



ГЕТЕРОЗИС

HETEROSIS

ГЕТЕРОЗИС

HETEROSIS

HETEROSIS

REAPPRAISAL OF THEORY
AND PRACTICE
EDITED BY R. FRANKEL

B. D. DOWKER
C. J. DRISCOLL
G. H. GORDON
J. L. JINKS
G. COBABE
O. H. PEARSON
R. T. RAMAGE
R. REIMANN – RHILIPP
G. F. SPRAGUE
H. K. SRIVASTAVA
P. WILSON
M. YORDANOV



SPRINGER-VERLAG
BERLIN HEIDELBERG NEW YORK TOKYO
1983

ГЕТЕРОЗИС

ПЕРЕВОД С АНГЛИЙСКОГО
КАНДИДАТА
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
В. В. ИНОЗЕМЦЕВА И Т. А. МАРЕСИНОЙ
ПОД РЕДАКЦИЕЙ
ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
С. А. ГОСТИМСКОГО,
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
В. М. МАРЕСИНА
И С ПРЕДИСЛОВИЕМ
ЧЛЕНА—КОРРЕСПОНДЕНТА АН СССР
В. А. СТРУННИКОВА



МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1987

Гетерозис. Колл. авторов/Пер. с англ. В. В. Иноземцева и Т. А. Маресиной; Под ред. С. А. Гостимского и В. М. Маресина; С предисл. В. А. Струнникова.— М.: Агропромиздат, 1987.— 349 с.

Проанализированы теоретические и практические проблемы гетерозиса в приложении к таким важным сельскохозяйственным культурам, как кукуруза, ячмень, пшеница, кормовые травы и др.

Для селекционеров, генетиков, агрономов.

Табл. 63. Ил. 31. Библиогр.: 966 назв.

Рекомендована к изданию Институтом физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева.

Г 3803010301—439 211—87
035(01)—87

Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая советским читателям коллективная монография «Гетерозис» известных зарубежных селекционеров и генетиков посвящена проблемам гетерозиса у важнейших хозяйственно ценных культур. Большинство глав построено по общему плану. В начале каждой из них приводятся довольно обширные и критически проанализированные данные об эффекте гетерозиса рассматриваемой культуры. Затем авторы уделяют большое внимание различным способам производства гибридных семян. Решение этой важной проблемы, как известно, сопряжено с серьезными техническими трудностями. И наконец, большинство глав завершается оценкой экономического эффекта от использования гибридизации при возделывании данной культуры в различных странах.

Несомненно, включенные в книгу экспериментальные и производственные данные о гетерозисе основных культурных растений представляют большой интерес для советских селекционеров и генетиков.

Однако, как это ни парадоксально, причины гетерозиса, несмотря на огромные масштабы его использования в практике, считаются авторами и редактором книги Р. Френкелем далеко не выясненными до конца. Этому вопросу посвящены первая и последняя главы, а также уделено внимание в главе о гетерозисе кукурузы. Данные биометрико-генетических и других исследований позволяют считать, что комплементарное, аллельное и межаллельное взаимодействие генов, а не сверхдоминирование играет решающую роль в проявлении гетерозиса. Однако огромные методические трудности до сих пор не позволяли получить однозначный ответ. Между тем разработка крайне необходимых для практики методов селекции на гетерозис зависит от познания как природы самого гетерозиса, так и становления комбинационной способности.

В связи с исключительным теоретическим и практическим значением этой проблемы мы посчитали необходимым поделиться с читателем нашими последними достижениями в этой области, которые впервые позволили разработать несколько эффективных методов селекции на гетерозис. Само собой разумеется, что в предисловии мы смогли затронуть поднятые вопросы лишь в общей и краткой форме. Подробнее они описаны в периодической литературе и недавно вышедшей монографии*.

* В. А. Струнников. Генетические методы селекции и регуляция пола тутового шелкопряда. — М.: Агропромиздат, 1987. — 327 с.

На протяжении полувековой работы с тутовым шелкопрядом мы постоянно сталкивались с различными формами гетерозиса, причины проявления которого, однако, не укладывались в стройную общую систему. Предпринимались попытки селекции на гетерозис, но отбор на племя особей, давших достаточно мощный гетерозис в анализирующих скрещиваниях с особями другой породы — второму компоненту гибридизации, оказался в конечном итоге неудовлетворительным. С помощью известных в то время методов трудно было расчленить большое число взаимодействующих факторов гетерозиса, чтобы в отдельности определить удельную роль каждого из них.

Идеальным подходом к решению проблемы причинной обусловленности гетерозиса было бы получение от одной особи, например самки, проявившей мощный гетерозис, нескольких генотипических вариантов, которые должны возникнуть только на основе одной материнской наследственной информации. Одновременно генотипические варианты должны отличаться по точно установленным уровням гетерозиготности, частоте погашенных и непогашенных вредных рецессивных генов, а также по наличию благоприятных генов. Сопоставление этих уровней с меняющейся силой гетерозиса позволило бы оценить относительный вклад каждого изучаемого фактора в общий эффект гетерозиса.

Такое исследование стало возможным после разработки нескольких способов искусственного размножения тутового шелкопряда, таких, как амейотический и мейотический партеногенезы и андрогенез, сопровождающихся в нужных для экспериментатора случаях поли- и деполлиплоидизацией.

Таким образом удалось получить от гибридного высокожизнеспособного партеноклона, состоящего из генетически идентичных самок, два типа потомства без участия отца. У двух генотипических вариантов первого типа степень гетерозиготности уменьшилась от 100 % исходного партеноклона до 66,6 % у одного варианта и до 0 % — у другого. При этом состав благоприятных и вредных генов не изменялся относительно исходного клона. Показатели жизнеспособности и массы одного кокона (компоненты урожайности) понижались прямо пропорционально снижению гетерозиготности. Так, например, жизнеспособность варианта с 66,6 % гетерозиготности была равна 77 %, при 0 % гетерозиготности — 10 %. Эти данные подтверждали результаты многочисленных исследований, показавших точно такую же линейную зависимость силы гетерозиса от уровня гетерозиготности. Однако два генотипических варианта потомства второго типа полностью опровергали общность этой закономерности. В этих вариантах уровень гетерозиготности был снижен со 100 % (исходный партеноклон) до 50 и 25 % и, несмотря на это, масса одного кокона осталась на уровне исходного клона, а жизнеспособность оказалась даже выше.

Эти несколько неожиданные результаты произошли вследствие того, что понижение гетерозиготности у второго типа генотипиче-

ских вариантов партеноклона сопровождалось двумя важными генетическими событиями: очищением генотипа от рецессивных полулетаей и переводом в гомозиготное состояние большинства благоприятных генов. Роль этих генетических изменений оказалась более значимой, чем изменение гетерозиготности. Судя по полученным данным, в первом типе генотипических вариантов снижение жизнеспособности коконов происходило из-за того, что их общая гомозиготизация сопровождалась неизбежным переходом также в гомозиготное состояние рецессивных полулетаей. Такой генетический процесс исключался во втором типе генотипических вариантов, поскольку они хотя и не полностью, но в значительной мере были очищены от полулетаей. Таким образом, положительное влияние на жизнеспособность оказывает не вообще гетерозиготность всех генов, а лишь гетерозиготность рецессивных летелей и полулетаей. Отрицательное следствие перехода их в гомозиготное состояние ошибочно принималось за отрицательный эффект гомозиготного состояния вообще всех генов. Напротив, как показали опыты, гомозиготность по благоприятным, адаптивно ценным аллелям только полезна для проявления высокой жизнеспособности.

Таким образом, полученные экспериментальные данные существенно снизили роль гипотезы «сверхдоминирования» в проявлении гетерозиса.

Далее анализ генотипических вариантов второго типа убедил в том, что у них меньше, чем у исходного партеноклона, аллельных пар, содержащих один или оба аллельных гена, проявляющих полную доминантность. Следовательно, не только сохранение, но и превышение гетерозиса у рассматриваемых генотипических вариантов нельзя объяснить с позиции гипотезы доминирования.

Так как у генотипических вариантов второго типа оказалось больше непогашенных рецессивных полулетаей, чем у исходного клона, то с этой позиции также нельзя объяснить сохранение гетерозиса у вариантов второго типа.

Поскольку у генотипических вариантов второго типа действие всех трех ранее известных факторов гетерозиса оказалось ниже, чем у исходного партеноклона, а гетерозис все же сохранился на уровне клона, то это позволило основную роль в его проявлении возложить на благоприятные аддитивно взаимодействующие гены. Эти неаллельные гены, контролирующие жизнеспособность, объединены в хорошо скоординированные комплексы. Увеличение числа «сильных» генов жизнеспособности повышает эффект не в арифметической, а в геометрической прогрессии. Исходя из этих представлений, генетической основой комбинационной способности как раз и является такой комплекс аддитивно действующих благоприятных генов. Опыты показали, что повышение уровня гомозиготности генов этих комплексов улучшает комбинационную способность.

Если учесть, что у всех гибридов F_1 , полученных от скрещивания генетически несходных родителей, происходит практически

полное погашение рецессивных полулетаей, то единственной причиной гетерозиса является наличие в генотипе гибрида максимального количества благоприятных генов предпочтительно в гомозиготном состоянии.

Однако этим механизмом нельзя объяснить гетерозис по количественным признакам. Обычно контролирующие эти признаки гены по своему действию аддитивны — их эффект суммируется — и поэтому при внутривидовом или внутрисортном скрещивании показатель количественного признака соответствует средней арифметической двух родителей. Но у гетерозисных гибридов он, как правило, бывает выше средней родителей.

Долгое время объяснить это явление с позиции нашей гипотезы гетерозиса не удавалось. Большую ясность в эту проблему внесли наши опыты по изучению модификационной изменчивости количественных признаков у тутового шелкопряда. Поскольку опыты велись на популяциях с генетически одинаковыми особями в каждой из них и в максимально выравненной внешней среде, нам удалось показать, что формирование каждого организма и его органов не выполняется в строгом соответствии с генотипом, или «чертежами», заложенными в наследственном аппарате зиготы. Эти отступления, или ошибки, у генетически совершенно одинаковых особей одной популяции, обитающей в максимально выравненной внешней среде, носят вероятностный или чисто случайный характер. Поэтому каждая популяция представляет собой мозаику из особей с неодинаковым проявлением признаков, независимых ни от генотипа, ни от внешних условий. В целом по каждой популяции, состоящей из генетически идентичных особей, частота отступлений от генотипа находится в обратной зависимости от жизнеспособности. В свою очередь, жизнеспособность зависит от внешних условий, способа размножения и генотипа популяции. Наиболее высокая жизнеспособность свойственна гибридам с мощным адаптивным гетерозисом. Именно у таких гибридов благодаря достаточно полной реализации генотипа уменьшается вариация индивидуумов по количественным признакам и одновременно, что особенно важно, повышаются их средние показатели в целом по каждому гибриду. Напротив, у инбредных линий, в которых отклонения от «наследственных чертежей» более часты, значительно повышается изменчивость и снижается среднее значение таких признаков.

Таким образом, в гетерозисе по количественным признакам мы не обнаружили прямых генетических механизмов, основанных на контролирующих эти признаки генах, как это имеет место при адаптивном гетерозисе. Более того, сила гетерозиса по количественным признакам зависит от мощности адаптивного гетерозиса. Следовательно, гетерозис и инбредная депрессия по количественным признакам — явления одного порядка. Только первая является следствием пониженной модификационной изменчивости, а вторая — повышенной. Поскольку ошибки в формообразовательном процессе, как показали опыты, в большей мере сказываются

на признаках, имеющих приспособительное значение, то как раз по этим признакам и проявляются большая депрессия при инбридинге и гетерозис при гибридизации.

Описанные закономерности, надо полагать, вносят относительно большой вклад в эффект гетерозиса по количественным признакам. Однако в ряде случаев, особенно при отдаленной гибридизации, в генотипе гибридного организма могут объединиться несопадающие гены двух родителей, и тогда их совместное комбинаторное действие приводит к чрезмерному развитию некоторых количественных признаков. Это явление и гетерозис такого рода получили название гигантизма.

Подводя итоги всем опытам, мы пришли прежде всего к простому заключению, что гетерозис не представляет собой какого-то особого в генетическом или другом отношении события, но является лишь высшей ступенью жизнеспособности, принципиально ничем не отличающейся от ее остальных ступеней, в том числе и самой низшей, которая проявляется при близкородственном скрещивании. Все индивидуумы уникальны по генотипам, определяющим жизнеспособность, степень проявления которой зависит от соотношения благоприятных и неблагоприятных (летальных и полумлетальных) генов. В обычных популяциях это соотношение (если бы оно проявлялось фенотипически), вероятно, могло быть выражено нормальной кривой распределения со средним значением, поддерживающимся из поколения в поколение на определенном уровне. У инбредных линий оно уклоняется в сторону неблагоприятных генов, перешедших в гомозиготное состояние, а у гибридов — в пользу благоприятных. Но такое рассуждение слишком абстрактно, поскольку преимущество благоприятного действия над неблагоприятным можно объяснить гетерозиготностью адаптивно нейтральных генов (гипотеза сверхдоминирования) и наличием у гибридов большего числа, чем у родителей, полностью доминантных генов. Но как раз наши опыты показали, что именно эти факторы не являются причиной гетерозиса. Несомненно, гетерозис происходит в результате погашения у гибридов практически всех рецессивных леталей и полумлеталей. Однако одного этого недостаточно, чтобы проявился мощный гетерозис. Если бы гетерозис объяснялся только погашением леталей, то фактически все гибриды от скрещивания генетически неродственных форм должны были бы обладать мощным гетерозисом, но этого не происходит. Гетерозис возможен лишь в том случае, если гибриды унаследуют от одного или двух родителей достаточное число аддитивно действующих благоприятных генов с высокой экспрессивностью и скоординированностью действия. За счет такого действия их совокупность можно рассматривать в качестве комплексов. Появления таких комплексов у особей видов, размножающихся половым путем, — вероятностное и редкое явление. Вот поэтому так редки родители с выдающейся комбинационной способностью, поэтому же редок в природе гетерозис и, следовательно, он не может играть той роли в повышении жизнеспособ-

ности, какую он играет по воле человека, проводящего в каждом новом поколении скрещивания родительских форм с уже известной и стабильной комбинационной способностью.

Таким образом, инбредная депрессия и гетерозис — всего лишь крайние варианты жизнеспособности одного и того же вариационного ряда, возникшего в ходе генетических процессов в популяциях. Гибридизация лишь приводит к максимальному превышению действия благоприятных генов над неблагоприятными. А поскольку вредные гены, как уже отмечалось, гасятся при всех неродственных скрещиваниях, то причины гетерозиса у гибридов сводятся к качеству и количеству унаследуемых ими аддитивно действующих благоприятных генов.

Насколько же верна наша столь несложная гипотеза становления гетерозиса?

Хотя с ее позиций стало возможным объяснить причинную обусловленность основных проявлений гетерозиса, чего нельзя было сделать исчерпывающе исходя только из гипотез доминирования и сверхдоминирования*, однако истинность любого научного вывода, как известно, лучше всего оценивается по его плодотворности или возможному вкладу не только в теорию, но и практику.

Одна из самых важных проблем гетерозиса — создание по воле селекционера родительских форм, дающих при гибридизации мощный гетерозис. Такого рода селекции до сих пор еще не было предложено. Исходные гетерозисные формы пока не создают, а выбирают из десятков тысяч инбредных линий. Это — огромная и кропотливая работа.

Какой же подход к решению этой проблемы возможен, исходя из наших представлений о природе гетерозиса и комбинационной способности?

Раздумывая над этим, мы пришли, казалось бы, к совершенно абсурдному выводу: гетерозис можно получить не только без гибридизации, но даже при размножении, в генетическом отношении соответствующем самооплодотворению, которое у тутового шелкопряда обычно приводит к гибели и депрессии большинства потомков. Чтобы реализовать такой план, необходимо, во-первых, удалить из генотипа самооплодотворяющейся линии фактически все летали и полулетали и, во-вторых, перевести большинство благоприятных генов в гомозиготное состояние. Такие операции еще недавно посчитали бы чистейшей фантазией. Однако, комбинируя искусственные способы размножения, мы осуществили проверку высказанной идеи на тутовом шелкопряде.

От высокогетерозисного партеногенетического клона получали партеногенетических полностью гомозиготных самцов и возвратно скрещивали их с самками исходного партеноклона. Жизнеспособ-

* В. А. Струнников. Генетические основы гетерозиса и комбинационной способности у тутового шелкопряда. — М.: Генетика, 1986, т. 22, № 2, с. 229—243.

способность самцов не превышала 0,5 % от общего числа активированных к партеногенезу яиц. Это объяснялось переходом у партеноклонов всех летелей и полулетелей в гомозиготное состояние. Таким образом, выжившие самцы сразу же оказывались в значительной мере очищенными от вредных рецессивных генов. Схема возвратных скрещиваний была построена так, что число вредных генов прогрессивно снижалось в последовательных беккроссных поколениях. Напротив, из двух адаптивно неравноценных аллелей самцу доставался лучший аллель в гомозиготном состоянии. Поэтому в процессе возвратных скрещиваний у потомства нарастала гомозиготность по благоприятным генам.

Жизнеспособность полученных беккроссных поколений, происходящих в результате особого типа самооплодотворения, сразу же оказалась выше, чем у исходного высокогетерозисного партеноклона. Далее она нарастала и к восьмому поколению достигала 97,2 %. В это же время, жизнеспособность самого распространенного в нашей стране выкормленного промышленного гибрида в среднем была 93 % и никогда не превышала 94 %. Следовательно, для получения мощного гетерозиса необязательна гибридизация, сопровождающаяся, как это представлялось, какими-то загадочными явлениями. Получение выдающейся жизнеспособности при альтернативном гибридизации способе размножения (самооплодотворении) является, как нам представляется, наиболее убедительным доказательством правильности нашей гипотезы становления гетерозиса, открывающей совершенно новые подходы к его практическому использованию. Описанная схема опыта может быть использована в качестве нового весьма эффективного метода селекции для создания высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных культур, особенно самоопылителей, гибридизация которых технически пока невозможна.

Выведение описанной выше высокожизнеспособной линии тутового шелкопряда в принципе осуществлено с помощью мейотического партеногенеза, позволяющего одновременно избавляться от рецессивных летелей и полулетелей и переводить благоприятные гены в гомозиготное состояние. Методика такого партеногенеза еще не разработана у растений. Однако этот же генетический эффект может быть достигнут при получении гаплоидов с последующим переводением их в диплоидные, полностью гомозиготные формы. Это и позволит вести селекцию растений на высокую жизнеспособность в принципе таким же путем, какой был проделан с тутовым шелкопрядом.

Естественно, возникают вопросы, а можно ли получать исходные родительские формы с потенциальной способностью давать мощный гетерозис в гибридах? Достаточно ли реальна и действенна наша гипотеза гетерозиса, чтобы решить эту задачу для селекционной практики?

Для этого, как мы уже показали, в генотипе селекционной линии нужно объединить в достаточно большом количестве гены, эффективно обуславливающие жизнеспособность. Эти гены обыч-

но рассеяны по многим популяциям и отдельным индивидуумам, и собрать их в одном генотипе крайне трудно, так как фенотипически они не проявляются. Поэтому пришлось прибегнуть к целому ряду методических ухищрений.

Оригинальный способ получения форм с высокой комбинационной способностью разработан нами на основе искусственного партеногенеза амейотического и мейотического типов.

Партеногенетическое развитие амейотического типа начинается практически во всех активированных яйцах, однако до вылупления доходит всего лишь 5—6 % яиц. Из большинства остальных яиц вполне сформировавшиеся гусеницы не вылупляются, так как не могут прогрызть скорлупу. У жизнеспособных форм, в частности у гибридов F_1 , процент вылупления повышается, а у специально отселектированных партеноклов он достигает 90—95. Это происходит в результате накопления в процессе селекции благоприятных генов в виде комплексов, погашающих отрицательное действие искусственного размножения. В одном из опытов высокожизнеспособный партеноклов был скрещен с промышленной породой. Эта же порода была скрещена с другой промышленной породой для получения одного из лучших в мире по гетерозису промышленного гибрида. В девяти самостоятельных опытах гибрид, в образовании которого участвовал партеноклов, имел в среднем на 12,5 % ($p=0,001$) более высокую жизнеспособность по сравнению с промышленным гибридом. Этот результат неслучаен: десять партеноклов с другими генотипами дали такие же гетерозисные гибриды. Полностью гомозиготные партеногенетические самцы, несмотря на резко выраженное депрессивное состояние, дали еще более гетерозисное гибридное потомство, чем их партеногенетические матери, от которых они произошли путем партеногенеза.

Однако партеногенез пока практически осуществим только у тутового шелкопряда и, следовательно, описанный выше метод получения форм с ценной комбинационной способностью не может быть перенесен на другие сельскохозяйственные культуры. К ним можно применить другой метод селекции на гетерозис. В качестве генетического «магнита» для объединения генов жизнеспособности в этом методе мы использовали полулетальные мутации. Введение такой мутации в генотип селекционной линии приводит к снижению жизнеспособности до 20—30 %. Каждый организм с полулеталем находится на грани между жизнью и смертью. Выживают лишь те организмы, в генотипе которых окажется достаточный запас генов жизнеспособности, погашающий вредное действие полулеталеля. Обычно семьи таких популяций значительно варьируют по частоте выживающих особей. Если в каждой генерации на племя выбирать лучшие по жизнеспособности семьи, а в них — фенотипически хорошие особи, то, как показал уже достаточно большой опыт, происходит очень быстрое нарастание жизнеспособности селектируемой популяции. Через несколько поколений она достигает уровня обычных форм. Эффект селекции

бывает еще бóльшим, если в качестве исходного материала берется гетерогенная популяция, происходящая в результате скрещивания нескольких линий различного происхождения. Тот факт, что в селектируемых таким методом линиях действительно образуются комплексы благоприятных генов, создающих основу ценной комбинационной способности, показывает генетический анализ этих линий на уровень гетерозиса у полученных от них гибридов F_1 . Так, гибриды тутового шелкопряда, одним из родителей которого была отселектированная на жизнеспособность линия с полулетаем, оказались, по многолетним данным Государственной комиссии по испытанию сортов и пород, выше на 100 %, чем гетерозис гибрида, чьи родители были генетически такими же, но не содержащими полулеталя. В шести лабораторных испытаниях превышение было еще больше — 15 % ($p = 0,001$)*. В четырех самостоятельных исследованиях на дрозофиле плодовитость (количество отложенных яиц) межлинейного гибрида, отцовская линия которого содержала полулеталя и селектировалась на жизнеспособность, оказалась на 20 % выше, чем у контрольного гибрида**. По такой же схеме С. А. Гостимский провел селекцию линии гороха с полулетаем хлорофилльной недостаточности. Выведенную им линию и три стандартных сорта он скрестил с одним и тем же четвертым сортом. Урожай гибрида от скрещивания с новой линией был на 40—50 % выше, чем урожай, который дали гибриды от трех промышленных сортов.

