материала ведется на одном фоне. Це-

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

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

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

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

* Достоверно при $P = 0,05$.

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

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

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

* Достоверно при $P = 0,05$.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 1.7. Связь между степенью доминирования и экологической стабильностью гибридов

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

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

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

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

Нами выявлены также основные закономерности ВГС для среды.

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

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

Таблица 1.8. Номера лучших линий F₃ гибрида Accord, отобранных на различных фонах по САС, ОАС и СЦГ (1985 г.)

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

Примечание. САС – специфическая адаптивная способность; ОАС – общая адаптивная способность; СЦГ – селекционная ценность генотипа [3].

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

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

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

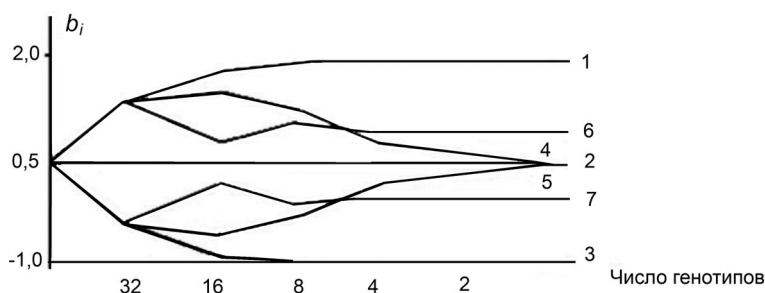


Рис. 1.3. Влияние условий среды на экологическую стабильность полученного в результате селекции материала (1 – отбор в богатой среде; 2 – в средней; 3 – в бедной; 4 – в богатой-бедной; 5 – в бедной-богатой; 6–7 – дизируптивный отбор)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.5.3. Экологическая организация селекционного процесса

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

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

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редакторов	5
Глава 1. Генетико-экологические аспекты селекции растений (А. В. Кильчевский)	6
1.1. Устойчивое сельское хозяйство и задачи селекции	6
1.2. Амбициозная научная повестка дня на 2005–2025 гг. в области геномики и биотехнологии растений	8
1.3. Селекция растений и экология.	9
1.4. Селекция растений и информация	12
1.5. Адаптивная селекция растений.	16
1.5.1. Адаптивная селекция – определение и особенности	16
1.5.2. Изучение взаимодействия генотипа и среды на различных этапах селекционного процесса	17
1.5.3. Экологическая организация селекционного процесса.	23
1.6. Селекция энергетически эффективных сортов	24
1.7. Селекция на минимальное накопление поллютантов.	34
1.7.1. Химический состав растений как объект селекции	34
1.7.2. Внутривидовая изменчивость растений по накоплению поллютантов	35
1.7.3. Характер наследования накопления поллютантов.	40
1.7.4. Стратегия селекции растений на минимальное накопление поллютантов.	43
Глава 2. Оценка взаимодействия генотипа и среды в адаптивной селекции растений (А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева)	50
2.1. Экологическая стабильность и пластичность: определение и методы оценки.	50
2.2. Оценка общей и специфической адаптивной способности генотипов.	61
2.3. Проблема фона в селекции растений	68
2.4. Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе	71
Глава 3. Генетика гетерозиса (Л. В. Хотылева, Л. А. Тарутина)	81
3.1. Модель гетерозиса при аддитивно-доминантном характере наследования признака	82
3.2. Модель гетерозиса при неаллельных взаимодействиях	84
3.3. Гетерозис в F_2	86
3.4. Интерпретация генотипической изменчивости при гетерозисе.	86
3.5. Компоненты гетерозиса у гибридов F_1 кукурузы	88
3.6. Неаллельные взаимодействия генов и гетерозис у гибридов тепличного томата	90
3.7. Объяснение гетерозиса с точки зрения различных типов генного действия	92
3.8. Выявление неаллельных взаимодействий путем сравнения ожидаемых и фактических показателей сложных гибридов.	95
3.9. Анализ генетической природы гетерозиса в диаллельных скрещиваниях.	102