Генетическое объяснение гетерозиса здесь очевидно: в гибридах действие полулеталя погашается благодаря переходу его в гетерозиготное состояние и неуравновешенный более комплекс благоприятных генов, хотя и доставшийся гибриду в одной дозе, приводит к более мощному развитию признаков или, одним словом, к гетерозису.

Возвращаясь к селекции на гетерозис, хочется обратить особое внимание на то, что представленные здесь цифры — не абсолютные показатели гетерозиса, они демонстрируют, насколько более мощный гетерозис можно получить, если использовать новую схему селекции на комбинационную способность взамен традиционной гибридизации неотселектированных на гетерозис пород.

Полученные данные, на наш взгляд, достаточно убедительны, чтобы начать широкие испытания этой схемы на многих сельскохозяйственных растениях. Это направление селекции, несомненно, таит большие резервы для усовершенствования как ее технологии, так и эффективности. В пользу этой схемы следует отнести и то,

*В. А. Струнников. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение. — Вест. с.-х. науки, 1983, № 3, с. 34—40.

**В. А. Струнников, В. М. Маресин, Н. Л. Степамова. Селекция *Drosophila melanogaster* на комбинационную способность. — Цитология и генетика, 1986, т. 20, № 1, с. 3—10.

что выведенные линии с высокой комбинационной способностью аутбредны и, следовательно, более экономичны при размножении исходных для гибридизации форм. Также к этому можно добавить, что однажды выделенная и проверенная полулетальная мутация может быть использована многими селекционерами применительно к их исходному материалу.

Видимо, в растениеводстве наиболее подходящими полулеталями окажутся мутации хлорофилльной недостаточности, которые часто возникают спонтанно и легко индуцируются химическими мутагенами.

По нашему мнению, обретенная возможность селекции на гетерозис лишней раз убеждает в справедливости гипотезы становления комбинационной способности.

В заключение хочется сказать, что, несомненно, представленный в книге материал с учетом данных, изложенных в нашем предисловии, будет способствовать дальнейшему развитию теории и практики гетерозиса.

В. А. Струнников

При попытке глубоко проникнуть в суть проблем, обсуждаемых в этой книге, становится очевидно, что физиологические и биохимические основы гетерозиса на сегодняшний день все так же не выяснены, как и 30 лет назад. Несмотря на то что данные биометрико-генетических исследований указывают именно на дисперсию комплементарных генов (а не на сверхдоминирование) как главную причину этого явления, селекционеры-практики при получении гибридных сортов предлагают осторожный прагматический подход к существующим теориям доминирования и сверхдоминирования. Таким образом, мы сталкиваемся с поразительным несоответствием между ограниченными представлениями о причинах и механизме гетерозиса, с одной стороны, и широким использованием гибридной мощности в сельскохозяйственной практике — с другой. Подобное использование является следствием хозяйственной ценности получаемых гибридов, обладающих высокой продуктивностью и улучшенными качественными признаками со стабильными характеристиками, а также прибылями, получаемыми от реализации селекционных программ и усиления охраны авторских прав на сорта.

За последние три десятилетия со дня выхода в свет теперь уже ставшей классической монографии «Гетерозис» под редакцией Дж. У. Говэна (*Heterosis*, ed. J. W. Gowen. Iowa State College Press, Ames, Iowa, 1952) не публиковалось ни одного фундаментального труда, где был бы дан критический анализ явления гетерозиса у хозяйственно ценных растений. В настоящем сборнике предпринята попытка восполнить этот пробел, дать оценку современным представлениям о теоретических основах и области применения гетерозиса у сельскохозяйственных культур. Остается надеяться, что всесторонний анализ биометрических основ гетерозиса и возможного участия цитоплазмы клетки в проявлении гибридной мощности, обсуждение теорий, объясняющих гетерозис, а также области его применения в растениеводстве (включая современный обзор методов селекции и семеноводства гибридов F_1) позволят дать исчерпывающую и объективную оценку современным представлениям о гетерозисе.

В сборнике, подобном этому, расхождения в стиле и расстановке акцентов неизбежны. Выбор специалистов, участвующих в его написании, таит в себе немалый риск.

Не исключена возможность, что не удастся создать хорошо обоснованный и продуманный труд, относительно свободный от ошибок и упущений.

Тем не менее огромное экономическое значение до сих пор еще далеко не понятого явления гибридной мощности оправдывает, на наш взгляд, риск в оценке дискуссионных вопросов, стереотипов, а также разочарований и надежд, сложившихся вокруг гетерозиса.

Я выражаю благодарность всем, кто принимал участие в работе над этим томом, за настойчивость и терпение при сотрудничестве с редактором и издателем. Я также хочу поблагодарить издательство Springer за высокий уровень оформления данной книги.

Бет Даган, февраль, 1983 г.

Рафаэль Френкель

Глава 1

БИОМЕТРИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ГЕТЕРОЗИСА

Дж. Л. Джинкс *

1.1. Введение

В данной главе будут использоваться методы биометрической генетики [35, 36, 37] для определения и анализа гетерозиса в терминах действия и взаимодействия генов, установленных классической менделевской генетикой. Будут описаны количественные модели, экспериментальные схемы и статистический анализ, применимые ко всем типам действия и взаимодействия генов в любом числе локусов, при любом уровне сцепления и взаимодействия генотип — среда, а также роль каждого относительного вклада в общий эффект гетерозиса.

1.2. Простейшая модель

1.2.1. Компоненты средних

Мы начнем со скрещивания между двумя чистыми диплоидными линиями P_1 и P_2 , различающимися по k локусам (где k изменяется от 1 до ∞). Предположим, что аллели разных локусов независимы по действию, распределению и воздействию окружающей среды, т. е. все фенотипические различия могут быть сведены к аддитивному (d) и доминантному (h) действиям аллелей в k несцепленных локусах и к аддитивному действию среды (e). В каждом из k локусов P_1 и P_2 должны быть гомозиготны по альтернативным аллелям. Например, в локусе A одна линия должна быть гомозиготна по повышающему аллелю (AA), который вносит вклад $+d_a$ в средний фенотип, а другая гомозиготна по понижающему аллелю (aa), который будет вносить $-d_a$. В общем случае линия P_1 , которую мы будем условно считать линией с более высоким средним фенотипом ($\bar{P}_1 > \bar{P}_2$), будет гомозиготна по повышающему аллелю ($+d$) в $k - k'$ локусах, а по понижающему аллелю ($-d$) в остальных k' локусах. Ее средний фенотип, следовательно, будет

$$\bar{P}_1 = m + \sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i,$$

$$\text{где } m = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) \text{ и } \sum_{i=1}^k d_i > 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i.$$

* J. L. Jinks, Department of Genetics, University of Birmingham, Birmingham B15 2TT/U.K.

Среднее другой родительской линии P_2 , следовательно, должно быть

$$\bar{P}_2 = m - \sum_{i=1}^k d_i + 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i.$$

Если аллели одинакового действия распределены в двух линиях так, что все повышающие находятся в P_1 , а все понижающие — в P_2 , то k' будет равно нулю и средние фенотипы P_1 и P_2 будут проявлять полное действие аддитивных генетических различий по всем k локусам, которое равно $\sum_{i=1}^k d_i$; P_1 и P_2 будут абсолютно гомозиготны в отношении аллельных различий по k локусам.

Если же, с другой стороны, аллели одинакового действия полностью диспергированы, P_1 и P_2 будут иметь поровну повышающих и понижающих аллелей по k локусам, так что $\sum_{i=1}^k d_i = 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i$ и ни один из аддитивных генетических эффектов по k локусам не будет проявляться как разность между средними фенотипами P_1 и P_2 и оба будут равны m .

Вообще, большинство пар чистых линий будет занимать промежуточное положение с некоторой степенью ассоциации или диспергирования аллелей одинакового действия по k локусам, по которой они различаются. Эта степень может быть измерена по шкале от полной ассоциации, равной единице, до полной дисперсии, равной нулю, коэффициентом r_d , определяемым как

$$r_d = \frac{\sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i}{\sum_{i=1}^k d_i}.$$

Из этого следует, что

$$r_d \sum_{i=1}^k d_i = \sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i,$$

следовательно,

$$\bar{P}_1 = m + r_d \sum_{i=1}^k d_i;$$

$$\bar{P}_2 = m - r_d \sum_{i=1}^k d_i.$$

Для удобства $r_d \sum_{i=1}^k d_i$ обычно обозначается как $[d]$. F_1 , полученное от скрещивания P_1 и P_2 , будет гетерозиготным по всем k

локусам независимо от того, как распределены между ними аллели. Так как каждый локус будет вносить отклонение доминирования h , средний фенотип F_1 будет $\bar{F}_1 = m + \sum_{i=1}^k h_i$, что обычно записывается как $m + [h]$.

В каждом локусе либо повышающий, либо понижающий эффект может быть доминантным; в первом случае h будет положительным, а во втором — отрицательным. Полное действие доминантности по всем локусам, следовательно, будет проявляться в среднем фенотипа F_1 , только если все отклонения доминирования будут одного знака, т. е. однонаправленное доминирование. Если, с другой стороны, повышающий эффект является доминантным в некоторых локусах (h положительно), средний фенотип F_1 будет проявлять только разнонаправленное действие отклонений доминирования. Там же, где нет разнонаправленного доминирования либо потому, что суммы положительных и отрицательных h равны, либо потому, что нет доминирования в некоторых из k локусов, среднее F_1 не будет отклоняться от среднеродительского значения и будет, следовательно, $\frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2) = m$.

В той простой ситуации, которую мы рассматриваем, средние всех поколений, происходящих от P_1 , P_2 и F_1 , могут быть определены в терминах m , $[d]$ и $[h]$. Например:

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} [h];$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{2} [d] + \frac{1}{2} [h] \text{ (беккросс } F_1 \times P_1);$$

$$\bar{B}_2 = m - \frac{1}{2} [d] + \frac{1}{2} [h] \text{ (беккросс } F_1 \times P_2);$$

$$\bar{F}_n = m + \left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} [h] \text{ (} n\text{-е поколение самоопыляющихся серий)}.$$

Таким образом, мы можем использовать точно соответствующие оценки m , $[d]$ и $[h]$, полученные из $\bar{P}_1$, $\bar{P}_2$ и F_1 :

$$m = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2);$$

$$[d] = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2);$$

$$[h] = \bar{F}_1 - \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2),$$

чтобы предсказать ожидаемые средние всех поколений, последовательно получаемые от них. Точно так же мы можем комбинировать средние P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 , B_2 и любых других поколений, чтобы получить взвешенные оценки наименьших квадратов этих составляющих и затем проверить совпадение этих оценок с наб-

людяемыми средними, используя в качестве критерия χ^2 [35]. Если модель верна и χ^2 -незначителен, мы можем заключить, что более сложные эффекты (см. раздел 1.4) не оказывают существенного влияния.

1.2.2. Компоненты гетерозиса

Гетерозис, определяемый как превосходство F_1 над его лучшим родителем, будет иметь место, когда $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$, если P_1 является лучшим родителем по рассматриваемому признаку, или $\bar{F}_1 < \bar{P}_2$, если P_2 является лучшим родителем. Ясно, что P_1 будет лучшим родителем в том случае, когда превосходство выражается большей величиной среднего фенотипа, например большим урожаем, тогда как P_2 будет лучшим родителем в том случае, где это выражается меньшей величиной среднего фенотипа, например меньшим числом дней созревания. Гетерозис первого рода, который мы будем называть положительным, будет иметь место, если $\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = [h] - [d] = a$ — положительная величина, т. е. когда $[h]$ является положительным и большим, чем $[d]$.

Гетерозис второго рода, отрицательный, будет иметь место, если $\bar{F}_1 - \bar{P}_2 = [h] + [d] = a$ — отрицательная величина, т. е. когда $[h]$ является отрицательным и его абсолютная величина больше, чем $[d]$.

Общее условие для гетерозиса, следовательно, состоит в том, что абсолютная величина $[h]$ больше, чем $[d]$:

$$|[h]| > [d], \text{ или } \left| \sum_{i=1}^k h_i \right| > r_d \sum_{i=1}^k d_i.$$

Существенным требованием является разнонаправленное доминирование $[h] \neq 0$, а для максимального гетерозиса — однонаправленное доминирование. Дополнительным условием является затем либо сверхдоминирование, т. е.

$$\left| \sum_{i=1}^k h_i \right| > \sum_{i=1}^k d_i,$$

либо варианса $r_d < 1$ полностью

$$\left| \sum_{i=1}^k h_i \right| = \sum_{i=1}^k d_i$$

или не полностью

$$\left| \sum_{i=1}^k h_i \right| < \sum_{i=1}^k d_i$$

доминантных аллелей.

Для проявления гетерозиса F_1 должно превосходить обе чистые линии, которые являются его родителями. Во всяком случае, будет ли оно превосходить также все чистые линии в отношении

аллельных различий по k локусам, что потенциально выводимо из этого, зависит от причины гетерозиса. Если это сверхдоминирование $|\Sigma h_i| > \Sigma d_i$, то вариационный размах чистых линий $m + \Sigma d_i$ и $m - \Sigma d_i$ не отклоняется от средней m более, чем для $\bar{F} = m + \Sigma h_i$. Если это варианса ($r_d < 1$), одно из крайних значений размаха варьирования чистых линий будет отклоняться от средней m на ту же величину, что и у F_i , если $|\Sigma h_i| = \Sigma d_i$, или больше, чем у $\bar{F}_1$, если $|\Sigma h_i| < \Sigma d_i$.

1.2.3. Анализ причины гетерозиса

Чтобы провести различие между двумя причинами гетерозиса и, следовательно, оценить вероятность получения чистых линий, столь же хороших или лучших, чем F_1 , нам необходимо знать относительные величины Σd_i и Σh_i . Из средних поколений эту информацию можно получить только в исключительных обстоятельствах, если известно, что P_1 и P_2 имеют все аллели одинакового действия в ассоциации ($r_d = 1$), так что $[d] = r_d \Sigma d_i = \Sigma d_i$ (раздел 1.4.4). Как правило, единственным источником является отношение доминирования $\sqrt{\frac{H}{D}}$, которое требует оценок генетической

аддитивности $D = \Sigma d_i^2$ и доминантности $H = \Sigma h_i^2$ компонент изменчивости. Если это отношение больше единицы, то в среднем мы имеем сверхдоминирование; если равно единице, то в среднем — полное доминирование; если меньше единицы, то в среднем — неполное доминирование, если равно нулю, то доминирование не проявляется. Это, однако, взвешенная оценка отношения доминирования, причем взвешивание благоприятствует локусам со вкладом в D и H выше среднего. Таким образом, оно равно $\Sigma h_i / \Sigma d_i$, только если отношение $\frac{h_i}{d_i} = f$ является константой по всем k локусам (раздел 1.10).

В том простом случае, который мы рассматриваем, есть только три компоненты изменчивости: D , H и E — аддитивная компонента окружающей среды; существует много способов, которыми они могут быть оценены из ранних поколений скрещивания [35, 37]. Наиболее удобным является использование внутрисемейных вариантов $(V)P_1, P_2, F_1, F_2$ и первых беккроссов B_1 и B_2 следующим образом:

$$\hat{E} = V_{P_1} = V_{P_2} = V_{P_1};$$

$$\hat{D} = 4V_{P_2} - 2V_{B_1} - 2V_{B_2};$$

$$\hat{H} = 4V_{B_1} + 4V_{B_2} - 4V_{F_2} - 4E.$$

Эти оценки D и H , однако, сильно отрицательно коррелированы, и, следовательно, отношение доминирования имеет большую выборочную вариансу. Следовательно, должны браться бо́льшие

выборки F_2 , B_1 и B_2 , чтобы получить надежную оценку. Наиболее эффективной является схема тройного скрещивания F_2 , которая дает некоррелированные оценки D и H , однако она очень трудоемка [22, 32, 33, 41]. Это анализирующее скрещивание, которое является расширением схемы 3 селекционной программы Северная Каролина [5]; состоит оно в том, что каждая особь в случайной выборке $n \approx 20 F_2$ особей скрещивается с P_1 и P_2 , как в схеме 3 Северная Каролина, а затем — с F_1 и дает n серий L_{1i} , L_{2i} и L_{3i} семей соответственно. Для каждой из n серий семей L_{1i} , L_{2i} и L_{3i} может быть сделано следующее ортогональное сравнение между семьями:

Сравнение	L_{1i}	L_{2i}	L_{3i}	для i от 1 до n
C_1	+1	+1	+1	
C_2	+1	-1		
C_3	+1	+1	-2	

Варианса C_1 по n сериям для $n-1$ степеней свободы обеспечивает оценку D , а соответствующая варианса C_2 дает оценку H . Третье сравнение C_3 дает оценку источников изменчивости неаллельного взаимодействия (раздел 1.4.5).

Такие же экспериментальные схемы также дадут взвешенные оценки наименьших квадратов компонент средних m , $[d]$ и $[h]$ и позволят оценить адекватность простой модели. Если эта модель адекватна, то мы можем, следовательно, определить причину гетерозиса на самых ранних стадиях селекционной программы. Более того, мы можем подтвердить причину гетерозиса, используя компоненты средних и вариансы, чтобы предсказать последствия инбридинга от гетерозисного F_1 . Так, в n -м поколении F_n инбридинга ожидаемая средняя и наследуемая варианса будут:

$$\text{средняя} - (\bar{F}_n) = m + \beta_n [h];$$

$$\text{варианса} - (V_{F_n}) = (1 - \beta_n) D + \beta_n (1 - \beta_n) H,$$

где β_n — частота ожидаемых гетерозигот от используемой инбредной системы, например для инбридинга при самоопылении $\beta_n = \left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}$.

Следовательно, при инбридинге средняя стремится к среднеродительской величине m со скоростью, которая является линейной функцией частоты гетерозигот β . В то же время аддитивная генетическая изменчивость увеличивается со скоростью, которая является линейной функцией частоты гомозигот $(1-\beta)$, а варианса доминирования убывает как квадратичная функция $\beta-\beta^2$. Конечным результатом продолжительного инбридинга (n велико, $\beta_n \rightarrow 0$) будет популяция чистых гомозиготных линий (F_∞) со средней m и наследуемой вариансой D . Ожидаемая асимметрия распределения кривой средних равна нулю, и ее кривизна не изменится, если число k локусов очень мало или аддитивные эффекты

различных локусов существенно различаются [27]. Средние чистых линий поколения F_∞ , следовательно, имеют ожидаемое нормальное распределение средней m , дисперсии D и стандартной ошибки $\sqrt{D}$. Таким образом, мы можем использовать интеграл нормальной вероятности, приведенный в большинстве статистических таблиц (например, [7], табл. II₁), для определения вероятности получения чистых линий от F_1 , которые его превосходят. Так, вероятность получения чистых линий, имеющих отклонение от m такое же или больше, чем у F_1 , есть интеграл нормальной вероятности, соответствующий величине

$$\frac{\bar{F} - m}{\sqrt{D}} = \frac{[h]}{\sqrt{D}}.$$

Пока эта вероятность мала, причиной гетерозиса может быть вариант полностью или не полностью доминантных генов. Преимущество такого подхода состоит в легкости и надежности, с которыми все три компонента — m , $[h]$ и D — могут быть оценены, а также, как мы покажем далее (раздел 1.8.2), в его осмысленности при наличии сложных эффектов, таких, как сцепление и неаллельные взаимодействия.

Если надежную оценку отношения доминирования можно получить, то она может быть использована для установления пределов вариационного размаха ожидаемых средних среди чистых линий, полученных от F_1 . Чтобы сделать это, мы должны допустить, что отношение доминирования $\frac{h_i}{D_i} = f$ есть величина, постоянная для всех k локусов, так что $\pm \sqrt{\frac{H}{D}} = \frac{\Sigma h_i}{\Sigma d_i}$, и тогда размах варьирования чистых линий, равный $\pm \Sigma d_i$ от средней m , будет

$$\pm [h] \sqrt{\frac{D}{H}} = \pm (\bar{F}_1 - m) \sqrt{\frac{D}{H}}$$

[23].

Там, где простая модель адекватна, мы располагаем множеством методов для анализа причины гетерозиса и предсказания его последствий, которые зависят от легкости получения оценок наследуемых компонент средних и дисперсий. На практике, разумеется, эта простая модель может оказаться неадекватной по целому ряду причин, таких, как сцепление и неаллельное взаимодействие. Теперь мы рассмотрим модификации, которые к этому приводят.

1.3. Сцепление и неравновесие по сцеплению

В скрещивании между парой чистых линий неравновесие по сцеплению в расщепляющихся поколениях может возникать только от сцепления в родительских линиях. С другой стороны,

сцепление само по себе не приводит к неравновесию по сцеплению, как это должно было бы быть при суммировании избытка сцепления в одной фазе. Для аддитивной генетической компоненты это приводит либо к избытку притяжения, либо отталкивания сцепленных генов, а для компоненты доминирования, как будет показано ниже, это приводит либо к избытку усиления, либо ослабления комбинаций отклонений доминирования в сцепленных локусах [35]. При отсутствии неаллельных взаимодействий неравновесие по сцеплению не оказывает влияния на особенности проявления гетерозиса или на его компоненты (раздел 1.4.7). Оно может, однако, снижать или увеличивать обе варианты компонент D и H , используемых для интерпретации причины гетерозиса, до величины, которая зависит от способа получения оценок этих компонент. Если мы оцениваем их простейшим способом по вариансам семей P_1, P_2, F_1, F_2, B_1 и B_2 , используя уравнения из раздела 1.4.2, то эти оценки будут:

$$D^* = D \pm \frac{C}{R} \sum 2(1 - 2p_{ij}) d_i d_j - \sum 4p_{ij} (1 - 2p_{ij}) h_i h_j;$$

$$H^* = H + \sum 2(1 - 4p_{ij}^2) h_i h_j.$$

Не вдаваясь в детальный анализ на этой ранней стадии (определения см. ниже), становится очевидным, что при наличии сцепления ($p_{ij} < 0,5$) отношение $\sqrt{\frac{H^*}{D^*}}$ может существенно сме-

стить оценку отношения доминирования $\sqrt{\frac{H}{D}}$.

В принципе выявление сцепления и идентификация его преобладающей фазы — притяжения или отталкивания, усиления или ослабления — проводится непосредственно; эти методы применяются в течение многих лет [34]. Для этого необходимо только определить, увеличиваются или уменьшаются по величине оценки D и H с рангом вариансов, из которых они выводятся, где ранг r вариансов есть число последовательных циклов рекомбинации, которые могут влиять на его величину. Например, если мы имеем серии самоопыления F_2, F_3, F_4 и т. д., то ожидаемые значения D и H в их рангах 1, 2 и 3 вариансов будут:

$$\text{ранг 1: } D_1 = D \pm \frac{C}{R} \sum 2(1 - 2p_{ij}) d_i d_j;$$

$$H_1 = H + \sum 2(1 - 2p_{ij})^2 h_i h_j;$$

$$\text{ранг 2: } D_2 = D \pm \frac{C}{R} \sum 2(1 - 2p_{ij})^2 d_i d_j;$$

$$H_2 = H + \sum 2(1 - 2p_{ij})^2 (1 - 2p_{ij} + 2p_{ij}^2) h_i h_j;$$

$$\text{ранг 3: } D_3 = D \pm \frac{C}{R} \sum 2(1 - 2p_{ij})^3 d_i d_j;$$

$$H_3 = H + \sum 2(1 - 2p_{ij})^2 (1 - 2p_{ij} + 2p_{ij}^2) h_i h_j,$$

где $D = \sum d_i^2$, $H = \sum h_i^2$ и p_{ij} есть частота рекомбинации между i -й и j -й парами локусов с аддитивными генетическими эффектами

d_i и d_j и эффектами доминирования h_i и h_j . Величина сцепления прибавляется к D для каждой сцепленной пары в фазе притяжения (C) и вычитается из D для каждой сцепленной пары в фазе отталкивания (R). И наоборот, величина сцепления прибавляется к H для каждой пары сцепленных локусов, отклонения доминирования которых направлены одинаково, что соответствует усилению (оба h_i и h_j либо положительные, либо отрицательны), и вычитается из H , когда пары отклонений доминирования разнонаправлены, что соответствует ослаблению (если h_i положителен, то h_j отрицателен, и наоборот).

Величина смещения сцепления в D и H уменьшается с числом циклов рекомбинации, что проявляется в увеличении ранга. Из этого следует, что, если имеется неравновесие по сцеплению из-за избытка фазы притяжения, то их относительные величины будут: $D_1 > D_2 > D_3 > D$; если, однако, оно обусловлено избытком отталкивания, эти относительные величины будут: $D_1 < D_2 < D_3 < D$. Независимо от фазы сцепления, если имеется направленное (усиливающее) доминирование, то $H_1 > H_2 > H_3 > H$; если же имеется разнонаправленное (ослабляющее) доминирование, то $H_1 < H_2 < H_3 < H$.

При наличии сцепления отношение доминирования $\sqrt{\frac{H}{D}}$ будет смещено и, следовательно, не сможет больше служить диагнозом причины гетерозиса. В частности, когда гетерозис обусловлен направленно рассеянными доминантными генами с полным или неполным доминированием ($\sqrt{\frac{H}{D}} \leq 1$), то сцепления, вероятно, находятся главным образом в фазе отталкивания, а отклонения доминирования имеют одинаковый знак. Следовательно, оценки D , полученные обычным путем, будут занижены, а оценки H завышены, что приведет к увеличению истинной величины отношения доминирования. В самом деле, как мы видели ранее, если D оценивается из семей P_1, P_2, F_1, F_2, B_1 и B_2 , то затем оно занижается на величину $\sum 4p_{ij}(1-2p_{ij})h_i h_j$. Оценки отношения доминирования в этом случае будут указывать на сверхдоминирование ($\sqrt{\frac{H}{D}} > 1$), тогда как на самом деле имеется полное или неполное доминирование. Однако теоретически мы можем определить, является ли отношение доминирования завышенным или заниженным, по смещению сцепления, сравнивая оценки D_1, D_2, D_3 и т. д. и H_1, H_2, H_3 и т. д. Но на практике редко удастся получить эти оценки с достаточной точностью, чтобы выявить сцепление и установить его преобладающую фазу.

Причиной частых неудач простого подхода является структура обычно получаемых данных. Так, n -е поколение некоторых стандартных систем скрещивания дает варианты только ранга r от 1 до $n-1$. В сериях самоопыления F_2 дает одну вариансу ран-

га 1, F_3 — две вариансы: средних семьи F_3 ранга 1 и среднюю семью F_3 ранга 2. Чтобы подогнать модель D_1 , H_1 к вариансам ранга 1, а модель D_2 , H_2 — к вариансам ранга 2, необходимы как минимум две вариансы каждого ранга, а чтобы проверить адекватность модели, их потребуется еще больше. Более того, поскольку каждая система скрещивания, самоопыление, возвратные скрещивания, скрещивания сибсов, случайные скрещивания и т. д. имеют характеристическое смещение сцепления, то все вариансы, используемые для оценки D и H различных рангов, должны быть получены от одних и тех же серий скрещивания. Минимальный эксперимент с использованием серий самоопыления в соответствии с этим должен состоять из P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 и F_4 , получаемых одновременно, с добавлением F_5 , если необходим тест для проверки адекватности модели. Хотя эта схема дает приемлемые оценки D_1 и D_2 , коэффициенты компонент доминирования все же остаются малыми, для того чтобы дать удовлетворительные оценки H_1 и H_2 . Это тем более справедливо для более усложненных схем [39].

Более простой, но косвенный подход был использован Мазером [34]. Он является вполне удовлетворительным, когда отсутствуют все те причины, кроме сцепления, приводящие к несостоятельности модели D , H и E , такие, как неаллельные взаимодействия и взаимодействия генотип — среда. Этот подход требует только три ранга 1 и, по крайней мере, одну вариансу ранга 2 в дополнение к вариансам P_1 , P_2 и F_1 для получения прямых оценок изменчивости компонент среды (E_w и, если необходимо, E_b). Эта модель D , H , E_w и E_b приспособлена ко всем вариансам, но, разумеется, теряет смысл, когда есть сцепление, поскольку существует несоответствие D и H вариансам разных рангов. Значит, модель D_1 , H_1 , E_w и E_b подходит только для вариантов ранга 1. При наличии сцепления применение этой модели, как и в предыдущих случаях, вероятно, приведет к неудаче. Теперь ожидаемые величины статистик ранга 2 могут быть предсказаны при использовании оценок D_1 , H_1 , E_w и E_b . Если предсказанные величины больше, чем наблюдаемые, D_1 , вероятно, больше, чем D_2 , и преобладающей фазой сцепления является притяжение. Если же они меньше, чем наблюдаемые, D_1 , вероятно, меньше D_2 и преобладающей фазой сцепления является отталкивание. Мы можем без описания игнорировать вклад доминирования в вариансы, и, следовательно, H_1 будет больше или меньше, чем H_2 , поскольку их вклад невелик по сравнению со вкладом D_1 и D_2 . Ограничение этого подхода появляется тогда, когда возникают другие потенциальные причины несостоятельности модели D , H , E_w и E_b .

Альтернативный подход, основанный на том же принципе, но лишенный этого ограничения, был использован Перкинсом и Джинксом [39]. Они показали, что во всех случаях, за исключением сцепления, вариансы поколений скрещивания F_2 , $F_2 \times F_1$ (L_3) и $F_2 \times F_2$ (F_{2bitp}) одинаковы, поскольку у них одинаковые гены и частоты генотипа. Но поскольку у них разное число циклов

рекомбинации, то их варианты будут различаться при наличии сцепления. Например, аддитивная генетическая компонента этих вариантов, равная $\frac{1}{2} D$ в отсутствие сцепления или при нарушении равновесия сцепления, становится:

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} [D \pm {}^c_R \sum 2(1-2p_{ij}) d_i d_j] \text{ для } F_2; \\ & \frac{1}{2} \left[D \pm {}^c_R \sum \frac{3}{2} (1-2p_{ij}) d_i d_j + \frac{1}{2} (1-2p_{ij})^2 d_i d_j \right] \text{ для } F_2 \times \\ & \times F_1 (L_3); \\ & \frac{1}{2} [D \pm {}^c_R \sum (1-2p_{ij}) d_i d_j + (1-2p_{ij})^2 d_i d_j] \text{ для } F_2 \times F_2 (F_{2bip}). \end{aligned}$$

Поскольку смещение сцепления всех компонент наследуемой изменчивости уменьшается от F_2 к $F_2 \times F_2$ ($F_2 \times F_1$ имеет промежуточное значение), сцепление можно выявить по тесту гомогенности трех вариантов или некоторой пары из них. Более того, из относительных величин этих вариантов может быть выведена фаза сцепления. Например, если имеется явное сверхдоминирование, обусловленное отталкиванием сцепленных генов направленно доминантных аллелей, то их относительные величины будут $V_{F_2} < V_{L_3} < V_{F_2bip}$.

Эффект сцепления на явном уровне доминирования в гетерозисных скрещиваниях может быть легко продемонстрирован при использовании экспериментальных схем, дающих в равной мере надежные и относительно независимые оценки изменчивости компоненты доминирования и аддитивной компоненты. Один из самых ранних примеров такого рода рассмотрен Гарднером [8]. В этом примере отношение доминирования в F_2 гетерозисного скрещивания было определено при использовании схемы 3 Северная Каролина (раздел 1.2.3). Определение было затем повторено на популяции, полученной от F_2 , после установленного числа поколений случайного скрещивания, которое, разумеется, приводит к более быстрому уменьшению неравновесия по сцеплению, чем любая другая система скрещивания. Таким образом, изначально неравновесие по сцеплению в сериях самоопыления имеет ранг 1 для D и $+\sum 2(1-2p_{ij}) h_i h_j$ для H [18], однако после нескольких поколений случайного скрещивания он становится равным нулю. Если неравновесие по сцеплению смещает отношение доминирования, то это отношение должно меняться с изменением числа поколений случайного скрещивания. Вначале скорость изменения будет большой, затем она постепенно уменьшается до тех пор, пока отношение доминирования не установится на своем истинном значении. Таким образом, если отношение доминирования больше единицы в F_2 и сохраняет это значение во многих поколениях случайного скрещивания, то имеет место сверхдоминирование, которое является причиной гетерозиса. Если, с другой сторо-

ны, отношение доминирования не сохраняется на этом уровне, а уменьшается до единицы или даже меньше, то изначальное сверхдоминирование обусловлено отталкиванием сцепленных генов направленно доминантных аллелей и рассеянием полностью или не полностью доминантных аллелей, что является причиной гетерозиса.

Такой подход является определяющим, но требует много времени. Он также трудоемок, если для культуры трудно обеспечить случайное скрещивание. Для самоопыляющихся культур и тех, которые требуют искусственного опыления, Джинксом [18] был описан компромиссный подход. Отношение доминирования определяется в F_2 скрещивания с использованием модификации тройного анализирующего скрещивания схемы 3 Северная Каролина (раздел 1.2.3), а затем — в инбредной популяции, полученной при последующих поколениях самоопыления. Как уже отмечалось, при этом неравновесие по сцеплению уменьшается, но при самоопылении не достигает нуля. Вместо этого оно быстро достигает равновесия, в котором

$$D_{F_{\infty}} = D \pm \sum_R \frac{2(1-2p_{ij})}{(1+2p_{ij})} d_i d_j$$

и

$$H_{F_{\infty}} = H + \sum \frac{2(1-2p_{ij})}{(1+2p_{ij})} h_i h_j.$$

Если сверхдоминирование в F_2 — результат отталкивания сцепленных генов направленно доминантных аллелей, то отношение доминирования будет падать с возрастанием инбредности; если же имеет место истинное сверхдоминирование, то этого не произойдет. Однако отношение доминирования в таком случае так и не достигнет своей истинной величины.

Проблемы, возникающие при использовании отношения доминирования и, следовательно, при использовании обратного отношения доминирования (раздел 1.2.3), когда имеется сцепление, частично могут быть преодолены альтернативным подходом, предсказывающим фенотипическое распределение средних семьи поколения F_{∞} (раздел 1.2.3). При сцеплении ожидаемое распределение должно иметь среднюю m , величину генетической изменчивости $D_{F_{\infty}}$ и асимметрию, равную нулю. Однако кривая распределения может сместиться по причинам, указанным ранее [27].

Поскольку средние величины поколения не изменяются при сцеплениях, которые не включают в себя эпистатических генов, ожидаемое среднее m может быть оценено из ранних поколений обычным путем (раздел 1.2.1). Однако величина $D_{F_{\infty}}$ или близкое приближение к ней могут быть оценены только из более поздних поколений инбридинга. Наилучшей из обычно достижимых оценок D из ранних поколений скрещивания является оценка из F_2 тройного анализирующего скрещивания, которая имеет смещение сцепления ранга 1 D самоопыляющихся серий.

В критическом случае, когда отношение доминирования указывает на сверхдоминирование, а реальная причина состоит в отталкивании сцеплений, D_1 будет занижать $D_{F\infty}$. Это занижение, однако, относительно мало и несущественно для тесного (p_{ij} близко к 0) и слабого (p_{ij} близко к 0,5) сцеплений. Таким образом, D_1 является приемлемым, хотя и ограниченным способом предсказания свойств чистых линий, получаемых от скрещивания. Следовательно, если оценки m и D_1 указывают на то, что чистые линии, превосходящие F_1 , легко получить, это является надежным показателем, что причиной гетерозиса является рассеяние, даже если отношение доминирования указывает на сверхдоминирование. С другой стороны, если эти оценки показывают, что такие линии трудно или даже невозможно получить, то отсюда не следует, что сверхдоминирование — наиболее вероятное объяснение, так как за это может быть также ответственно и сцепление.

1.4. Неаллельное взаимодействие

Несомненно, что гетерозис проявляется в отсутствие неаллельного взаимодействия и тогда, когда его причина может быть исследована способами, описанными в разделах 1.2 и 1.3. Тем не менее в результате многолетних исследований было установлено [15, 16, 20], что наличие и величина гетерозиса положительно связаны с наличием и величиной неаллельного взаимодействия.

1.4.1. Выявление и определение неаллельного взаимодействия

Очевидность наличия неаллельных взаимодействий и, следовательно, необходимость включения их в спецификацию и анализ гетерозиса происходят обычно из неспособности модели m , $[d]$ и $[h]$ объяснить различия в средних для ранних поколений. Эта неспособность может быть выявлена многими способами. Первый из них состоит в использовании так называемых тестов масштабности [34], зависящих от простых отношений, существующих между средними семьи ранних поколений скрещивания, при условии, что эта модель является удовлетворительной. Например:

$$4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 = 0;$$

$$2\bar{B}_1 - \bar{F}_1 - \bar{P}_1 = 0;$$

$$2\bar{B}_2 - \bar{F}_1 - \bar{P}_2 = 0$$

(дополнительные примеры см. [35]). Наличие неаллельного взаимодействия вытекает из неудачной попытки подвергнуть такие зависимости статистической обработке. Когда данные допускают провести тесты масштабности по двум или более таким зависимостям, то объединенный тест масштабности [3] сводит их

в единый тест достоверности модели m , $[d]$ и $[h]$ (раздел 1.2.1). Выявление неаллельного взаимодействия только неудачей более простой модели не является решающим, до тех пор пока не устранены другие потенциальные причины ее неудачи, такие, как материнские эффекты, сцепление с полом и полисомная наследственность. Это не представляет затруднений. Легко можно выявить, проявляет ли вид полисомную или дисомную наследственность. Материнские эффекты и сцепление с полом могут быть установлены из реципрокных скрещиваний ранних поколений ([35], раздел 1.5).

Наличие неаллельных взаимодействий и одновременно оценка их действий могут быть выявлены подгонкой моделей, которые включают их вклады в средние, варианты и т. д. поколений получаемых от скрещивания. Чтобы определить все возможные взаимодействия между двумя аллелями в каждом из двух локусов, необходимы три компоненты. Взаимодействия могут быть трех типов: когда существует гомозиготность по обоим локусам (i); гомозиготность по одному локусу, гетерозиготность по другому (j); гетерозиготность по обоим локусам (l). Таким образом, i есть взаимодействие между аддитивными эффектами в обоих локусах, j — взаимодействие между аддитивным эффектом в одном локусе и эффектом доминирования в другом, а l — взаимодействие между эффектами доминирования в двух локусах. Выбирая соответствующие относительные величины и знаки двух d и h и для i , j и l , необходимых для описания действия гена и взаимодействия в паре локусов, можно получить эквивалентное описание классического неаллельного взаимодействия между парой локусов. Например, если A , a есть пара аллелей в одном локусе, а B и b — пара в другом локусе, то соотношение $d_a = d_b = h_a = h_b = i_{ab} = j_{ab} = l_{ab}$ дает классические комплементарные гены с доминантными аллелями A и B , а соотношение $d_a = d_b = -h_a = -h_b = -i_{ab} = j_{ab} = j_{ba} = -l_{ab}$ дает то же самое для доминантных аллелей a и b . Другой крайний случай, $d_a = d_b = h_a = h_b = -i_{ab} = -j_{ab} = j_{ba} = -l_{ab}$, дает классические дубликатные гены с доминантными аллелями A и B , а соотношение $d_a = d_b = -h_a = -h_b = i_{ab} = -j_{ab} = -j_{ba} = -l_{ab}$ дает то же самое с доминантными аллелями a и b . В этих, как и в других типах неаллельных взаимодействий, относительные знаки h , i и l являются диагностическими.

Для описания вклада всех возможных взаимодействий между некоторым числом пар локусов в среднюю фенотипических распределений необходимы три компоненты взаимодействий:

$$[i] = r_i \sum \frac{1}{2} k(k-1) i;$$

$$[j] = r_j \sum \frac{k(k-1)}{2} j;$$

$$[l] = \frac{1}{2} k(k-1) \sum l.$$

В этих компонентах i_{ab} , j_{ab} , j_{ba} и l_{ab} , соответствующие каждой паре локусов, суммируются по всем парам локусов для тех k локусов, по которым родительские линии скрещивания могут различаться. Для $i_{ab} \equiv i_{ba}$ и $l_{ab} \equiv l_{ba}$ это будет $\frac{1}{2} k(k-1)$, а для $j_{ab} \neq j_{ba}$ это будет $k(k-1)$.

Коэффициенты r_i и r_j описывают действие распределения повышающих и понижающих аллелей среди пар локусов в родительских линиях и, следовательно, аналогичны r_d (раздел 1.2.1). Если все пары находятся в состоянии ассоциации, например P_1 есть $AABB$, а P_2 — $aabb$ для всех взаимодействующих пар, то $r_i = 1$ и $r_j = 1$, а если все пары находятся в состоянии рассеяния, например P_1 есть $AAbb$, а P_2 — $aaBB$ для всех взаимодействующих пар, то $r_i = -1$ и $r_j = 0$. Следовательно, могут быть случаи, довольно распространенные в гетерозисных скрещиваниях, в которых знак $[i]$ не совпадает со знаком $\sum i$; в сочетании с $[h] = \sum h$ и $[l] = \sum l$ это может быть использовано для выявления преобладающего вида взаимодействия по всем взаимодействующим локусам. Таким способом могут быть определены только два типа взаимодействия: если $[h]$ и $[l]$ имеют одинаковый знак, в этом случае преобладающим типом взаимодействия является комплементарность, если же $[h]$ и $[l]$ имеют противоположные знаки, то это — дупликация.

В средних всех поколений от скрещивания двух чистых линий $[i]$ входит в величину ожидания с коэффициентом, равным квадрату коэффициента $[d]$ в том же ожидании, $[j]$ входит с коэффициентом, равным произведению коэффициентов и знаков $[d]$ и $[h]$, а $[l]$ входит с коэффициентом, равным квадрату коэффициента $[h]$. Все средние поколения, следовательно, дают общее ожидание

$$\bar{G} = x[d] + y[h] + x^2[i] + xy[j] = y^2[l].$$

В этом ожидании x есть частота аллелей в поколении, происходящем от P_1 , минус частота аллелей поколения от P_2 , а y есть частота гетерозигот. Ожидания для средних P_1 , P_2 и F_1 , следовательно, будут:

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [i];$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i];$$

$$\bar{F}_1 = m + [h] + [l],$$

и положительный гетерозис проявится при $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$ так, что $[h] + [l] - [d] - [i]$ является положительным, а отрицательный гетерозис, при $\bar{F}_1 < \bar{P}_2$ так, что $[h] + [l] + [d] - [i]$ является отрицательным. Неаллельное взаимодействие может многими способами сильно

менять величину гетерозиса, проявляющегося при сверхдоминировании или рассеянии ($|[h]| > [d]$). Однако, как правило, самые высокие значения гетерозиса возникают только тогда, когда Σh , Σl и Σi имеют одинаковый знак, $r_d = 0$, а $r_i = -1$, т. е. при полном рассеянии комплементарных взаимодействующих генов. В этих случаях $[h]$ и $[l]$ будут одного знака, $[i]$ будет иметь противоположный знак, а $[d]$ будет равно нулю. Ожидаемый гетерозис тогда будет равен $\Sigma h + \Sigma l + \Sigma i$, где все эти три величины имеют одинаковый знак, который может быть положительным или отрицательным в зависимости от направления доминирования. Однако гетерозис, хотя и в малой степени, может проявляться в большом числе случаев, например при неполном рассеянии ($0 < r_d < 1$; $-1 < r_i < 1$) и при наличии дубликатных взаимодействий, когда Σh имеет знак, противоположный Σl и Σi , конечно, при условии, что $[h] + [l]$ больше, чем $[d] + [i]$, если этот знак положительный, и больше, чем $-[d] + [i]$, если он отрицательный.