3.10. Генетические и средовые компоненты вариации, определяющие гетерозис диаллельных гибридов.	106
3.11. Гетерозис и комбинационная способность.	110
3.12. Генетическая детерминация комбинационной способности.	114
3.13. Модели комбинационной способности в диаллельных скрещиваниях	115
3.14. Проявление генных эффектов, определяющих гетерозис в различных условиях среды	122
3.15. Взаимодействие генов при реализации генетического потенциала гетерозисных растений.	126
Глава 4. Рекуррентный отбор (Л. Н. Каминская)	137
4.1. Реципрокный рекуррентный отбор.	139
4.2. Реципрокная рекуррентная селекция межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний.	149
4.2.1. Результаты первого цикла реципрокной рекуррентной селекции межлинейных гибридов кукурузы на основе межсортовых скрещиваний	153
4.2.2. Эффективность второго цикла отбора реципрокной рекуррентной селекции на основе межсортовых скрещиваний	156
4.3. Рекуррентный отбор в улучшении популяций	158
4.4. Условия применения рекуррентного отбора и ограничения, налагаемые разными факторами.	162
Глава 5. Физиолого-биохимические основы селекции растений на гетерозис (В. В. Титок, В. А. Лемеш, С. И. Юренкова, Л. В. Хотьлева)	174
5.1. Биоэнергетические процессы на ранних стадиях онтогенеза линий и гибридов кукурузы	176
5.2. Физиологические аспекты гетерозиса у томатов в культуре <i>in vitro</i>	193
5.3. Интегральные показатели энергетического метаболизма при формировании гетерозиса в онтогенезе льна-долгунца	219
5.4. Особенности роста и развития льна-долгунца при гетерозисе.	243
Глава 6. Цитогенетические методы в селекции растений (Н. И. Дубовец)	261
6.1. Роль цитогенетики в селекции растений	261
6.2. Хромосомная инженерия зерновых культур – методология и методы исследований.	262
6.3. Развитие исследований в области хромосомной инженерии в Беларуси.	270
Глава 7. Геномы органелл клетки и их роль в эволюции и селекции растений (О. Г. Давыденко, Н. Г. Даниленко, Е. А. Аксенова, И. М. Голоенко, Н. В. Луханина, М. Г. Синявская, А. М. Шимкевич)	316
7.1. Геном пластид высших растений.	317
7.2. Геном митохондрий высших растений.	322
7.3. Наследование органелльных ДНК у растений – принципы коадаптации генетических систем клетки	326
7.4. Цитоплазматическая мужская стерильность: молекулярная природа феномена и возможности практического использования в селекции растений.	329
7.5. Изменчивость геномов органелл и возможность ее использования.	335
7.6. Эффект геномов органелл на экспрессию хозяйственно важных признаков	341
7.7. Эффект геномов органелл на трансмиссию и рекомбинацию ядерных генов.	345

Глава 8. Генетические основы иммунитета растений к грибным болезням (Е. А. Волуевич, А. А. Булойчик)	357
8.1. Эволюция взаимоотношений паразита и растения-хозяина. Типы устойчивости	358
8.2. Специфичность полигенной устойчивости растения-хозяина к биотрофным грибным патогенам	363
8.3. Остаточный эффект преодоленных генов устойчивости пшеницы	367
8.4. Наследование устойчивости мягкой пшеницы к возбудителям грибных болезней. Символы главных генов резистентности	372
8.5. Роль цитоплазмы растения-хозяина в формировании устойчивости к грибным патогенам.	375
8.6. Стратегия селекции на устойчивость растений к болезням	402
8.7. Источники устойчивости мягкой пшеницы к грибным болезням	406
Глава 9. Анеуплоидия в генетических исследованиях пшеницы (М. Н. Шантуренко, Л. А. Дыленок, А. П. Яцевич, Н. В. Анисимова, Е. А. Хомич, Л. В. Хотылева)	420
9.1. Создание серии моносомных линий пшеницы Опал	421
9.2. Генетическая функция отдельных хромосом в проявлении хозяйственно ценных признаков.	427
9.3. Роль ядра и цитоплазмы в генетическом контроле формирования количественных признаков.	439
9.4. Анеуплоидия как фактор формирования генетической изменчивости у пшеницы. Модели генетической гетерогенности дисомных линий Опал	441
Глава 10. Организационные основы работы с генетическими ресурсами растений в Европе и Беларуси (М. А. Кадыров, В. В. Горелик)	455
10.1. Основные цели работы с генетическими ресурсами растений	455
10.2. Сохранение генофонда растений.	455
10.2.1. Способы сохранения	455
10.2.1.1. Классификация способов сохранения	455
10.2.1.2. Сохранение <i>in situ</i>	455
10.2.1.3. Сохранение <i>ex situ</i>	457
10.2.2. Организационные основы сохранения <i>ex situ</i> в Европейском регионе на современном этапе	458
10.2.2.1. Крупнейшие генетические банки Европы	458
10.2.2.2. Организация сохранения генресурсов растений на национальном уровне (на примере Чехии и Германии)	460
10.2.2.3. Международное сотрудничество.	465
10.3. Правовые основы международного обмена генетическими ресурсами растений, используемыми в селекции	475
10.3.1. Конвенция о биологическом разнообразии	475
10.3.2. Международный Договор о растительных генетических ресурсах для производства продовольствия и использования в сельском хозяйстве.	476
10.3.3. Стандартное соглашение о передаче материала.	477
10.4. Реализация государственной программы «Генофонд» в Беларуси	479
10.4.1. Предпосылки, цели и задачи Госпрограммы «Генофонд».	479
10.4.2. Структурная организация работы с генресурсами растений в Беларуси.	479
10.4.3. Коллекционный фонд в организациях-исполнителях ГП «Генофонд».	481
10.4.4. Информационное сопровождение работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси	483