1.4.2. Определение неаллельных взаимодействий

Поскольку модель неаллельного взаимодействия имеет шесть компонент: m , $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$ и $[l]$, для определения и оценки их вкладов в гетерозис необходимо, по крайней мере, три типа семей в дополнение к родителям и их гетерозисному F_1 . Простейшими для этого являются F_2 и первые беккроссы B_1 и B_2 , ожидание которых в этой модели имеет вид:

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [l];$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{2} [d] + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [i] + \frac{1}{4} [j] + \frac{1}{4} [l];$$

$$\bar{B}_2 = m - \frac{1}{2} [d] + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [i] - \frac{1}{4} [j] + \frac{1}{4} [l].$$

Точные соответствующие оценки этих шести компонент и их стандартных ошибок можно получить из средних и дисперсий P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 и B_2 , используя формулы Джинкса и Джонса [20]:

$$m = \frac{1}{2} \bar{P}_1 + \frac{1}{2} \bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2;$$

$$[d] = \frac{1}{2} \bar{P}_1 - \frac{1}{2} \bar{P}_2;$$

$$[h] = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - \frac{3}{2} \bar{P}_1 - \frac{3}{2} \bar{P}_2;$$

$$[i] = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2;$$

$$[j] = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - 2\bar{B}_2 + \bar{P}_2;$$

$$[l] = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2;$$

$$V_m = \frac{1}{4} V_{\bar{P}_1} + \frac{1}{4} V_{\bar{P}_2} + 16V_{\bar{F}_2} + 4V_{\bar{B}_1} + 4V_{\bar{B}_2};$$

$$V_{[d]} = \frac{1}{4} V_{\bar{P}_1} + \frac{1}{4} V_{\bar{P}_2};$$

$$V_{[h]} = 36V_{\bar{B}_1} + 36V_{\bar{B}_2} + 64V_{\bar{F}_2} + V_{\bar{F}_1} + \frac{9}{4} V_{\bar{P}_1} + \frac{9}{4} V_{\bar{P}_2};$$

$$V_{[i]} = 4V_{\bar{B}_1} + 4V_{\bar{B}_2} + 16V_{\bar{F}_2};$$

$$V_{[j]} = 4V_{\bar{B}_1} + V_{\bar{P}_1} + 4V_{\bar{B}_2} + V_{\bar{P}_2};$$

$$V_{[I]} = V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{P}_2} + 4V_{\bar{F}_1} + 16V_{\bar{F}_2} + 16V_{\bar{B}_1} + 16V_{\bar{B}_2},$$

а стандартными ошибками будут квадратные корни из дисперсий. Достоверность оценок может быть получена из t теста. Например, $t = \frac{[d]}{\sqrt{V_{[d]}}}$, а степенями свободы будет сумма степеней свободы

двух дисперсий, входящих в оценку $V_{[d]}$.

t тесты оценок $[i]$, $[j]$ и $[I]$ их стандартных ошибок являются прямыми тестами наличия значимых неаллельных взаимодействий трех типов. Но из точных соответствующих оценок этих шести компонент нельзя получить тест адекватности модели. Однако если одна или более компонент являются незначимыми, то может быть пересмотрена только модель, содержащая значимые компоненты. Поскольку нет больше статистик, кроме компонент, могут быть использованы взвешенные методы наименьших квадратов, дающих тест адекватности модели по методу χ^2 со степенями свободы, равными числу невключенных компонент. Это будет тест адекватности модели редуцированного взаимодействия, хотя можно сделать лучше, используя более чем шесть основных типов семей при последующих поколениях самоопыления и беккроссов, дающих семьи F_3 и вторых беккроссов B_{11} , B_{12} , B_{21} и B_{22} [21].

1.4.3. Проблемы интерпретации

Доказательство адекватности модели полного или редуцированного дигенного взаимодействия взвешенными методами наименьших квадратов зависит от возможности получения оценок и стандартных ошибок четырех компонент гетерозиса $[h]$, $[l]$, $[d]$ и $[i]$ и, следовательно, их вклада в него. Однако в силу неизвестности влияния коэффициентов r_d и r_i на величину $[d]$ и на величину и знак $[i]$ причина, лежащая в основе гетерозиса, не может быть выведена из них. Только $[h]$ и $[l]$ отражают направление действия гена, и из них могут быть выведены направление доминирования и экспериментальная классификация типа неаллельного взаимодействия: комплементарности ($[h]$ и $[l]$ одного знака) или дупликатности ($[h]$ и $[l]$ противоположного знака). Чтобы продвинуться дальше, необходимо исследовать и компоненты изменчивости, хотя более полезной является адекватная простая

модель аддитивного доминирования (раздел 1.2.3), и материал, в котором наблюдается полная ассоциация так, что $r_d = r_i = 1$. Вначале будет рассмотрен последний случай, поскольку его анализ основан на средних семьях.

1.4.4. Причина гетерозиса: ассоциативные скрещивания

Использование ассоциативных скрещиваний для исследования основы гетерозиса было предпринято Жаясекара и Джинксом [13] и Пуни и Джинксом [43]. Ассоциативное скрещивание зависит от возможности получения больших случайных выборок чистых линий (F_∞) от гетерозисных скрещиваний. Самая высокая (P_H) и самая низкая (P_L) пробы F_∞ будут различаться по многим, если не по всем k локусам, по которым различались родители (P_1 и P_2) начального скрещивания, и по многим из повышающих и понижающих аллелей в тех локусах, где имеется состояние ассоциации. Могут быть получены две серии семей F_1 , F_2 , B_1 и B_2 : серия 1 от скрещивания исходных родителей P_1 и P_2 и серия 2 от последних F_∞ семей P_H и P_L .

Если модели приспособлены для шести средних семей каждой серии, то можно ожидать, что компоненты не будут зависеть от степени ассоциации; m , $[h]$ и $[l]$ будут иметь одинаковые величины для серии 1 и серии 2, поскольку они зависят от степени ассоциации; $[d]$, $[i]$ и $[j]$ могут существенно различаться между двумя сериями. Кроме того, если они различаются, то потому, что $r_{d_2} > r_{d_1}$, $r_{i_2} > r_{i_1}$ и $r_{j_2} > r_{j_1}$, а $r_{d_2} = r_{i_2} = r_{j_2} \approx 1$ и, следовательно, $[d]_2 > [d]_1$, $[i]_2 > [i]_1$ и $[j]_2 > [j]_1$.

Эти ожидания могут быть проверены многими способами, хотя наиболее простым является подбор девятикомпонентной модели к комбинированной общей средних 12 семей (2 серии из 6), состоящей из $m (=m_1=m_2)$, $[h] (= [h]_1 = [h]_2)$, $[l] (= [l]_1 = [l]_2)$, $[d]_1$, $[d]_2$, $[i]_1$, $[i]_2$, $[j]_1$ и $[j]_2$. Если, как ожидалось, эта модель подобрана, то из нее следует, что P_H и P_L различаются в тех же локусах и для тех же аллелей, что и в P_1 и P_2 . Если далее $[d]_2 > [d]_1$, $[i]_2 > [i]_1$ и $[j]_2 > [j]_1$, то это означает, что одинаковые аллели более ассоциированы в P_H и P_L , чем это было у P_1 и P_2 , и что $[d]_2$, $[i]_2$ и $[j]_2$ меньше подвержены действию рассеяния и точнее отражают величину и знаки Σd , Σi и Σj .

Если мы допускаем, что ассоциация является полной в P_H и P_L , то оценки $[h]$, $[l]$, $[d]_2$, $[i]_2$ и $[j]_2$ могут быть использованы для определения природы действия и взаимодействия генов, лежащих в основе гетерозиса, а отношения $\frac{[d]_1}{[d]_2} = r_{d_1}$ и $\frac{[i]_1}{[i]_2} = r_{i_1}$ — для определения вклада рассеяния в гетерозис в гибриде F_1 , что было сделано для двух скрещиваний [13, 43].

1.4.5. Причина гетерозиса: компоненты изменчивости

Является ли причиной гетерозиса либо рассеяние полностью или не полностью доминантных взаимодействующих генов

$$\left(\sqrt{\frac{H}{D}} < 1; \quad \sqrt{\frac{L}{I}} \leq 1 \right), \quad \text{либо} \quad \text{сверхдоминирование}$$

$$\left(\sqrt{\frac{H}{D}} > 1 \right) \quad \text{без или со сверхвзаимодействием} \quad \left(\sqrt{\frac{L}{I}} > 1 \right),$$

может быть определено теоретически из оценок компонент вариации $D = \Sigma d^2$, $H = \Sigma h^2$, $I = \Sigma i^2$ и $L = \Sigma l^2$. Эти же оценки также дают информацию для того, чтобы сделать подтверждающие предсказания (раздел 1.2.3). Например, чтобы установить причину гетерозиса определением вероятности получения семей чистой линии, столь же хороших или лучших, чем F_1 , мы должны предсказать ожидаемое фенотипическое распределение средних семьи в поколении F_∞ . При наличии неаллельного взаимодействия средняя останется равной m , генетическая изменчивость теперь будет $D + I$, а распределение уже будет не нормальным, а смещенным. Ожидаемое смещение будет

$$6 \Sigma d_i d_{ji} + 6 \Sigma i_i j_{js} i_{is} \quad [27, 45].$$

Крайние значения вариационного размаха семей чистой линии в F_∞ также могут быть предсказаны из сравнения со средней в F_1 . Размах вокруг средней m будет

$$\pm (\Sigma d_i + \Sigma i_{ij}),$$

где Σi может быть положительной или отрицательной, что зависит от комбинации имеющегося типа неаллельного взаимодействия и направления доминирования (раздел 1.4.1). Если мы опять примем допущение, что отношение доминирования постоянно по всем локусам: $h_i/d_i = f_1$, а также, что соответствующее отношение эффектов взаимодействия постоянно по всем парам локусов: $l_{ij}/i_{ij} = f_2$, то можем записать

$$\pm (\Sigma d + \Sigma i) = \pm f_1 \Sigma d \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{f_1^2 \Sigma d^2}} \pm f_2 \Sigma i \sqrt{\frac{\Sigma i^2}{f_2^2 \Sigma i^2}},$$

что в терминах компонентов средних и варiances равно

$$\pm [h] \sqrt{\frac{D}{H}} \pm [l] \sqrt{\frac{I}{L}}.$$

Если мы далее предположим, что $f_1 = f_2$, тогда размах будет

$$\pm (\Sigma d + \Sigma i) = \pm ([h] + [l]) \sqrt{\frac{D}{H}} = \pm (\bar{F}_1 - m) \sqrt{\frac{D}{H}}.$$

Мы, конечно, можем принять другие зависимости между f_1 и f_2 , если они будут более подходящими, например, если $f_1^2 = f_2$, то размах будет равен

$$\pm [h] \sqrt{\frac{D}{H}} + [l] \frac{D}{H}.$$

В теории мы можем распространить все разработанные тесты и анализ на определение причины гетерозиса при наличии неаллельных взаимодействий, но на практике это не так просто. Причина этого состоит в том, что нет такой схемы скрещивания и биометрического генетического анализа, которые позволили бы оценить D , H , I и L , когда они присутствуют одновременно. Вообще, компоненты взаимодействия изменчивости проявляются только как смещения в оценках D и H , хотя эти смещения могут существенно меняться в зависимости от схемы скрещивания, из которой они оцениваются. Эти смещения чрезвычайно сложны [41, 44], но их значимость может быть продемонстрирована при исследовании оценок D и H , полученных при наличии неаллельных взаимодействий между одной парой локусов A , a и B , b .

Оценки из вариантов семей P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 и B_2 , когда аллели в паре локусов находятся в ассоциированном состоянии у родителей, будут:

$$D' = D + \frac{1}{4} (i_{ab}^2 + j_{ab}^2 + j_{ba}^2) + d_a j_{ab} + d_b j_{ba} + \frac{1}{2} j_{ab} j_{ba}^* + \\ + d_a j_{ba}^* + d_b j_{ab}^* + i_{ab} (h_a + h_b)^* + \frac{1}{2} i_{ab} j_{ab}^* ; \\ H' = H + \frac{1}{2} (i_{ab}^2 + j_{ab}^2 + j_{ba}^2 + \frac{3}{2} l_{ab}^2) + l_{ab} (h_a + h_b) - 2d_a j_{ba}^* - \\ - 2d_b j_{ab}^* - 2i_{ab} (h_a + h_b)^* - i_{ab} j_{ab}^* .$$

Вклады в D' и H' , отмеченные звездочкой, меняют знаки, если аллели в обоих локусах у родителей находятся в состоянии расщепления. Более того, все сомножители скрещивания, за исключением $j_{ab} j_{ba}$ и $i_{ab} j_{ab}$, могут быть положительными или отрицательными в зависимости от типа неаллельного взаимодействия. Например, для комплементарных взаимодействий d и j будут иметь одинаковые знаки, так же как h , i и l , так что сомножители dj , hi и hl будут положительными. С другой стороны, для дубликатных взаимодействий d и j будут иметь противоположные знаки, так же как h , i и l , поэтому сомножители dj , hi и hl будут отрицательными. Кроме того, большинство членов, являющихся либо сомножителями, либо зависящими от того, находятся аллели в родителях в ассоциированном или расщепленном состоянии, (*) появляются и с противоположными знаками в смещениях взаимодействия D' и H' . Величины и знаки смещений, следовательно, являются функциями типа взаимодействия и распределения взаимодействующих аллелей между родителями скрещивания, и они стремятся внести вклады противоположных знаков в оценки D' и H' так, что если смещения завышают одну, то, возможно, они будут занижать другую.

Эти обобщения могут быть подтверждены в специальных случаях числовой подстановкой в алгебраические ожидания для D' и H' . Например, подстановка условий для ассоциированных ком-

плементарных генов (члены, отмеченные звездочкой с положительным знаком, и i , j и l того же знака, что и h) или рассеянных дупликатных генов (отмеченные звездочкой члены с отрицательным знаком и i , j и l со знаком, противоположным h) приводит к завышению D' и занижению H' .

Наиболее важным непосредственным результатом этого будет, во всяком случае, то, что эти смещения будут искажать истинное отношение доминирования и, следовательно, это отношение будет непригодным для различения конкурентных вкладов гетерозиса. В отсутствие сверхдоминирования рассеянных комплементарных генов имеется наивысший потенциал для проявления гетерозиса (раздел 1.4.1). При этом H' завышена относительно D' . Гетерозис, обусловленный рассеянными комплементарными генами, будет, следовательно, интерпретирован как сверх-

доминирование $\sqrt{\frac{H'}{D'}} > 1$, тогда как истинное доминирование является полным или даже менее чем полным. С другой стороны, если мы наблюдаем полное или менее чем полное доминирование при наличии либо рассеянных комплементарных генов, либо ассоциированных дупликатных генов, то мы можем быть уверены в том, что сверхдоминирование не играет роли в гетерозисе и что доминирование играет меньшую роль, чем на это указывает отношение доминирования.

Наоборот, если истинной причиной гетерозиса является сверхдоминирование, то ассоциированные комплементарные гены или рассеянные дупликатные гены будут занижать H' относительно D' так, что сверхдоминирование может быть интерпретировано как полное или менее чем полное доминирование. Но с другой стороны, если в этих обстоятельствах наблюдается сверхдоминирование, то мы можем не сомневаться, что оно вносит главный вклад в гетерозис.

При наличии неаллельных взаимодействий имеется явный риск, что роль доминирования будет неверно истолкована, если интерпретация основывается на отношении доминирования из родительских семей и семей F_1 , F_2 , B_1 и B_2 . Однако это значительно менее вероятно, если типы неаллельного взаимодействия и распределение взаимодействующих генов в родителях известны из другого анализа (раздел 1.4.2), поскольку из него может быть извлечено направление смещения в отношении доминирования и учтено для интерпретации.

Ранее мы отмечали, что величина и направление смещений в оценках D и H зависят от того, откуда они получены. До сих пор мы рассматривали самый простой и наиболее подходящий источник; теперь мы рассмотрим наихудший вариант — тройное анализирующее скрещивание (раздел 1.2.3). Мы будем снова использовать единственную пару взаимодействующих генов, чтобы продемонстрировать смещения, обобщенные ожидания, полученные Пуни и Джинксом [41, 44]. Оценки для пары генов в состоянии ассоциации будут:

$$D'' = D + \frac{1}{4} i_{ab}^2 + \frac{13}{16} (j_{ab}^2 + j_{ba}^2) + \frac{1}{9} l_{ab}^2 + d_a j_{ab} + d_b i_{ba} +$$

$$+ \frac{2}{3} j_{ab} i_{ba} - \frac{2}{3} d_a j_{ba} - \frac{2}{3} d_b j_{ab} + \frac{1}{3} i_{ab} l_{ab};$$

$$H'' = H + \frac{1}{2} i_{ab}^2 + \frac{1}{8} (j_{ab}^2 + j_{ba}^2) + \frac{1}{2} l_{ab}^2 + \frac{1}{4} j_{ab} j_{ba}.$$

Как и ранее, компоненты, отмеченные звездочкой, меняют знак, если пара генов находится в состоянии рассеяния в противоположность состоянию ассоциации в родительских линиях, в то время как сомножители d и j могут быть и положительными, и отрицательными в зависимости от того, является ли взаимодействие комплементарным или дупликатным соответственно. Однако в отличие от предыдущих оценок смещения D'' и H'' не являются отрицательно коррелированными, следовательно, они существенно в меньшей степени нарушают отношение доминирования.

H'' всегда завышена неаллельными взаимодействиями вне зависимости от того, являются ли взаимодействующие аллели ассоциированными или рассеянными у родителей и проявляют ли они комплементарные или дупликатные взаимодействия. Однако D'' может быть и завышена, и занижена смещением взаимодействия. С рассеянными дупликатными генами D'' может быть занижена, а во всех других случаях более вероятно, что она будет завышена и часто более, чем H'' . За исключением случая рассеянных дупликатных генов, маловероятно, чтобы отношение доминирования было существенно завышено присутствием неаллельных взаимодействий. В самом деле, поскольку в D'' и H'' завышены и во многих случаях на одинаковую величину, то смещение в

отношении доминирования $\sqrt{\frac{H''}{D''}}$ будет относительно малым. Таким образом, значительно менее вероятно, что оценки D'' и H'' приведут к неверному толкованию причины гетерозиса, чем оценки D' и H' . Тем не менее даже с D'' и H'' вероятность неверного толкования может быть отброшена скорее после, чем до того, как станет известен тип неаллельного взаимодействия, который может быть получен из анализа средних семьи (раздел 1.4.2).

Тройное анализирующее скрещивание имеет одно дополнительное преимущество, которое делает его уникальным среди обычно доступных экспериментальных схем скрещивания. Оно состоит в том, что ортогональное сравнение $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{L}_{3i}$ (раздел 1.2.3) выявляет неаллельные взаимодействия, а также может быть разделено для получения оценок $[i]^2$ и $(J + \frac{1}{2}L)$.

$[i]^2$, равное $r_i^2(\Sigma_i)^2$, не является тем же самым, что компонента изменчивости $I = \Sigma i^2$, пока $r_i \approx \pm \sqrt{\frac{l}{k}}$. Если r_i больше, чем

$+\sqrt{\frac{I}{k}}$, или меньше, чем $-\sqrt{\frac{I}{k}}$, указывающее на избыток ассоциации или рассеяния среди взаимодействующих генов соответственно, тогда $[i]^2$ будет больше, чем I . Из этого следует, что, вообще, мы не можем это использовать как оценку I с целью интерпретации причины гетерозиса.

$(J + \frac{1}{2}L)$, однако, может быть использовано для измерения относительных величин эпистатической и неэпистатической компонент изменчивости путем сравнения ее с соответствующей комбинацией D и H . Имея в виду, что I есть взаимодействие между аддитивными генетическими эффектами, J — взаимодействие между аддитивными генетическими эффектами и отклонениями доминирования, L — взаимодействие между отклонениями доминирования и что J суммируется дважды (столько же, сколько вклады I и L), то соответствующими сравнениями будут I с D , J с $2\sqrt{DH}$ и L с H . Так, для $(J + \frac{1}{2}L)$ сравнение будет с $(2\sqrt{DH} + \frac{1}{2}H)$. Хотя это сравнение является уникальным для измерения относительных величин соответствующих эпистатической и неэпистатической компонент изменчивости, оно не дает указания на относительные величины D и H , I и L или даже $(D+I)$ и $(H+L)$, которые требуют большего понимания генетических основ гетерозиса при наличии неаллельных взаимодействий.

Независимый подход для определения того, является ли сверхдоминирование или его эквивалент сверхэпистаз $\sqrt{\frac{L}{I}} > 1$ причиной гетерозиса, основан на предсказании вероятности получения от скрещивания чистых линий, столь же хороших или даже лучших, чем гетерозисное F_1 . Этот подход избегает некоторых проблем, связанных с отношением доминирования. Из компонент для такого предсказания может быть оценена средняя m семей F_∞ из средних значений семьи P_1, P_2, F_1, F_2, B_1 и B_2 с использованием формулы из раздела 1.4.2. Однако ожидаемая дисперсия средних значений семьи $F_\infty D+I$ не может быть оценена по причинам, обсуждаемым выше. Тем не менее смещенная оценка D , полученная при наличии неаллельных взаимодействий, будет удовлетворительной альтернативой, если она будет хорошим приближением величины $D+I$.

Пуни и Джинкс [41] исследовали степень, с которой смещенные оценки D из различных источников соответствуют величине $D+I$. Они доказали это, выведя полные алгебраические ожидания, проведя численное моделирование, включающее 10 локусов, и эмпирически, проведя экспериментальные скрещивания. Ни один из источников не дает наилучшей оценки, но по всем критериям оценка D из дисперсий семей F_2 и беккроссов всегда была из наименее удовлетворительных. С другой стороны, оценка из сравнения $(L_1+L_2+L_3)$ из F_2 тройного анализирующего скрещи-

вания была наилучшей при наличии комплементарных генов, и в то же время она была среди наихудших оценок во всех остальных случаях. На практике этот источник дает наилучшие оценки наследуемой изменчивости в поколении F_∞ и правильные заключения относительно причины гетерозиса [18].

1.4.6. Взаимодействия тригенные и более высокого порядка

Одной из наиболее вероятных причин неудачи модели дигенного взаимодействия для средних значений поколения являются тригенные взаимодействия и взаимодействия более высокого порядка [21]. Их спецификация не требует новых принципов. Обобщенное ожидание для средней некоторого поколения, проявляющее и дигенные $[i_{ab}]$, $[j_{ab}]$ и $[l_{ab}]$, и тригенные $[i_{abc}]$, $[j_{ab/c}]$, $[j_{a/bc}]$ и $[l_{abc}]$ взаимодействия, имеет вид

$$\bar{G} = m + x[d] + y[h] + x^2[i_{ab}] + xy[j_{ab}] + y^2[l_{ab}] + x^3[i_{abc}] + x^2y[j_{ab/c}] + xy^2[j_{a/bc}] + y^3[l_{abc}],$$

где $j_{ab/c}$ обозначает взаимодействие двух гомозиготных и одного гетерозиготного локусов, а $j_{a/bc}$ — взаимодействие одного гомозиготного и двух гетерозиготных локусов. Подстановкой подходящих x и y мы можем вывести специальный случай, представляющий интерес:

$$\bar{P}_1 = m - [d] + [i_{ab}] + [i_{abc}] \quad (x = 1, \quad y = 0);$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i_{ab}] - [i_{abc}] \quad (x = -1, \quad y = 0);$$

$$\text{и} \quad \bar{F}_1 = m + [h] + [l_{ab}] + [l_{abc}] \quad (x = 0, \quad y = 0).$$

Следствия для спецификации гетерозиса очевидны и легко распространяемы на любой высокий порядок взаимодействий следующим образом:

$$\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = ([h] + [l_{ab}] + [l_{abc}] + \dots + [l_{abc\dots k}]) - (-[d] + [i_{ab}] + [i_{abc}] + \dots + [i_{abc\dots k}])$$

для положительного гетерозиса и

$$\bar{F}_1 - \bar{P}_2 = ([h] + [l_{ab}] + [l_{abc}] + \dots + [l_{abc\dots k}]) - (-(-[d] + [i_{ab}] - [i_{abc}] - \dots - [l_{abc\dots k}]))$$

для отрицательного гетерозиса.

Модель тригенного взаимодействия содержит 10 компонент. Чтобы их оценить, необходимо дополнить шесть основных поколений: P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 и B_2 — четырьмя другими с едиными ожиданиями. Последнее условие исключает семьи L_1 , L_2 и L_3 от F_2 тройного анализирующего скрещивания и заставляет обратиться ко вторым беккроссам, таким, как $B_{11}(B_1 \times P_1)$, $B_{12}(B_1 \times P_2)$ и т. д.,

и к F_3 . С добавлением более чем четырех таких семей может быть проверена адекватность модели. Если модель подобрана, то она даст взвешенные оценки наименьших квадратов компонент гетерозиса.

Те же типы семей позволят также безошибочно определить взаимодействия тригенные и более высокого порядка. Например, во всех случаях, кроме взаимодействий тригенных и более высокого порядка, следующие зависимости между средними значениями поколения будут соответствовать их ошибкам выборочного наблюдения:

$$\frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2) - (\bar{B}_{11} + \bar{B}_{12}) + (\bar{B}_{21} + \bar{B}_{22}) = 0;$$

$$F_1 - \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) + (\bar{B}_{11} - \bar{B}_{12}) - (\bar{B}_{21} - \bar{B}_{22}) = 0.$$

Получив основные поколения и вторые беккроссы, мы, следовательно, можем безошибочно определить наличие тригенных взаимодействий и оценить их вклады в гетерозис.

Когда добавляются тригенные взаимодействия и взаимодействия более высокого порядка, усложняя модель дигенного взаимодействия, они мало что добавляют к уже обсуждавшимся проблемам анализа причины гетерозиса с использованием статистик второго порядка.

1.4.7. Сцепление взаимодействующих генов

Второй наиболее вероятной причиной неудачи модели дигенного взаимодействия для средних значений поколения является сцепление между парами локусов. Без неаллельных взаимодействий сцепление не действует на среднее значение любого поколения и, следовательно, на величину гетерозиса, хотя, как мы видели (раздел 1.3), это может усложнить анализ его причины. Сцепление взаимодействующих пар генов не действует на средние значения нерасщепляющихся поколений, в частности P_1 , P_2 и F_1 , поэтому оно не действует на спецификацию гетерозиса и, следовательно, на его величину. Тем не менее, поскольку сцепление действует на средние значения всех расщепляющихся поколений, таких, как F_2 , B_1 и B_2 , оно смещает оценки компонент гетерозиса, что приводит к некорректным оценкам относительных вкладов различных типов действия и взаимодействия генов.

Чтобы точно определить эффект сцепления, мы должны добавить к шести компонентам модели дигенного взаимодействия неопределенное число новых компонент, которые являются произведениями i , j и l и возрастающими степенями p , частотой рекомбинации между парами взаимодействующих локусов. Число таких компонент зависит от определяемых средних значений поколения. Например, Джинкс и Перкинс [21] были вынуждены рассмотреть семь дополнительных компонент, чтобы описать 21 поколение,

полученное при скрещивании шести основных поколений во всех комбинациях. Однако даже со всеми 21 поколением они не смогли оценить все 13 компонент модели сцепленного дигенного взаимодействия из-за сложных корреляций между ними. Они смогли тем не менее подобрать 11-компонентную модель, в которой двумя компонентами были $(m+[h]+[l])$ и $(m+[i])$, и оценили адекватность модели. Таким образом, три из четырех компонент гетерозиса: $[h]$, $[l]$ и $[i]$ — не были оценены. Следовательно подгонка модели сцепленного дигенного взаимодействия для исследования компонент гетерозиса является очень «тонким» делом, и необходим более простой метод определения сцепления взаимодействующих генов. Такой метод был описан Джинксом [17], который показал, что во всех случаях, за исключением сцепления взаимодействующих генов, имеются следующие зависимости в ошибках выборочных наблюдений между средними значениями семей F_2 , B_1 и B_2 и средними значениями семей L_1 , L_2 и L_3 тройного анализирующего скрещивания F_2 :

$$\bar{F}_2 - \bar{L}_3 = 0;$$

$$\bar{B}_1 - \bar{L}_1 = 0;$$

$$\bar{B}_2 - \bar{L}_2 = 0.$$

Таким образом, выявление сцепления между взаимодействующими генами не представляет проблемы. Поскольку взаимодействия тригенные и более высокого порядка можно определить с помощью сравнимых тестов, а также безошибочно распознать эти две причины несостоятельности модели дигенного взаимодействия с их разными следствиями для описания и интерпретации гетерозиса.

При наличии сцепленных дигенных взаимодействий единственным способом, которым мы можем выделить три из четырех компонент гетерозиса: $[h]$, $[l]$ и $[i]$, — является допущение, что сцепления нет, в результате чего оценки будут смещены. Природа этих смещений показана для специального случая точного решения, приведенного в разделе 1.4.2 и в таблице 1.1. Данные

1.1. Эффект сцепления на точные соответствующие оценки компонент модели дигенного взаимодействия, оцениваемых из основных поколений скрещивания

Точная соответствующая оценка	Оценка при наличии сцепления
$[d]$	$[d]$
$[h]$	$[h] - [i] + 2[pi] + [l] + 2[pl] - 8[p^2l]$
$[i]$	$2[pi] + 2[pl] - 4[p^2l]$
$[j]$	$2[pj]$
$[l]$	$4[p^2l]$
m	$m + [i] - 2[pi] - 2[pl] + 4[p^2l]$

таблицы 1.1 представляют собой композицию шести компонент модели дигенного взаимодействия, в которой предполагается, что сцепления нет, в то время как на самом деле оно присутствует. Из всех компонент только $[d]$ является несмещенной, оценки $[i]$, $[j]$ и $[l]$ занижены, а для $[h]$ завышены. Чем плотнее сцепление между взаимодействующими генами, тем больше становятся смещения. Таким образом, сцепления взаимодействующих генов будет приводить нас к переоценке вклада доминирования в гетерозис и к недооценке вклада неаллельных взаимодействий.

1.5. Материнские эффекты

Когда материнский родитель скрещивания оказывает влияние на среднее значение фенотипа своего потомства так, что оно выше или ниже, чем для хромосомных генов, то необходимо различать средние значения фенотипов реципрокных скрещиваний, т. е. $P_1\varnothing \times P_2\sigma \neq P_1\sigma \times P_2\varnothing$. Если, следуя Мазеру и Джинксу [35], обозначить материнский эффект как $[d_m]$ для материнских растений P_1 и $-[d_m]$ для материнских растений P_2 , то средние значения фенотипов семей P_1 , P_2 , F_1 и реципрокных семей $F_1(RF_1)$ будут:

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [d_m];$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] - [d_m];$$

$$\bar{F}_1 = m + [h] + [d_m] \text{ (материнские растения } P_1);$$

$$\bar{RF}_1 = m + [h] - [d_m] \text{ (материнские растения } P_2)$$

для простого случая отсутствия неаллельных взаимодействий. Когда чистотинейные P_1 и P_2 различаются по их материнскому вкладу в потомстве $[d_m] \neq 0$, то будет различие между реципрокными гибридами F_1 . Материнская компонента $[d_m]$ может быть положительной или отрицательной в зависимости от того, больший или меньший вклад в средние значения потомства вносят материнские растения P_1 по сравнению с P_2 .

Материнские растения F_1 и RF_1 также могут вносить материнский вклад в средние значения своих потомков. Однако, поскольку эта величина генотипически детерминирована, она будет одинакова для материнских растений F_1 и RF_1 , так как они генотипически идентичны. Такой материнский эффект обозначается $[h_m]$. В соответствии с этим, если мы получаем семьи от материнских растений F_1 и RF_1 , то в этой модели их средние значения будут одинаковы и равны $m + \frac{1}{2}[h] + [h_m]$. Будет ли материнский эффект определяться в том случае, когда фенотипы F_1 и RF_1 различаются, или в том случае, когда они не различаются, немедленно проявится по разнице средних значений между реципрокными семьями F_2 и RF_2 .

Простая модель может быть усложнена многими способами, например включением неаллельного взаимодействия и взаимодействия между генотипом потомства и материнским эффектом [35]. Отношение к простой модели будет иллюстрироваться главными последствиями материнских эффектов для описания и анализа гетерозиса. Здесь имеются две особенности: первая — величина гетерозиса может измениться в зависимости от того, будет ли P_1 или P_2 материнским родителем у F_1 , и вторая — если F_1 превосходит P_1 или P_2 как материнская форма, т. е. оно является гетерозисным по материнскому эффекту, т. е. дает возможность для F_2 проявить больший гетерозис, чем F_1 . Мы можем продемонстрировать это для случая положительного гетерозиса. В F_1 и RF_1 ожидаемый гетерозис равен

$$[h] - [d] \text{ и } [h] - [d] - 2[d_m] \text{ соответственно, давая в среднем } [h] - [d] - [d_m].$$

В F_2 и RF_2 ожидаемый гетерозис ($\bar{F}_2 - \bar{P}_1$) равен

$$\frac{1}{2} [h] + [h_m] - [d] - [d_m].$$

Таким образом, F_2 и RF_2 будут более гетерозисными по сравнению со средними F_1 и RF_1 , когда $[h_m] - \frac{1}{2} [h]$ положительно.

Материнские эффекты могут быть легко обнаружены сравнением средних значений реципрокных скрещиваний, и соответствующая модель для их описания может быть получена с помощью обычных приемов подбора модели взвешенных наименьших квадратов с последующим тестом ее адекватности. Так что определение их вкладов в гетерозис не представляет новой проблемы. Более того, пока имеется взаимодействие между генотипом потомства и материнским эффектом, анализ причины гетерозиса может производиться обычным способом. Так, D и H , не имеющие смещения из-за материнского эффекта, могут быть оценены из вариантов семей основных поколений и из тройного анализирующего скрещивания F_2 при условии, что анализирующие P_1 , P_2 и F_1 используются как материнские родители [35]. Следовательно, приложимы все методы для определения генетических основ гетерозиса.

1.6. Взаимодействия генотип — среда

Взаимодействия генотип — среда включаются в биометрическое генетическое изучение гетерозиса на двух уровнях:

1. Если гомозиготный и гетерозиготный генотипы по-разному отвечают на изменение среды изменением величины гетерозиса и когда это доступно для моделей, анализа и интерпретаций.

2. Когда при наличии взаимодействия генотип — среда генотипы различаются по своей чувствительности к изменению среды и

оно становится признаком как таковым; если оно проявляет гетерозис, то может соответствующим образом анализироваться для определения его причины.

1.6.1. Экологически зависимый гетерозис

При наличии взаимодействий генотип — среда ожидаемые средние семей P_1 , P_2 и F_1 в определенной среде для модели аддитивного доминирования будут:

$$\bar{P}_{1j} = m + [d] + e_j + g_{dj};$$

$$\bar{P}_{2j} = m - [d] + e_j - g_{dj};$$

$$\bar{F}_{1j} = m + [h] + e_j + g_{hj},$$

где e_j есть аддитивная средовая компонента j -й среды, g_{dj} есть взаимодействие аддитивной генетической компоненты $[d]$ и e_j , а g_{hj} есть взаимодействие компоненты доминирования $[h]$ и e_j . В этих и во всех подобных ожиданиях g_d является коэффициентом и знаком, равным произведению коэффициентов и знаков $[d]$ и e_j , точно так же g_h есть коэффициент и знак, равный произведению коэффициентов и знаков $[h]$ и e_j .

По случайной выборке сред (случайная модель) или по всем рассматриваемым средам (фиксированная модель) e_j суммируется до нуля, т. е. $\sum_{j=1}^t e_j = 0$, и его средняя равна нулю.

$$\text{Аналогично } \sum_{j=1}^t g_{dj} = 0 \text{ и } \sum_{j=1}^t g_{hj} = 0.$$

Компоненты в этой модели могут быть оценены следующим образом:

$$m = \sum_{j=1}^t \frac{\frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j})}{t};$$

$$e_j = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) - m;$$

$$[d] = \sum_{j=1}^t \frac{\frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j})}{t};$$

$$g_{dj} = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j}) - [d];$$

$$[h] = \sum_{j=1}^t \frac{\bar{F}_{1j} - \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j})}{t} = \sum_{j=1}^t \frac{\bar{F}_{1j}}{t} - m;$$

$$g_{hj} = \bar{F}_{1j} - \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) - [h].$$

Разумеется, для t сред будет t оценок e_j , g_{dj} и g_{hj} .

Если данная модель является адекватной, то эти оценки могут быть использованы для предсказания ожидаемой средней любого поколения от скрещивания в этих же средах. Точно так же средние значения исследуемой семьи других поколений в этих средах могут быть скомбинированы со средними значениями P_1 , P_2 и F_1 для получения взвешенных оценок наименьших квадратов компонент и проверки адекватности модели (раздел 1.2.1).

Если модель удовлетворительна, то ожидаемый гетерозис может быть описан для j -й среды. Здесь, однако, имеется затруднение. В среднем по всем средам $\bar{P}_1 > \bar{P}_2$ на $2[d]$, но могут быть среды, в которых $\bar{P}_1 = \bar{P}_2$ или даже $\bar{P}_2 < \bar{P}_1$. Это может случиться, когда $-2[d] = 2g_{dj}$ и $-2[d] > 2g_{dj}$ соответственно. В случае последних сред положительный гетерозис, следовательно, будет означать $\bar{F}_{1j} > \bar{P}_{2j}$, а отрицательный гетерозис — $\bar{F}_{1j} < \bar{P}_{1j}$. Таким образом, для полного описания гетерозиса необходимы четыре уравнения; для сред, в которых $\bar{P}_{1j} > \bar{P}_{2j}$,

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j} = [h] - [d] + g_{hj} - g_{dj} \text{ для положительного гетерозиса и}$$

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{2j} = [h] + [d] + g_{hj} + g_{dj} \text{ для отрицательного гетерозиса,}$$

тогда как для сред, в которых $\bar{P}_{2j} > \bar{P}_{1j}$, ожидание для отрицательного гетерозиса будет $\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j}$ и $\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{2j}$ — для положительного гетерозиса.

Из этих уравнений следует, что величина гетерозиса будет меняться в зависимости от среды, пока $g_{hj} - g_{dj}$ или $g_{hj} + g_{dj}$ остаются постоянными по всем t средам. Поскольку $\sum_{j=1}^t g_{hj} =$

$= \sum_{j=1}^t g_{dj} = 0$, эта постоянная может быть только нулем, следовательно, гетерозис будет меняться в зависимости от сред, пока $g_{dj} = g_{hj}$ во всех t средах.

Эффект взаимодействий генотип — среда на гетерозис становится очевиднее, когда взаимодействие является простой функцией аддитивной средовой величины e_j , что является частным случаем [2]. Например, когда g_{dj} и g_{hj} являются линейными функциями, т. е.

$$g_{dj} = b_d e_j;$$

$$g_{hj} = b_h e_j,$$

приняв b_d и b_h за коэффициенты линейной регрессии, мы можем записать:

$$\bar{P}_{1j} = m + [d] + (1 + b_d) e_j;$$

$$\bar{P}_{2j} = m - [d] + (1 - b_d) e_j;$$

$$\bar{F}_{1j} = m + [h] + (1 + b_h) e_j,$$

после чего

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j} = [h] - [d] + (b_h - b_d)e_j$$

и
$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{2j} = [h] + [d] + (b_h + b_d)e_j.$$

Очевидно, что если $b_h = b_d$, то гетерозис будет постоянным, когда же $b_h \neq b_d$, он будет меняться с аддитивной величиной среды, со скоростью и в направлении, зависящими от b_d и b_h .

В каждом ожидании b_d и b_h появляются с теми же знаками и коэффициентами, что и $[d]$ и $[h]$ соответственно. Причина этого заключается в том, что b_d и b_h отражают взаимодействие генотип — среда и эквивалентны $[d]$ и $[h]$; они представляют собой аддитивную генетическую и доминантную компоненты чувствительности к среде. Их величины определяются аддитивными генетическими различиями и отклонениями доминирования в локусах, контролирующих ответ генотипа на изменение среды и измеряются через e_j . Наоборот, $[d]$ и $[h]$, будучи независимыми от среды, отражают среднее ожидаемое действие генотипа по всем средам. При наличии взаимодействий генотип — среда среднее значение каждой семьи поэтому состоит из двух частей: 1) среднего действия, выражаемого через m , $[d]$ и $[h]$; 2) его средовой чувствительности, которая является функцией аддитивной средовой компоненты e_j , выражаемой через b_d и b_h . И среднее действие, и средовая чувствительность могут быть приспособлены для описания более сложных эффектов, таких, как неаллельные взаимодействия и нелинейные функции e_j (раздел 1.4, [25]). Однако независимо от сложности генетических компонент, среднего значения действия и средовой чувствительности, они могут быть раздельно описаны, оценены и исследованы их вклад в гетерозис [2, 26]. Таким образом, более конструктивно рассматривать средовую чувствительность как признак, а не как источник беспорядка, но, сделав это, мы не должны забывать, что она целиком или частично находится под контролем той же самой генетической системы, которая определяет среднее значение действия.

1.6.2. Генетическая основа средовой чувствительности

Признав, что средовая чувствительность, измеряемая как некая генетически определенная функция аддитивной величины среды, является признаком как таковым, мы можем подвергнуть ее такому же анализу, как любой другой признак. Размножив пары чистых линий и их гибриды F_1 от скрещивания в различных условиях среды, мы можем измерить их средовые чувствительности. Затем мы можем считать гетерозис положительным, когда F_1 проявляет большую средовую чувствительность, чем его наиболее чувствительный родитель P_1 . Такой гетерозис мог бы быть выгодным, если бы его высокая чувствительность происходила от более высокой скорости ответа на контролируемые улучшения в

сельском хозяйстве. Точно так же мы можем считать гетерозис отрицательным, когда F_1 имеет более низкую чувствительность, чем наименее чувствительный родитель P_2 . Такой класс гетерозиса мог бы иметь ценность, если бы он происходил от более низкой скорости ответа на неконтролируемые изменения среды, такие, как межсезонные и географические.

Соответствие аддитивной модели, моделей доминирования и неаллельного взаимодействия средних значений семьи и гетерозиса может быть проверено путем размножения семей F_2 и беккроссов в тех же условиях среды, что и семей P_1 , P_2 и F_1 , и подбором обычных моделей, предназначенных для измерения средовой чувствительности к изменению различий между условиями среды (раздел 1.4.1, [2, 25]). Однако определение причины гетерозиса с использованием компонент изменчивости порождает новые проблемы.

Поскольку каждая особь в семьях F_2 и беккроссах является потенциально уникальной, она не может быть размножена в различных условиях среды (разумеется, за исключением клонально размножаемых видов) и, следовательно, мы не можем оценить компоненты изменчивости для средовой чувствительности из внутрисемейных вариантов F_2 и беккроссов (раздел 1.2.3). Однако эти компоненты можно получить от тройного анализирующего скрещивания F_2 , поскольку в этой схеме они могут быть оценены из сравнений между средними значениями семей L_1 , L_2 и L_3 , которые могут быть размножены в различных условиях среды. В этом случае интерпретации, возможные с использованием оценок компонент изменчивости от тройного анализирующего скрещивания F_2 , могут быть распространены на гетерозис для средовой чувствительности (раздел 1.2.3).

Однако эта схема, особенно когда размножение производится на многих средах, является очень трудоемкой и отнимает много времени, поэтому должны быть найдены более простые схемы. Из ранних поколений наиболее доступным для размножения семей в разных средах является F_3 , состоящее из случайной выборки семей, каждая из которых имеет разных родителей в F_2 . Компонента дисперсии σ^2_b для средних значений семьи F_3 будет равна $\frac{1}{2}D + \frac{1}{16}H + E_b$. Соответствующая компонента дисперсии для семей F_4 , также происходящих от единого потомка, т. е. случайная семья F_4 от каждого исходного растения F_2 будет равна $\frac{3}{4}D + \frac{3}{64}H + E_b$. Такие статистики дают мало надежды на достоверную оценку H и, следовательно, на отношения доминирования из-за их очень малого вклада. С другой стороны, если не учитывать вклад H , то средние значения семьи F_3 дадут оценку D со смещением на $\frac{1}{8}H$, а средние значения семьи F_4 — со смещением на $\frac{1}{16}H$.