10.4.5. Изучение генресурсов растений <i>in situ</i> и мониторинг состояния природных популяций хозяйственно полезных видов	483
10.4.6. Нормативно-правовая база работы с генетическими ресурсами растений в Беларуси и международное сотрудничество	484
Глава 11. Генетические коллекции растений (Л. В. Хотылева, И. А. Гордей, Л. А. Тарутина, Л. В. Корень)	488
11.1. Пшеница яровая	491
11.1.1. Серия моносомных линий яровой пшеницы Опал	491
11.1.2. Серия дисомных линий яровой пшеницы сорта Опал	493
11.1.3. Дигаплоидные линии яровой пшеницы	496
11.1.4. Аллоплазматические линии яровой пшеницы на основе геномов сортов Gabo и Lee	497
11.2. Рожь озимая	499
11.2.1. Инцухт-линии озимой диплоидной ржи	499
11.3. Секалотритикум	501
11.3.1. Формы секалотритикум	501
11.3.2. Хромосомно-замещенные линии тритикале и секалотритикум	502
11.4. Тритикале озимое	503
11.4.1. Формы озимого тритикале	503
11.5. Тритикале яровое	503
11.5.1. Формы гексаплоидного тритикале с реконструированным карิโอотипом	503
11.5.2. Линии тритикале, маркированные генами Vrn	505
11.5.2.1. Октоплоидные линии	506
11.5.2.2. Гексаплоидные линии	507
11.6. Ячмень	508
11.6.1. Замещенные линии ячменя	508
11.7. Лен	509
11.7.1. Коллекционные образцы диких видов льна	509
11.7.2. Коллекционные образцы <i>L. usitatissimum</i>	510
11.8. Линии томата	513
11.9. Картофель	514
11.9.1. Соматклоны картофеля	514
11.9.2. Клоны, полученные при вегетативном размножении	515
11.9.2.1. Клоны от сорта Явар	515
11.9.2.2. Клоны от сорта Альтаир	515
11.9.2.3. Клоны от сорта Аксамит	516
11.9.2.4. Клоны от примитивного культурного вида <i>S. andigenum</i> K15541	516
11.9.3. Клоны, полученные путем самоопыления	517
11.9.3.1. Клоны от сорта Явар	517
11.9.3.2. Клон от сорта Аксамит	517
11.10. Сахарная свекла	517
11.10.1. Линии сахарной свеклы гиногенетического происхождения	517
11.11. Подсолнечник	518
11.11.1. Коллекция линий	518
Глава 12. Компьютерное обеспечение селекционных исследований (С. Е. Дромашко)	524
12.1. Пакеты прикладных генетико-статистических программ для персональных компьютеров	524
12.1.1. Пакет РИШОН	524

12.1.2. Пакет АБ-Стат*	528
12.1.3. Программа BIODIS	530
12.1.4. Модернизация пакетов РИШОН и АБ-СТАТ	533
12.2. Система компьютерной алгебры Mathematica	534
12.3. Использование теории информации в обработке генетико-селекционных данных .	536
12.3.1. Теоретико-информационная мера оценки неопределенности	536
12.3.2. Теоретико-информационные основы моделирования генетических и селекционных процессов на ЭВМ	539
12.3.3. Программное обеспечение для теоретико-информационного анализа и его верификация	541