Полученные таким образом средние значения, слабо влияющие на завышение оценок D , могут быть использованы для предсказания вероятности получения чистых линий, столь же хороших или лучших, чем гетерозисное F_1 , по средовой чувствительности (раздел 1.2.3). Если смещенная оценка D приводит к предсказанию, что сверхдоминирование исключается в пользу рассеяния, то может быть получено более консервативное предсказание коррекцией смещения при допущении специфического отношения доминирования. Если после коррекции D для ее предполагаемого смещения, например $\sqrt{\frac{H}{D}} = 2$ или даже 3, все равно остается пре-

имущество рассеяния, то сверхдоминирование как причину можно исключить. На практике было установлено, что предсказания, основанные на D , полученном из семей F_3 , столь же надежны, как и предсказания, основанные на тройных анализирующих скрещиваниях как для нормальных признаков, так и для средовой чувствительности [25].

1.7. Программы многократных скрещиваний

1.7.1. Диаллельный анализ

Диаллельные серии скрещиваний F_1 между коллекциями инбредных линий давно использовались для отбора лучших родителей для F_1 и программ многократного скрещивания гибридов, для выявления лучших скрещиваний с целью отбора улучшенных инбредных линий и для получения предварительной информации о генетической изменчивости по хозяйственно ценным признакам. Некоторые из самых ранних и наиболее настойчивых утверждений, что сверхдоминирование является причиной гетерозиса, ведут свое начало от анализа диаллелей [12], так же как и наиболее ранние доказательства того, что такое сверхдоминирование должно определяться смещениями, возникающими от неаллельного взаимодействия [14, 15, 16].

Когда неаллельные взаимодействия отсутствуют, инбредные линии находятся в состоянии равновесия по сцеплению и частоты генов примерно равны. Диаллельный анализ Джинкса и Хэймена [19] дает оценки D и H и, следовательно, отношения доминирования, столь же хорошие, как и оценки из любой другой альтернативной схемы для интерпретации генетической основы гетерозиса. Эти условия достаточно хорошо удовлетворяются для многих целей при использовании в качестве родителей случайной выборки инбредных линий, которые произошли от скрещивания между одной парой линий. Однако скрещивание не должно иметь выраженного неаллельного взаимодействия, а отбор инбредных линий должен давать возможность для рекомбинации, чтобы уменьшить любое неравновесие по сцеплению. Проведение серий диаллельных скрещиваний на такой выборке инбредных линий

медленным и дорогим путем, дающим не более чем анализ гетерозиса в начальном скрещивании между парой чистых линий, было бы не нужно. Чтобы сделать диаллельный анализ более широко применимым, Джинкс [14] разработал метод для тестирования наличия неаллельного взаимодействия и неравновесия по сцеплению среди инбредных линий разного происхождения, а если их нет, то для определения отношения доминирования, когда частоты генов неравны.

При неравной частоте генов, когда нет неаллельного взаимодействия или неравновесия по сцеплению, анализ вариантов средних значений семьи F_1 дает оценки двух наследуемых компонент:

$$D_R = \sum 4uv(d + (v - u)h)^2$$

$$\text{и } H_R = \sum 16u^2v^2h^2,$$

где u и v — частоты повышающих аллелей, а v — частота понижающих аллелей в некотором локусе в выборе родителей. При равных частотах генов, т. е. $u = v = \frac{1}{2}$, в каждом локусе $D_R = D = \sum d^2$ и $H_R = H = \sum h^2$, откуда может быть получено стандартное отношение доминирования. При неравных частотах генов зависимость между D_R и H_R является сложной функцией частоты генов и не представляет ценности для определения свойств доминирования.

Джинкс и Хэймен [19] показали, что D_R может быть разбито на четыре компоненты так, что

$$D_R = D + H_1 - H_2 - F,$$

$$\text{где } D = \sum 4uvvd^2;$$

$$H_1 = \sum 4uvvh^2;$$

$$H_2 = \sum 16u^2v^2h^2 = H_R;$$

$$F = \sum 8uv(u - v)dh.$$

Отношение $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ есть отношение доминирования с такими же свойствами, как и общепринятое отношение; $\frac{H_2}{H_1}$ определяет неравенство генных частот, поскольку оно равно единице, если $u = v$ по всем локусам и при этом проявляется доминирование. Если $u \neq v$ оно падает, его нижний предел для выборки из n родителей будет $\frac{4(n-1)}{n^2}$, в конечном счете отношение

$\frac{\frac{1}{2} F}{\sqrt{D(H_1 - H_2)}}$ тестирует неравенство $(u - v)dh$ по всем локусам, т. е. оно равно единице, если нет изменений по локусам, и меньше единицы, если они есть.

Включая инбредных родителей наравне с семьями F_1 в анализ, мы получим все четыре наследуемые компоненты, которые могут быть оценены следующим образом:

$$D = V_P - E_P;$$

$$H_1 = 4\bar{V}_r + V_P - 4\bar{W}_r - \frac{2(n-1)}{n} E_F - E_P;$$

$$H_2 = 4\bar{V}_r - 4V_r + \frac{2(n-1)^2}{n^2} E_F + \frac{4(n-1)}{n^2} E_P;$$

$$F = 2V_P - 4\bar{W}_r - \frac{2(n-2)}{n} E_P,$$

где V_P — варианса средних значений семьи инбредных родителей; $\bar{V}_r$ — средняя варианса средних значений в ранжированном ряду семьи, представляющим все семьи полусибсов от общего родителя; V_r — варианса средних значений ранжированного ряда; $\bar{W}_r$ — средняя коварианса средних значений семьи в ранжированном ряду с переменным (не общим) родителем; E_F — ненаследуемая компонента среднего значения семьи F_1 ; E_P — та же компонента среднего значения родительской семьи.

Коэффициенты E_F и E_P предполагают, что был использован полный $n \times n$ диаллель, включающий реципрокные семьи, средние значения которых усреднены до подсчета статистик.

При наличии неаллельных взаимодействий или неравновесия по сцеплению оценки D , H_1 , H_2 и F будут смещены [35]. Таким образом, важно суметь определить их наличие и направление смещения. Не выходя за пределы поколения F_1 , единственным методом для этого является сравнение $\bar{W}_r$ и V_r по n ранжированным рядам [14, 15].

При отсутствии взаимодействий и неравновесия по сцеплению (коррелированные распределения генов) $\bar{W}_r - V_r$ постоянно по всем ранжированным рядам, при наличии их эта разность меняется на ранжированных рядах характерным образом, что позволяет их определить и в некоторой степени классифицировать. Постоянство разности $\bar{W}_r - V_r$, например, в значительно большей степени нарушается комплементарным взаимодействием и неравновесием, вызванными избытком рассеяния или отталкивания сцепленных генов, которые, видимо, затрагивают гетерозис, чем дубликатным взаимодействием и неравновесием, вызванными избытком ассоциации или притяжения сцепленных генов, вероятно, менее влияющих на гетерозис. Поскольку комплементарность генов, рассеяние и отталкивание сцеплений приводят к завышению H_1 относительно D и, следовательно, к ложному сверхдоминированию, то чрезвычайно важно, чтобы их присутствие было определено.

К сожалению, нет полного удовлетворительного статистического анализа нулевой гипотезы, что $\bar{W}_r - V_r = \text{const}$ по ранжированным рядам. Однако из предложенных анализов наиболее ши-

роко и успешно используются дисперсионный $W_r - V_r$ [1] и соединенный регрессионный [14]. Когда они оба используются для одних и тех же данных, то редко получаются несогласующиеся результаты.

Когда нулевая гипотеза не опровергается этими тестами, для выбора между альтернативными объяснениями гетерозиса могут быть использованы отношение доминирования и другие отношения. В этих случаях взаимосвязь между W_r и V_r может пролить дополнительный свет на генетическую основу гетерозиса. Так, минимальные значения W_r , V_r и, следовательно, $W_r + V_r$ достигаются для рядов, общие родители которых содержат наибольшее число доминантных аллелей, а максимальное значение достигается для рядов, общие родители которых содержат наибольшее число рецессивных аллелей. Другие ряды будут иметь промежуточные значения W_r , V_r и $W_r + V_r$, стремящиеся к максимуму или минимуму в зависимости от того, большую или меньшую часть от среднего числа доминантных аллелей имеют их общие родители.

Таким образом, родители диаллельного скрещивания могут быть ранжированы в порядке относительного содержания доминантных аллелей. На основании их средних значений эти родители также могут быть ранжированы в порядке относительного содержания от повышающих до понижающих аллелей. На основании корреляций между родительскими средними значениями и значениями W_r , V_r или $W_r + V_r$ может быть определена направленность доминирования. Если корреляция высокая и отрицательная, то доминантный аллель будет обычно повышающим, а если она высокая и положительная, то доминантный аллель будет обычно понижающим, и чем меньше корреляция, тем в более равной степени распределяется доминирование между повышающим аллелем в некоторых локусах и понижающим — в остальных локусах.

Когда нулевая гипотеза $W_r - V_r = \text{const}$ перестает выполняться, оценки D , H_1 , H_2 и F будут смещаться и отношение доминирования и другие отношения не могут приниматься как их номинальные значения. В этих обстоятельствах было бы важно знать, завышена или занижена оценка $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ относительно истинного отношения доминирования для правильной интерпретации причины гетерозиса.

Хотя трудно провести различие между неудачей, обусловленной взаимодействием и неравновесием по сцеплению, комплементарность генов, рассеяние и отталкивание сцепления, приводящие к завышению отношения доминирования, имеют сходное действие на зависимость W_r и V_r , являющееся более выраженным и отличающееся от действия дубликатных генов, ассоциирования и притяжения сцепления, ведущих к занижению этого отношения. Так, несмотря на то что все причины неудачи приводят к нелинейности регрессии W_r на V_r , для причин, завышающих отношение

доминирования, регрессия вогнутая (положительно квадратичная), а для причин, занижающих отношение доминирования, она выпуклая (отрицательно квадратичная) [6, 10, 14, 16, 37]. Таким образом, можно говорить о том, что комплементарные гены, рассеяние и отталкивание сцепления, вероятные причины гетерозиса, ведут к завышенному отношению доминирования, что может быть неверно интерпретировано как сверхдоминирование. И в самом деле, это осуществлялось на практике [14, 15, 16].

1.7.2. Другие схемы

Кроме диаллельного, существует много других схем многократного скрещивания, например двуродительские скрещивания [34], повышенные двуродительские скрещивания [31], схемы 1, 2 и 3 Северная Каролина [5], различные формы тройных анализирующих скрещиваний [4, 22, 29, 30, 33, 48], которые, будучи приложены к выборке инбредных линий или к F_2 от скрещивания между парой чистых неинбредных линий, дадут оценку отношения доминирования.

Вообще, диаллельное скрещивание, схема 3 Северная Каролина (СКЗ) и стандартное тройное анализирующее скрещивание (ТАС) дают наилучшие оценки [31, 32, 35]. Более того, только диаллельное скрещивание, СКЗ и ТАС могут дать несмещенные оценки отношения доминирования, когда генные частоты неравны, хотя для СКЗ и ТАС это верно, если только в качестве тестирующих используются правильные генотипы [30, 48] и только диаллельное скрещивание и ТАС дают тесты для определения смещения в оценках, возникающих от неаллельных взаимодействий и неравновесия по сцеплению. Поэтому не следует использовать другие схемы для исследования генетических основ гетерозиса до тех пор, пока биологические особенности материала сделают эти более сложные и требовательные схемы осуществимыми.

1.8. Примеры

Теоретические аспекты биометрической генетики, изложенные в разделах 1.2—1.7, будут проиллюстрированы ссылкой на два контрастных гетерозисных скрещивания между парой чистых линий *Nicotiana rustica*, изучаемых на протяжении 30 лет. Это — скрещивания между сортами 1 и 5 и между сортами 2 и 12, впервые описанные Мазером и Вайнзом [38] и Джинксом [14] соответственно. Признаками, на которые обращено особое внимание, будут конечная высота растения, что является главной компонентой размера растения, а также листовая продуктивность и урожай семян. Эти два скрещивания иллюстрируют крайние степени простоты (1×5) и сложности (2×12) контроля гетерозиса.

1.8.1. Скрещивание сортов 1 и 5

F_1 от скрещивания сортов 1 и 5 показывает слабый уровень гетерозиса по конечной высоте растений. Усредненные по 16 экспериментам, проведенным между 1946 и 1964 гг., средние значения (в см) семей родителей и F_1 были:

$$\bar{P}_1 (\text{сорт } 5) = 119,61;$$

$$\bar{P}_2 (\text{сорт } 1) = 104,93;$$

$$\bar{F}_1 (1 \times 5) = 126,21,$$

что приводит к оценкам:

$$m = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) = 112,27;$$

$$[d] = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2) = 7,34;$$

$$[h] = \bar{F}_1 - m = 13,94,$$

и положительный гетерозис будет $\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = [h] - [d] = 6,60$.

Чтобы подтвердить адекватность этой модели гетерозиса, необходимо показать отсутствие неаллельного взаимодействия. Это требует определения средних значений от дополнительных поколений, которыми были семьи F_2 , B_1 и B_2 , полученные также в каждом из 16 экспериментов. Средние значения были:

$$\bar{F}_2 = 121,41;$$

$$\bar{B}_1 = 122,50;$$

$$\bar{B}_2 = 116,89.$$

Объединенный тест масштабности, в котором модель m , $[d]$ и $[h]$ подбирается для шести средних значений методами взвешенных наименьших квадратов [35], приводит к оценкам:

$$m = 112,44 \pm 2,56;$$

$$[d] = 7,21 \pm 2,52;$$

$$[h] = 14,78 \pm 2,39,$$

а тестирование адекватности этой модели по методу χ^2 дает значение 0,27 ($P > 0,95$) [2]. Близость этих оценок взвешенных наименьших квадратов к соответствующим точным оценкам из P_1 , P_2 и F_1 и незначимость χ^2 не оставляют сомнения в том, что модель адекватна и неаллельное взаимодействие несущественно.

Однако по всем 16 экспериментам имеются взаимодействия генотип — среда вследствие неизбежных сезонных и региональных различий и направленных изменений сельского хозяйства. Из средних значений семей P_1 , P_2 и F_1 в каждом из 16 экспериментов

могут быть получены оценки аддитивных средовых компонент e_j и их взаимодействий с аддитивными генетическими g_{aj} и отклонениями доминирования g_{hj} (раздел 1.6.1). Регрессионный анализ показывает, что эти взаимодействия — линейные функции аддитивной средовой компоненты, так что

$$g_{aj} = b_a e_j; \quad g_{hj} = b_h e_j,$$

где коэффициент линейной регрессии $b_a = 0,35 \pm 0,07$ и $b_h = 0,24 \pm 0,04$ [2]. Следовательно, относительные средовые чувствительности для P_1 , P_2 и F_1 будут: $(1+b_a) = 1,35$; $(1-b_a) = 0,65$ и $(1+b_h) = 1,24$ соответственно. F_1 , таким образом, занимает промежуточное положение по своей чувствительности, но ближе к своему более чувствительному родителю P_1 . Гетерозис в каждом из 16 экспериментов задается уравнением

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j} = [h] - [d] + (b_h - b_a) e_j = 6,60 - 0,11 e_j.$$

Поэтому, несмотря на то что самой средовой чувствительности гетерозиса нет, уровень гетерозиса по средней конечной высоте изменяется в зависимости от условий среды; он уменьшается при улучшении условий среды (увеличение положительных e_j) и увеличивается при ухудшении условий среды (отрицательные e_j). Когда $0,11 e_j = 6,60$, так что $e_j = 60$, F_1 , как было замечено, больше не является гетерозисным в лучшей среде из 16 экспериментов.

Адекватность этой модели средовой чувствительности была подтверждена обычным путем — совпадением между средовыми чувствительностями семей F_2 , B_1 и B_2 в 16 экспериментах, предсказанными из оценок b_a и b_h и полученными экспериментально [2].

Многочисленные оценки отношения доминирования в скрещивании 1×5 были получены из многочисленных источников, часть которых приведена в таблице 1.2. Поскольку простая модель

1.2. Оценки отношения доминирования $\sqrt{\frac{H}{D}}$ для конечной высоты в скрещивании сортов 1 и 5 *Nicotiana rustica*

Экспериментальная схема	Отношение доминирования	Литературный источник
F_2 , F_3 , 1-е и 2-е беккроссы	0,44	[38]
F_2 , F_3 , F_4 , 1-е беккроссы	0,36	[38]
20×20 диалельная инбредных линий*	0,31	[30]
Тройные анализирующие скрещивания:		
F_2	0,36	[22]
F_{11}	0,36	[46]
F_{13}	0,36	[47]

* Случайная выборка инбредных линий, полученных от единого потомка из F_2 скрещивания 1×5 .

является адекватной, различные экспериментальные схемы дают сходные оценки отношения доминирования. Так как все они показывают неполное доминирование (среднее значение отношения доминирования равно 0,365), гетерозис должен быть обусловлен высокой степенью рассеяния.

Мы можем оценить степень рассеяния r_d , сравнивая $r_d \Sigma d = [d] = 7,21$ с оценкой размаха варьирования $\pm \Sigma d$, полученной как $\pm [h] \sqrt{\frac{D}{H}} = \pm 14,78 \cdot 2,74 = \pm 40,49$ (раздел (1.2.3), и тог-

да $r_d = 0,18$. Поэтому родительские сорта 1 и 5 покрывают только 18 % размаха варьирования чистых линий, что и ожидалось получить от их скрещивания, а гетерозисный F_1 отклоняется только на 36 % от ожидаемого отклонения от среднего значения m лучших чистых линий.

Допуская, что аддитивные действия по всем локусам равны, мы получим

$$r_d = \frac{k - 2k'}{k} = 0,18,$$

из чего следует, что $k' = 0,42k$. Поскольку отношения $k=1$, то $k-k'$, доля повышающих аллелей в P_1 , будет равна 0,58, а k' , доля понижающих аллелей в P_1 , будет равна 0,42, т. е. P_1 , более удачный родитель, имеет только на 16 % больше аллелей, повышающих его фенотип относительно среднего значения m , чем аллелей, понижающих его фенотип относительно среднего значения. Поэтому не удивительно, что относительно низкий уровень направленного доминирования приводит к гетерозису, и случайные выборки чистых линий из этого скрещивания составляют 56 %, что выше, чем P_1 , и 27 %, что выше, чем гетерозисное F_1 [18, 24]. Более того, сравнивая наблюдаемые значения $[d]$ с наблюдаемым размахом варьирования между семьями этих чистых линий, мы получаем оценку $r_d = 0,23$, что хорошо согласуется с предсказанной величиной 0,18 [39].

То, что рассеянные, не полностью доминантные увеличивающие аллели ответственны за гетерозис, было подтверждено независимо проведением ассоциативного скрещивания между самыми высокими (B_2) и самыми низкими (B_{35}) семьями чистых линий в случайной выборке из 82 семей, полученных от скрещивания сортов 1 и 5 [13].

Средние значения родительских семей и семей F_1 от скрещивания $B_2 \times B_{35}$ были:

$$P_1(B_2) = 143,84;$$

$$\bar{P}_2(B_{35}) = 92,26;$$

$$\bar{F}_1(B_2 \times B_{35}) = 126,28,$$

что приводит к оценкам:

$$m = 118,05;$$

$$[d] = 25,78;$$

$$[h] = 8,23.$$

Хотя среднее значение F_1 существенно не отличается от среднего значения гетерозисного F_1 от скрещивания 1×5 , полученного одновременно с ним, F_1 не проявляет гетерозиса. Если мы допускаем, что ассоциирование увеличивающих и уменьшающих аллелей в B_2 и B_{35} полное, то $r_d = 1$ и $[d] = \sum d$. Отношение $[h]/[d]$, следовательно, будет приближаться к значению отношения доминирования 0,36 и будет равно 0,32.

Из основных поколений скрещиваний $B_2 \times B_{35}$ и 1×5 , полученных одновременно, было показано [13], что модель является адекватной при допущении, что в обоих скрещиваниях m и $[h]$ одинаковы и различаются только значения $[d]$. Таким образом, соответствие модели аддитивного доминирования было подтверждено, а также предположение, что оба скрещивания отличаются только тем, как одни и те же аллели в одних и тех же локусах распределены между их родителями, будучи рассеянными между сортами 1 и 5 и ассоциированными между семьями B_2 и B_{35} .

Хотя F_1 скрещивания 1×5 не является гетерозисным по средней чувствительности, оно менее чувствительно, чем P_1 . Следовательно, возникает вопрос, соответствуют ли F_∞ чистых линий, превосходящих F_1 , его более низкой чувствительности. Чтобы ответить на этот вопрос, были определены средовые чувствительности случайной выборки из 82 чистых линий, полученных от скрещивания 1×5 по многим переменным среды [40]. Семнадцать из этих линий давали среднюю продуктивность такую же хорошую или лучшую, чем у F_1 , а средовую чувствительность — такую же низкую или ниже, чем у F_1 . Среди них наибольшее значение продуктивности было 144,22, а самая низкая средовая чувствительность — 0,454 по сравнению со значениями 126,21 и 1,24 для F_1 соответственно. Среди 82 чистых линий наилучшей комбинацией была средняя продуктивность 134,31 и средовая чувствительность 0,454.

Конечная высота растения в скрещивании 1×5 является одним из простейших случаев гетерозиса, который мы исследовали. Однако даже в этом скрещивании могут быть выявлены малые вклады от неаллельных взаимодействий и отталкивания сцепления, когда более чувствительные тесты приложены к более многочисленной и сложной совокупности данных [21, 39]. Эти вклады, однако, слишком малы, чтобы существенно сместить анализ отличительных признаков, использованных нами для исследования основы гетерозиса. Тем не менее в общем гетерозис для конечной высоты растения у *Nicotiana rustica* и, в частности, высокие уровни гетерозиса связаны с существенным вкладом от неаллельных взаимодействий [14, 20].

1.8.2. Скрещивание сортов 2 и 12

Скрещивание сортов 2 и 12 существенно более гетерозисно из всех, которые мы исследовали. Оно идентифицировано как результат 9×9 диаллельной серии скрещиваний среди репрезентативной выборки мировой коллекции инбредных сортов, полученной в 1951 г. и размноженной как 8×8 диаллельной серии в 1952 и 1953 гг. с добавлением семей F_2 , B_1 и B_2 [14, 16]. Средние значения сортов 2 и 12 и их F_1 по этим трем повторностям были:

$$\bar{P}_1(\text{сорт } 12) = 144,10;$$

$$\bar{P}_2(\text{сорт } 2) = 114,85;$$

$$\bar{F}_1(2 \times 12) = 183,13,$$

дающие положительный гетерозис для конечной высоты

$$\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = 39,97.$$

Поскольку один из родителей, сорт 12, был наиболее многочисленным по репрезентативной выборке 9 использованных в диаллельной серии, то его F_1 был не только более гетерозисным, но также и более многочисленным из всей диаллельной серии скрещиваний.

За все три сезона 64 % скрещиваний в 8×8 диаллельной серии были гетерозисными и отношение доминирования $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ указывало на сверхдоминирование со значениями 1,56; 1,59 и 1,94 [14, 16]. Однако по всем трем сезонам тест модели W_r , V_r , предполагающей отсутствие неаллельного взаимодействия и неравновесия по сцеплению, не оправдал надежд. Более того, сравнение графиков W_r и V_r показывает, что неудача обусловлена комплементарными взаимодействиями, рассеянием или отталкиванием сцепленных генов, что по предположению должно содействовать гетерозису и поднимать отношение доминирования выше его истинного значения.

Исключая каждого родителя и множество его скрещиваний H_1 из анализа W_r , V_r , было показано, что неудача предположения заключена главным образом в скрещиваниях, включающих родителей 2, 5 и 12 [14]. Неудачность предположения об отсутствии неаллельных взаимодействий была впоследствии подтверждена для 10 скрещиваний в 1952 г. и для тех же 10 скрещиваний и еще двух других в 1953 г. объединенными тестами масштабности на родительских семьях, семьях F_1 , F_2 , B_1 и B_2 для каждого скрещивания в 8×8 диаллельной серии [16]. Скрещивание сортов 2 и 12 в наибольшей степени способствовало неудаче этого предположения.

При последующих повторных анализах этих диаллельных скрещиваний Джинкс и Стивенс [28] обнаружили слабое присутствие неравновесия по сцеплению, тогда как Джинкс и Джонс [20]

показали положительную, хотя и неполную, корреляцию между скрещиваниями, проявляющими гетерозис, и теми, которые проявляют неаллельное взаимодействие.

Из-за смещений, возникающих из неаллельного взаимодействия, приемлемые оценки отношения доминирования для скрещивания 2 и 12 должны ожидаться из развития схемы тройного анализирующего скрещивания [33]. Три оценки, основанные на этой схеме, приведены в таблице 1.3. Оценки показывают, что домини-

1.3. Оценки отношения доминирования для конечной высоты растения по результатам тройного анализирующего скрещивания 2×12

Анализируемая популяция	Отношение доминирования	Литературный источник
F_2 (1956 г.)	0,82	[22]
F_2 (1970 г.)	0,89	[18]
F_7	0,67	[46]

рование сильное, но тем не менее неполное. Более того, несколько более низкая оценка из случайной выборки из семей F_7 показывает, что отталкивание сцепленных генов может быть завышено обеими оценками из F_2 . Рассеяние доминантных повышающих аллелей, которые могут быть сцеплены в отталкивании, а не сверхдоминирование является наиболее вероятной причиной гетерозиса. Если это объяснение правильное, то мы могли бы предсказать, что чистые линии, превосходящие гетерозисное F_1 , можно получить от скрещивания 2×12 . Мы можем выразить это предсказание количественно, подсчитав ожидаемый вариационный размах и частоту таких линий.

Вариационный размах оценивается из формулы

$$\pm (\bar{F}_1 - m) \sqrt{\frac{D}{H}}.$$

В результате тройного анализирующего скрещивания F_2 в 1970 г. были также получены родительские семьи, семьи F_1 , F_2 , B_1 и B_2 , из которых

$$m = \frac{1}{2} \bar{P}_1 + \frac{1}{2} \bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2 = 135,685;$$

$$\bar{F}_1 = 185,565;$$

$\pm \sqrt{\frac{D}{H}} = \pm 1,123$ (из табл. 1.3), что дает ожидаемый вариационный размах $\pm 51,5$. Следовательно, наиболее многочисленная семья F_∞ будет отклоняться от $\bar{F}_\infty = m$ на $\pm 51,5$, что сравнимо с отклонением F_1 на 45,88.

Ожидаемая частота чистых линий, более высоких, чем у F_1 , задается интегралом нормальной вероятности, соответствующим величине отношения

$$\frac{\bar{F}_1 - m}{\sqrt{D} + I},$$

где для $D+I$ мы можем подставить смещенную оценку D из тройного анализирующего скрещивания F_2 (раздел 1.4.5). По данным 1970 г. она имела значение 492,8, дающее отношение 2,067, что соответствует вероятности 0,019, или 1,9 %. Таким образом, мы ожидаем, что 1,9 % семей F_∞ будет отклоняться от среднего значения m на величину между +45,88 (отклонение F_1) и +51,5 (предсказанное отклонение семьи F_∞ с наибольшим средним значением).

Для проверки этого предсказания была осуществлена случайная выборка 60 высокоинбредных семей из скрещивания 2×12 вместе с родительскими сортами их F_1 по 10 средам. В среднем три семьи, т. е. 5 %, были более высокими, чем F_1 , и с наибольшим отклонением от среднего значения m на величину +49,32. С таким очевидным подтверждением ожидания можно не сомневаться, что рассеяние, а не сверхдоминирование, является причиной гетерозиса в большинстве исследованных нами гетерозисных скрещиваний.

Природа действия и взаимодействия генов, ответственных за гетерозис, была исследована в ассоциативном скрещивании между самыми высокими D_{17} и самыми короткими D_{10} из 60 чистых линий, полученных от скрещивания 2×12 . Еще раз были получены основные поколения от скрещивания $D_{10} \times D_{17}$ вместе с основными поколениями скрещивания 2×12 в качестве контроля (раздел 1.4.4). Ожидалось, что компоненты независимо от того, находятся ли гены в состоянии ассоциирования ($r_d=1$) или рассеяния ($r_d<1$) между родителями, будут одинаковыми в обоих скрещиваниях, т. е. m , $[h]$ и $[l]$, а зависимые компоненты, т. е. $[d]$, $[i]$ и $[j]$ будут разными. Модель с этим предположением и результаты обработки данных от двух скрещиваний приведены в таблице 1.4 [43, 44].

Как и предполагалось, F_1 обоих скрещиваний существенно не различается, но, поскольку оно проявляет гетерозис со значением 21,84 при сравнении с родительским сортом 12, оно падает у родителя D_{17} до 21,95. Ожидаемый гетерозис в скрещивании 2×12 соответствует модели дигенного взаимодействия, в которой

$$\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = ([h] + [l]) - ([d] + [i]).$$

При подстановке оценок получается

$$\bar{F}_1 - \bar{P}_1 = (59,3 - 22,0) - (15,9 + 0,0),$$

что равно 21,4 по сравнению с наблюдаемой величиной 21,84. Однако, чтобы интерпретировать лежащее в основе действие генов,

1.4. Взвешенные оценки наименьших квадратов компонент в наиболее пригодной модели для ассоциирования $D_{10} \times D_{17}$ и рассеяния— 2×12

Компонента	Объединенные независимые компоненты, r_d	Только 2×12 , $r_d < 1$: рассеяние	Только $D_{10} \times D_{17}$, $r_d = 1$: ассоциирование
m	$102,0 \pm 1,48$		
$[d]$		$15,9 \pm 1,50$	$42,1 \pm 1,21$
$[h]$	$59,3 \pm 5,72$		
$[i]$			$16,4 \pm 1,88$
$[j]$		$-20,6 \pm 9,38$	$26,7 \pm 7,54$
$[l]$	$-22,0 \pm 5,32$		
$\chi^2_4 = 5,09$; $P = 0,20-0,30$			

мы должны обратиться к соответствующим оценкам ассоциативного скрещивания. Что касается ассоциативного скрещивания, то рассеяние в скрещивании 2×12 заметно уменьшило величину аддитивного генного действия, а величину аддитивного $\times$ аддитивного генного взаимодействия уменьшило до нуля. Получившееся в результате уменьшение величины $[d]$ и $[i]$ вносит основной вклад в наблюдаемый гетерозис. Относительные величины и знаки $[h]$ и $[i]$ согласуются с классическими дубликатными взаимодействиями (раздел 1.4.3). С другой стороны, величины и знаки $[i]$ и $[j]$ в ассоциативном скрещивании, когда они не искажены рассеянием, относительно величин и знаков $[h]$ согласуются с классическими комплементарными взаимодействиями. Общие зависимости, следовательно, не соответствуют ни одному из этих классических взаимодействий. Как показали Пуни и Джинкс [43], на уровне одной пары взаимодействующих генов эти зависимости совпадают с $d_a = d_b = h_a = h_b = i_{ab} = j_{ab} = j_{ba} = -l_{ab}$. Это будет приводить к расщеплению 5:4:7 в F_2 по сравнению с классической комплементарностью 9:7 и классической дубликатностью 15:1. Пять признаков, включающих размер, форму, темпы развития и время созревания в высокогетерозисном скрещивании 2×12 , согласуются с характером зависимостей между компонентами модели дигенного взаимодействия. Хотя в этой модели эффекты рассеяния устранены расщеплением и рекомбинацией и $[d] + [i]$ больше, чем $[h] + [l]$, всегда могут быть получены чистые линии, отклоняющиеся от среднего значения более, чем F_1 .

Реакции сортов 2, 12 и их F_1 на изменения условий среды могут быть исследованы в широком диапазоне условий среды. Обычно их реакции сложны и гибрид F_1 более чувствителен, чем каждый из его родителей [25, 42]. Одна переменная среды — дата посадки — была подробно исследована. Средние продуктивности и средовые чувствительности родительских сортов и их F_1 для высоты растения в ответ на эту переменную были:

	Средняя продуктивность	Средовая чувствительность
P_1 (сорт 12)	146,46	13,77
P_2 (сорт 2)	107,42	12,06
F_1	167,13	23,13

Генетический контроль был исследован с помощью тройного анализирующего скрещивания F_2 и семей F_3 , размноженных в разные сроки посадки [26]. Используя оценки m и D , полученные из этих источников, было сделано предположение относительно ожидаемых частот семей чистых линий, у которых средние продуктивности и средовые чувствительности попадут в определяемые фенотипические классы. Они были сравнены со средними характеристиками и средовыми чувствительностями случайной выборки семей F_7 , полученных из этого скрещивания. Результаты этого сравнения приведены в таблице 1.5. Мы предсказали и

1.5. Ожидаемые частоты семей чистых линий в определяемых фенотипических классах и соответствующие наблюдаемые частоты в случайной выборке семей F_7

Фенотипический класс	Ожидаемые из		Наблюдаемые в F_7	Фенотипический класс	Ожидаемые из		Наблюдаемые в F_7
	ТАС F_1	семей F_3			ТАС F_1	семей F_3	
Средняя продуктивность				Средовая чувствительность			
$>\bar{P}_1$	20	21	23	$>\bar{P}_1$	46	44	45
$<\bar{P}_1$	39	38	36	$<\bar{P}_1$	13	15	14
$>\bar{P}_2$	51	52	47	$>\bar{P}_2$	50	47	48
$<\bar{P}_2$	8	7	12	$<\bar{P}_2$	9	12	11
$>\bar{F}_1$	7	7	5	$>\bar{F}_1$	15	18	24
$<\bar{F}_1$	52	52	54	$<\bar{F}_1$	44	41	35

получили в эксперименте, что семьи со средней характеристикой большей, чем у F_1 , или со средовой чувствительностью большей или меньшей, чем у F_1 , могут быть обнаружены среди инбредных семей F_7 . Это подтверждает, что рассеяние является причиной гетерозиса, проявляемого по обоим признакам.

Желательна, может быть, и более высокая, и более низкая, чем у F_1 , чувствительность к сроку посадки. Отсюда возникает вопрос, может ли средняя продуктивность, такая же высокая, или выше, чем у F_1 , сочетаться с более высокой или более низкой средовой чувствительностью. Возможность получения таких сочетаний может быть предсказана из оценок m и D для каждого признака и из оценки их аддитивной генетической ковариансы из F_2 тройного анализирующего скрещивания или семей F_3 (разделы 1.4.5 и 1.6.2). Эти предсказания, основанные на предположении о нормальном распределении двух переменных, представлены в таблице 1.6 вместе с частотами соответствующих сочетаний в случайной выборке семей F_7 . Из анализа этих ожидаемых и наблюдаемых частот ясно, что средняя продуктивность такая же или лучше, чем у F_1 , может сочетаться и с более высокой, и с более низкой средовой чувствительностью, что и требовалось доказать.

1.6. Ожидаемые частоты чистых линий в определяемых фенотипических классах и соответствующие частоты в случайной выборке семей

Фенотипический класс			Ожидаемые из		Наблюдаемые в F_1
			ТАС F_1	семей F_1	
Средняя продуктив- ность	Средовая чувстви- тельность	чувстви-			
$>\bar{F}_1$	$>\bar{F}_1$		3	4	3
$>\bar{F}_1$	$<\bar{F}_1$		3	3	2
$<\bar{F}_1$	$>\bar{F}_1$		13	13	21
$<\bar{F}_1$	$<\bar{F}_1$		40	39	33

1.9. Направления экспериментов

Из предыдущих разделов вытекают три независимых направления для установления генетической основы гетерозиса, а именно:

1. Генетический анализ ранних поколений скрещивания.
2. Исследование свойств случайных выборок семей чистых линий поколения F_∞ , полученных из этого скрещивания.
3. Сравнительный генетический анализ исходного скрещивания с ассоциативным скрещиванием между крайними семьями его поколения F_∞ .

В примерах, приведенных в разделе 1.8, были использованы все три направления со сравнимым успехом и с совместимыми результатами. Тем не менее каждое из них само по себе потенциально способно дать удовлетворительный ответ при подходящих обстоятельствах. Теперь мы рассмотрим, какими могут быть эти обстоятельства и их относительные достоинства.

1.9.1. Генетический анализ ранних поколений

Тесты для определения вклада от всех источников в среднее значение и дисперсии их фенотипических распределений являются приемлемыми, и вклад каждого источника в наблюдаемый гетерозис может быть измерен без дополнительных экспериментов, если выполняются следующие условия: семьи основных поколений P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 и B_2 и F_2 тройного анализирующего скрещивания получены в одном и том же рендомизированном эксперименте; отсутствуют тригенные и более высокого порядка неаллельные взаимодействия и сцепление взаимодействующих генов. Если тесты обнаруживают отсутствие неаллельных взаимодействий или неравновесия по сцеплению, то причина гетерозиса устанавливается по отношению доминирования. Если, с другой стороны, они указывают на присутствие этих осложнений, мы можем определить направление любого смещения и сделать соот-

ветствующую поправку в интерпретации отношения доминирования. Более того, используя оценку отношению доминирования из F_2 тройного анализирующего скрещивания, эти смещения могут быть минимальными.

Главное ограничение этого подхода состоит в интерпретации вида неаллельного взаимодействия, входящего в гетерозис, когда имеет место рассеяние. Это может быть преодолено только получением соответствующего ассоциативного скрещивания. Практически единственным ограничением является то, что получение основных поколений и F_2 тройного анализирующего скрещивания относительно трудоемко. Однако сотрудники отдела генетики Бирмингемского университета в сотрудничестве с Национальной овощной исследовательской станцией, Шотландским институтом исследования сельскохозяйственных культур, Уэльской станцией селекции растений и частными селекционерами выполнили эту схему в производственных масштабах на табаке, ячмене, луке, райграсе и брюссельской капусте.

1.9.2. Анализ F_∞

Основное преимущество сравнения фенотипических распределений случайной выборки семей чистых линий, происходящих от гетерозисного скрещивания, и родительскими семьями и семьями F_1 скрещивания состоит в том, что простой опыт и столь же простой анализ часто позволяют провести различие между рассеянием и сверхдоминированием независимо от сложности генетического контроля. В прошлом этот подход использовался мало из-за времени и усилий, необходимых для получения случайной выборки семей F_∞ при традиционных селекционных программах. Технические новшества, такие, как стимулирование более короткого вегетационного периода, получение односемянного потомства и дигаплоидия, использование культуры пыльников или элиминация родительского хромосомного набора из гибридных видов, сделали этот подход практическим, применимым для многих зерновых культур.

Ограничение этого подхода состоит в том, что он не допускает более тонкого анализа генетической основы гетерозиса. Если есть уверенность, что избирательная элиминация во время получения семей F_∞ отсутствует, то средние значения P_1 , P_2 , F_1 и F_∞ и вариационный размах F_∞ дадут оценки m , $[d]$, Σd и r_d , как было описано ранее (раздел 1.2), и, кроме того,

$([h] + [l])$ из $\bar{F}_1 - m$ и $-[l]$ из $\bar{F}_\infty$ (среднеродительское).

К сожалению, единственным тестом на наличие неаллельного взаимодействия является $\bar{F}_\infty - \text{с. р.} \neq 0$, также единственным, который может быть применен для определения избирательной элиминации при получении семей. Эффекты отбора и неаллельного взаимодействия являются, следовательно, смешанными.

Поскольку [*h*] и [*l*] не могут быть разделены, то классификация неаллельного взаимодействия невозможна. Скошенность распределения средних значений семьи F_{∞} является тестом на неприемлемость простой аддитивной генетической модели [27, 45] (раздел 1.4.5). Однако этот тест определяет все направленные эффекты, возникающие, например, из неаллельного взаимодействия, взаимодействия генотип — среда, остаточного направленного доминирования и отбора, которые могут быть распознаны между собой. Когда же, как в примерах, приведенных в разделе 1.8, свойства распределения семьи F_{∞} могут быть правильно предсказаны из генетического анализа ранних поколений, то это существенно укрепляет доверие к интерпретации, но одни только семьи F_{∞} мало что могут нам объяснить. Семьи F_{∞} , полученные от разных поколений одного и того же скрещивания одним и тем же методом или из одного и того же поколения разными методами, могут, однако, показать наличие сцепления и его фазы. Например, смещение сцепления в наследуемой дисперсии семей, полученных из одного потомка, меньше, чем у таких же семей, полученных из F_1 дигамплоидией. Точно так же смещение сцепления в наследуемой дисперсии семей F_{∞} , полученных из F_2 или F_3 дигамплоидией, меньше, чем смещение от таких же семей, полученных из F_1 тем же методом.

Прямое сравнение дисперсий средних значений семьи F_{∞} может, следовательно, определить сцепление и его преобладающую фазу [27].

1.9.3. Анализ ассоциативного скрещивания

Единственным ограничением этого подхода является то, что он требует больших случайных выборок семей F_{∞} , из которых могут быть выбраны крайние семьи в качестве родителей для интересующего нас признака. Сравнение средних значений основных поколений ассоциативного скрещивания и исходного гетерозисного скрещивания представляет наиболее информативный анализ причины гетерозиса. Он позволяет провести статистический анализ, подбор взвешенных наименьших квадратов моделей к средним значениям семьи и проанализировать добротность подбора, комбинироваться с одновременной оценкой компонентов гетерозиса и тех же компонентов, исключающих эффекты рассеяния. Это позволяет измерить вклад рассеяния и классифицировать действие и взаимодействие генов.

Этот анализ мог бы ввести в заблуждение только в том случае, если значимая часть гетерозиса возникла из действия и взаимодействия генов, которые были так плотно сцеплены, что остаются в фазе рассеяния в крайних семьях F_{∞} . Вероятность такого события, разумеется, может быть сведена к минимуму случайным спариванием F_2 несколько раз перед получением семьи F_{∞} и выбором в качестве родителей крайних семей из очень большой выборки.

1.10. Роль сверхдоминирования в проявлении гетерозиса

Существенные усилия были приложены для различения рассеяния и сверхдоминирования из-за их потенциальной важности как первичной причины гетерозиса. Из наглядных примеров в разделе 1.8 и параллельно опубликованной работы [8, 18] вытекает отсутствие очевидности истинного сверхдоминирования, хотя видимое сверхдоминирование, обусловленное неаллельным взаимодействием и неравновесием по сцеплению, является общим вкладом в гетерозис.

Разумеется, должно быть убедительным, что, хотя средневзвешенное отношение доминирования не показывает наличия сверхдоминирования, неполное или полное доминирование часто маскирует широкий спектр отношений доминирования в индивидуальных локусах, а в некоторых — сверхдоминирование. То, что было представлено до сих пор, конечно, не исключает этого.

Немедленным следствием такой ситуации будет просто потеря точности в предсказании размаха варьирования семей чистых линий, полученных от гетерозисного скрещивания, основанном на обратном отношении доминирования (разделы 1.2.3 и 1.4.5). Однако наиболее важное долговременное следствие состоит в том, что часть гетерозиса не будет выявлена. Если, например, имеется неполное доминирование по средневзвешенному по всем локусам, маскирующем в некоторых локусах сверхдоминирование, то чистые линии, превосходящие гетерозисное F_1 , могут быть получены из него, но даже лучшие из этих семей будут давать свои гетерозисные F_1 , если они были скрещены с другой семьей, которая содержит альтернативный аллель в некотором локусе, проявляющем сверхдоминирование. Такой гетерозис, будучи основанным на сверхдоминировании, не будет обнаружен. В этом случае мы могли бы обнаружить его в сельскохозяйственных культурах, у которых достигнуты большие успехи в получении инбредных линий перемежающимися циклами гибридизации и инбридинга. Гетерозис при скрещивании этих улучшенных инбредных особей будет проявлять сверхдоминирование, тогда как гетерозис от исходных неулучшенных инбредных особей проявляться не будет. Это сравнение в настоящее время проводится на *Nicotiana rustica*.

Альтернативная гипотеза, включающая рассеяние, отталкивание сцепленных локусов, но не сверхдоминирование, однако, приводит к подобным надеждам. Так, если имеется неполное доминирование по всем локусам, некоторые из которых не сцеплены, а находятся в состоянии отталкивания достаточно плотно, то гетерозис будет отнесен на счет рассеяния. Но, несмотря на то, что лучшие инбредные линии могли бы быть получены от такого скрещивания, наиболее плотно сцепленные локусы, вероятно, будут оставаться в фазе отталкивания даже у наиболее продуктивных из этих инбредных семей. Скрещивание между улучшен-

ными инбредными семьями, которые являются гетерозиготами по отталкиванию в наиболее плотно сцепленных локусах, опять приведет к гетерозису, но теперь он будет, несомненно, обусловлен сверхдоминированием из-за большого смещения сцепления. И до тех пор, пока плотно сцепленные локусы впоследствии не разойдутся при рекомбинации, этот гетерозис не будет зафиксирован. Таким образом, последствия переменных сцеплений между локусами, включая несколько плотных сцеплений, подобны переменным отношениям доминирования между локусами со сверхдоминированием в некоторых из них.

Чтобы проверить, является ли истинное или видимое отношение доминирования постоянным или переменным по локусам, необходимо оценить корреляцию между d_i и h_i при $i=1$ по k локусам. Суммы d_i^2 и h_i^2 равны D и H соответственно. Соответствующая сумма произведений $\sum d_i h_i$ является частью компоненты F , общим выражением которой будет

$$r \sum_{i=1}^k d_i h_i,$$

где k — коэффициент ассоциирования-рассеяния доминантных аллелей в родительских линиях, имеющий максимальную величину, равную 1, если все доминантные гены ассоциированы в P_1 , и минимальную величину, равную -1 , если все доминантные гены ассоциированы в P_2 . Поэтому корреляция $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ имеет нижний предел r , когда отношение доминирования постоянно по всем локусам.

Компонента F может быть оценена из внутрисемейных varianс семей B_1 и B_2 как

$$F = -(V_{B_1} - V_{B_2})$$

или из F_2 тройного анализирующего скрещивания как

$$F = -8 \left[\text{коварианса} \frac{(L_{1t} + L_{2t} + L_{3t})}{3} \cdot \frac{(L_{1t} - L_{2t})}{2} \right]$$

[22], или

$$F = -8 \left[\text{коварианса} L_{3t} \cdot \frac{(L_{1t} - L_{2t})}{2} \right],$$

что устраняет смещения от взаимодействия генотип — среда [9].

Если корреляция $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ приближается к 1, то не может быть сомнения, что имеется небольшая изменчивость в отношении доминирования в разных локусах. С другой стороны, если она меньше 1, то не должно следовать, что имеется изменчивость, поскольку точно такой же причиной является рассеяние доминантных аллелей между родительскими линиями. Эта корреляция,

следовательно, не может быть использована для выяснения, колеблется ли отношение доминирования относительно своего взвешенного среднего значения и, следовательно, о сверхдоминировании в меньшинстве локусов.

Ясно, что это является предметом будущих теоретических и экспериментальных разработок.

1.11. Заключение

Возможно, что небольшое число локусов, проявляющих сверхдоминирование, может ускользнуть при определении аналитическими методами, основанными на взвешенных средних значениях отношения доминирования, тем не менее большинство решающих доказательств на основании биометрического генетического анализа указывает на рассеяние как на главную причину гетерозиса. В самом деле, если экстраполировать наиболее полно исследованные случаи, то кажется вероятным, что все изложенные примеры сверхдоминирования могут быть отнесены на счет неаллельного взаимодействия и смещений сцепления, из чего следует, что гетерозиготность не является главной предпосылкой для высокой продуктивности, ее единообразия и стабильности. Предпосылкой, скорее, является правильная совокупность генов, которые могут быть собраны в гомозиготном состоянии или, если благоприятные аллели являются полностью доминантными, в гетерозиготном состоянии, что не окажет в данном случае влияния на общие характеристики фенотипа.

Решит ли селекционер собирать лучшие гомозиготы или их гетерозиготный эквивалент, зависит от времени, стоимости и доступности необходимой техники для селекции и производства семян.

Если принять, что рассеяние является первичной причиной гетерозиса, то отношение доминирования теряет свою традиционную роль в различении рассеяния и сверхдоминирования. Таким образом, акцент переносится на предсказание свойств гомозигот, получаемых при скрещивании. Относительные характеристики F_1 и лучших гомозигот должны быть, следовательно, еще одним дополнительным фактором, требующим рассмотрения при выборе между альтернативой конечных результатов и селекционной программы.

1.12. Литература

1. Allard RW (1956) The analysis of genetic environmental interaction by means of diallel crosses. *Genetics* 41:305—318
2. Bucio-Alanis L, Perkins JM, Jinks JL (1969) Environmental and genotype-environmental components of variability V segregating generations. *Heredity* 24:115—127
3. Cavalli LL (1952) An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: Reeve ECR, Waddington CH (eds) *Quantitative Inheritance*. HMSO, Lond, pp 135—144

4. Chahal GS, Jinks JL (1978) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation that inbred lines can generate using a single tester. *Heredity* 40:117—125
5. Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (ed) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 494—516
6. Coughtrey A, Mathér K (1970) Interaction and gene association and dispersion in diallel crosses where gene frequencies are unequal. *Heredity* 25:79—88
7. Fisher RA, Yates F (1963) *Statistical tables*, 6th edn. Longman, London
8. Gardner CO (1963) Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: Hanson WD, Robinson HF (eds) *Statistical genetics and plant breeding*. Natl Acad Sci Washington, DC, pp 225—252
9. Hewitt JK (1980) A note on the test for the direction of dominance in the triple test cross in the presence of genotype x environment interaction. *Heredity* 45:293—295
10. Hill J (1964) The effects of correlated gene distributions in the analysis of diallel crosses. *Heredity* 19:27—46
11. Hill J (1966) Recurrent backcrossing in the study of quantitative inheritance. *Heredity* 21:85—120
12. Hull FH (1946) Regression analysis of corn yield data. *Genetics* 31:219
13. Jayasekara NEM, Jinks JL (1976) Effect of gene dispersion on estimates of components of generation means and variances. *Heredity* 36:31—40
14. Jinks JL (1954) The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39:767—788
15. Jinks JL (1955) A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. *Heredity* 9:223—238
16. Jinks JL (1956) The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses. *Heredity* 10:1—30
17. Jinks JL (1978) Unambiguous test for linkage of genes displaying non-allelic interactions for a metrical trait. *Heredity* 40:171—173
18. Jinks JL (1981) The genetic framework of plant breeding. *Philos Trans R Soc London Ser B* 292:407—419
19. Jinks JL, Hayman BI (1953) The analysis of diallel crosses. *Maize Genet Coop Newslett* 27:48—54
20. Jinks JL, Jones RM (1958) Estimation of the components of heterosis. *Genetics* 43:223—234
21. Jinks JL, Perkins JM (1969) The detection of linked epistatic genes for a metrical trait. *Heredity* 24:465—475
22. Jinks JL, Perkins JM (1970) A general method for the detection of additive, dominance and epistatic components of variation. III. F_2 and backcross populations. *Heredity* 25:419—429
23. Jinks JL, Perkins JM (1972) Predicting the range of inbred lines. *Heredity* 28:399—403
24. Jinks JL, Pooni HS (1976) Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. *Heredity* 36:253—266
25. Jinks JL, Pooni HS (1979) Non-linear genotype x environment interactions arising from response thresholds. I. Parents, F_1 's and selections. *Heredity* 43:57—70
26. Jinks JL, Pooni HS (1980) Comparing prediction of mean performance and environmental sensitivity of recombinant inbred lines based upon F_3 and triple test cross families. *Heredity* 45:305—312
27. Jinks JL, Pooni HS (1981) Properties of pure breeding lines produced by dihaploidy, single seed descent and pedigree breeding. *Heredity* 46:391—395
28. Jinks JL, Stevens JM (1959) The components of variation among family means in diallel crosses. *Genetics* 44:297—308
29. Jinks JL, Virk DS (1977) A modified triple test cross analysis to test and allow for inadequate testers. *Heredity* 39:165—170
30. Jinks JL, Perkins JM, Breese EL (1969) A general method of detecting

- additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II. Application to inbred lines. *Heredity* 24:45—57
31. Kearsley MJ (1970) Experimental sizes for detecting dominance variation. *Heredity* 25:529—542
 32. Kearsley MJ (1980) The efficiency of North Carolina Experiment III and the selfing backcrossing series for estimating additive and dominance variation. *Heredity* 45:73—82
 33. Kearsley MJ, Jinks JL (1968) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. *Heredity* 23:403—409
 34. Mather K (1949) *Biometrical genetics*, 1st edn. Methuen, London
 35. Mather K, Jinks JL (1971) *Biometrical genetics*, 2nd edn. Chapman & Hall, London
 36. Mather K, Jinks JL (1977) *Introduction to biometrical genetics*. Chapman & Hall, London
 37. Mather K, Jinks JL (1982) *Biometrical genetics*, 3rd edn. Chapman & Hall, London
 38. Mather K, Vines A (1952) The inheritance of height and flowering time in a cross of *Nicotiana rustica*. In: Reeve ECR, Waddington CH (eds) *Quantitative inheritance*. HMSO, London, pp 49—80
 39. Perkins JM, Jinks JL (1970) Detection and estimation of genotype x environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. *Heredity* 25:157—177
 40. Perkins JM, Jinks JL (1973) The assessment and specificity of environmental and genotypeenvironmental components of variability. *Heredity* 30:111—126
 41. Pooni HS, Jinks JL (1979) Sources and biases of the predictors of the properties of recombinant inbreds derived by single seed descent. *Heredity* 42:41—48
 42. Pooni HS, Jinks JL (1980) Non-linear genotype x environment interactions. *Heredity* 45:389—400
 43. Pooni HS, Jinks JL (1981) The true nature of the non-allelic interactions in *Nicotiana rustica* revealed by association crosses. *Heredity* 47:253—258
 44. Pooni HS, Jinks JL (1982) Comparative analyses of dispersion and association crosses to detect linkage and epistatic components of variation. *Heredity* 49:211—220
 45. Pooni HS, Jinks JL, Cornish M (1977) The causes and consequences of non normality in predicting the properties of recombinant inbred lines. *Heredity* 38:329—338
 46. Pooni HS, Jinks JL, Jayasekara NEM (1978) An investigation of gene action and genotype x environment interaction in two crosses of *Nicotiana rustica* by triple test cross and inbred line analysis. *Heredity* 41:83—92
 47. Pooni HS, Jinks JL, Pooni GS (1980) A general method for detection and estimation of additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. IV. Triple test cross analysis for normal families and their selfs. *Heredity* 44:177—192
 48. Virk DS, Jinks JL (1977) The consequences of using inadequate testers in the simplified triple test cross. *Heredity* 38:237—251

Глава 2

ГЕТЕРОЗИС КУКУРУЗЫ: ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА

*Дж. Ф. Спрэг **

Интерес к гетерозису не ослабевает на протяжении многих лет. Изучение этого явления велось по двум самостоятельным направлениям. В первом, по большей части описательного характера, рассматривались частота и величина наблюдаемых эффектов. В самом начале этого описательного периода стали появляться гипотезы относительно причин, лежащих в основе данного явления. После переоткрытия законов Менделя эти гипотезы были сформулированы более конкретно и аргументированно.

Второе направление сосредоточилось на изучении физиолого-биохимических особенностей процессов, предположительно «обуславливающих» гетерозис. Однако его причины на биохимическом уровне остаются столь же неясными, как и 50 лет назад.

Тем не менее удалось достичь значительного прогресса в умении манипулировать популяциями для повышения гетерозисного эффекта. Промышленное использование гибридной кукурузы, начатое примерно с 1930 г., стимулировало интенсивные исследования, направленные на повышение эффективности систем скрещивания. Эффективность различных способов скрещивания, в свою очередь, зависит от относительной важности различных типов действия генов, т. е. от генетических механизмов, обуславливающих гетерозис.

В данной главе будут представлены краткий обзор некоторых из ранних работ описательного характера, проведенных на кукурузе, имеющих непосредственное отношение к действию генов, включенному в гетерозис, а также схема выведения гибридной кукурузы и ее влияние на продуктивность.

2.1. Ранняя история

Повышение мощности и продуктивности, следующее за скрещиванием сортов, видов и родов, привлекло к себе внимание после публикаций данных Кельройтера [47]. Многие из них мало что внесли в понимание этого явления или в практическое использование гибридной мощности. В последующих разделах мы рассмотрим лишь небольшую часть ранних работ, проведенных на кукурузе, связанных с характером наблюдения, теорией и практикой.

* G. F. Sprague. Department of Agronomy, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL 61 801/USA.

Дарвин [13] некоторое время работал с кукурузой и пришел к выводу, что перекрестное опыление обычно полезно, а самоопыление сопровождается уменьшением мощности и плодovitости. Бил [4] получил и проверил серии гибридов между сортами кукурузы. Лучшие комбинации на 50 % превосходили по урожайности родительские формы. Работы Санборна [65] и Мак-Клуре [50] подтвердили более ранние сообщения Била и обобщили представление о превосходстве сортовых гибридов над средней продуктивностью родительских форм. Общий характер таких данных получил развитие в работах Морроу и Гарднера [56]. Другие исследователи продолжали работать над этой проблемой на протяжении последующих 20 лет. Большинство из приведенных работ относилось к доменделевскому периоду и не внесло весомого вклада в понимание гетерозиса сверх общезвестного факта, что межсортовые гибриды часто существенно превосходят по урожайности родительские формы. Некоторые гибриды сравнивались по урожайности с двойными гибридами, полученными позже. Хотя предложение для такого использования было сделано, промышленное производство межсортовых гибридов так и не нашло широкого применения.

С 1890 по 1920 г. «кукурузные ярмарки» оказали заметное влияние как на селекцию кукурузы, так и на распространение некоторых сортов и линий. Многие линии Reid и Leaming получили широкое распространение по Кукурузному поясу, а призовые образцы часто продавались по высокой цене. Постепенно сложилось впечатление, что большинство признаков, считавшихся важными по апробационной карточке, являются несущественными и это положительно сказалось на урожайности. Как альтернатива развивалось представление о полезных типах, и новые сорта, такие, как Krig, чрезвычайно широко распространяются. Кроме того, установление новых идеальных типов хотя и не содействовало нашему пониманию гетерозиса, но само изменение селекционной практики могло оказать существенное влияние на оценку значения генетического равновесия, о чем мы упомянем позже.

Основа более глубокого понимания гетерозиса была заложена Шеллом [67, 68]. Ограниченное число экспериментов по инбридингу кукурузы было проведено ранее другими исследователями, но на экспериментаторов в первую очередь произвело впечатление заметное снижение гибридной мощности. Шелл также наблюдал эффекты инбридинга, но его больше интересовала генетическая основа этого общего явления. Шелл [67] пришел к выводу, что сорт представляет собой сложную смесь гибридов, где каждое растение имеет разный генотип. Изменчивость в линиях, подверженных инбридингу, в том числе и потеря мощности, были следствием расщепления и возможной гомозиготности благоприятных и вредных аллелей. Он также показал, что когда некоторые линии скрещивают, то урожай F_1 превосходит родительские сорта. В 1909 г. он разработал это важное положение, ставшее стандарт-

ным методом в селекционных программах кукурузы, начатых позже.

Ист [16, 17] также представил данные о результатах инбридинга и перекрестного опыления на кукурузе. Эти две серии работ появились весьма своевременно. Массовый отбор как способ повышения урожайности, по общему мнению, был неэффективным, а инбридинг и гибридизация обещали найти альтернативный путь к повышению урожайности. Изучение инбридинга было начато на некоторых исследовательских станциях. Многие работы быстро прекратились, так как казалось, что видимое уменьшение мощности препятствовало ее промышленному использованию. Казалось, что препятствие преодолено, когда Джонс [44] предложил использовать двойные гибриды для промышленных посевов. По этой системе семена должны были производиться от высокоурожайных родительских форм, полученных от простых скрещиваний, что снимало ограничения, накладываемые низкой урожайностью инбредных родительских линий.

2.2. Теории гетерозиса

Термин «гетерозис» был введен Дж. Г. Шеллом для того, чтобы избежать представлений, что «гибридная мощность» имеет чисто менделевскую основу. Предположения относительно причины этого явления почти столь же стары, как и описывающие его наблюдения. Некоторые из таких ранних предположений изложены в работах Циркле [83], Хэйеса [32] и Шелла [69].

После переоткрытия законов Менделя были выдвинуты две основные теории гетерозиса: первая — теория доминирования благоприятного фактора; вторая, имеющая множество названий, — стимуляция гетерозиса, кумулятивное действие дивергентных аллелей и сверхдоминирование. Мы будем использовать термин «сверхдоминирование», во-первых, из-за его простоты и, во-вторых, из-за того, что это название лучше всего отражает количественные генетические представления. Изначально термин был введен, чтобы избежать неоднозначности, в обычном употреблении «гетерозис» и «гибридная мощность» практически являются синонимами.

2.3. Доминирование

В 1910 г. Кибл и Пеллью [46] сообщили о гибриде двух сортов гороха, различающихся по числу узлов и длине междоузлий. Гибрид превосходил по высоте каждого из родителей; увеличение высоты объяснялось как результат комплементарных действий доминантных аллелей в двух локусах. В дальнейшем они предположили, что подобные взаимодействия могут существовать между аллелями во многих локусах. Брюс [7] представил количественные выкладки для уменьшения числа гомозиготных рецес-

сивов (вредные действия) в F_1 гибридов по сравнению с обоими родителями. Концепция доминантных благоприятных факторов была расширена Джонсом [43] для включения сцепления в эту схему. Данные классической генетики, инбридинга кукурузы и опытов по гибридизации согласовывались с объяснением гетерозиса на основе доминирования.

Главное альтернативное объяснение гетерозиса, т. е. сверхдоминирование, имело менее впечатляющее количество подтверждающих данных. Довольно расплывчатая концепция стимуляции, возникающей непонятным образом из гетерозиготности как таковой, была поставлена на более прочную концептуальную основу гипотезой Иста [18] о дивергентных аллелях. Предложенная дивергенция включала в себя и физиологические факторы, так что гетерозигота осуществляла эти функции в широком диапазоне условий среды более эффективно, чем любая гомозигота.

В исследованиях на кукурузе главным сторонником такого типа действия генов был Ф. Г. Халл, избегавший термина «сверхдоминирование». Халл [35, 36], основываясь на опытах по скрещиванию кукурузы, утверждал, что гипотеза доминирования не в состоянии объяснить полученные результаты. Некоторые из этих трудностей состоят в следующем: урожайность гибрида F_1 часто превосходит суммарную урожайность двух родителей, неудача массового отбора на повышение урожайности, меньшая урожайность гибридов от линий второго и третьего циклов скрещивания по сравнению с гибридами от исходных родительских линий. Некоторые из этих высказанных ограничений не подтвердились последующими исследованиями. Тем не менее поддержка Халлом сверхдоминирования стимулировала пересмотр технологий скрещивания и косвенным образом привела к быстрому распространению теории количественной генетики.

Наиболее сильная критика адекватности гипотезы доминирования была предпринята Крау [11, 12]. Взяв за основу допущения гипотезы доминирования (доминирование благоприятных аллелей, аддитивность действий между локусами и популяционное равновесие), он ввел в употребление три популяционных параметра: n — число локусов, u — частота мутаций и s — селективная недостаточность рецессивного фенотипа. Он показал, что в среднем уменьшение селективной ценности популяции, обусловленное недостаточностью рецессива, является произведением селективной недостаточности и частоты особей, несущих этот фактор, т. е. (s), (u/s) или n . Используя допущение относительно n , u и s , он подсчитал, что в среднем прибавка к урожаю в популяции, где все вредные рецессивы заменены на их доминантные благоприятные аллели, не должна составлять более чем 5 %, если значения, которые он принял для n , s и u , являются обоснованными. Обычно используемые гибриды кукурузы включают инбредные линии, происходящие от двух или более сортов. Увеличение урожайности, полученное от гибридов, соответствует этому 5 %-ному максимальному увеличению.

Обширные исследования, предпринятые в штате Небраска Гарднером [22, 25], а также Мареком и Гарднером [49], показали эффективность массового отбора на сорте Hays Golden. Пятнадцать поколений массового отбора имели результатом среднегодовое повышение урожайности на 0,8 %, а общее повышение составило 12—14 %. Этот успех был частично связан с очень простой модификацией техники отбора; применение блокинга позволило свести к минимуму воздействия среды.

Вторым доказательством этого же положения служит двойной гибрид Kansas 2234. Каждая из родительских линий этого гибрида происходила от самоопыляющегося сорта Pride of Saline. За время многолетних испытаний этот гибрид превосходил родительский сорт по урожайности примерно на 8 %.

В обоих случаях увеличение урожайности превышало 5 %-ный максимум, постулированный Крау. В противоположность только что описанным гибридам от односортового источника повышение урожайности промышленных гибридов является еще более впечатляющим. В общем, обширные данные подтверждают концепцию сверхдоминирования, если допущения относительно параметров n , s и u обоснованы.

2.4. Число генов

Общее число генов в любом данном виде относительно постоянно при неизменной ploидности. Результаты исследований показали высокую степень избыточности ДНК, так что оценки общего числа генов, основанные на содержании ДНК, дают недостоверную информацию. Оценки числа генов, использующие продуктивность или другие количественные признаки, могли бы быть более информативными, если они возможны.

Были предприняты попытки оценить число генов с использованием количественных признаков. Во многих из них не удовлетворялось основное требование для получения приемлемой оценки: чтобы все доминантные аллели были сконцентрированы в одном родителе, а рецессивные — в другом. Исследование, наиболее приближенное к этому требованию, состояло в опытах по долговременному отбору в штате Иллинойс, имеющих целью изменить содержание масла и белка в семени. Дадли [14] представил данные по 76 поколениям отбора. Содержание масла изменилось от начальных 4,7 % до 19 % и менее чем на 1 % в самой лучшей и самой худшей сериях соответственно. Число эффективных факторов, контролирующих эти различия, было оценено величиной 54. В экспериментах по исследованию содержания белка изучаемые величины увеличились от 0 до 15 в самых лучших сериях и приблизительно до 9 в самых худших сериях, давая число эффективных генов, равное 122. Оценки из этих экспериментов, несомненно, сильно занижены по сравнению с полученными в дальнейших исследованиях. Подобные оценки недостижимы для

факторов, влияющих на продуктивность, так как они, вероятно, могут содержать в себе большинство функционирующих генов генома.

2.4.1. Мутация

Данные о естественной частоте мутаций достаточно ограничены. В двух работах были проведены исследования количественных признаков. В первой работе [77] родительский материал представлен 11 дигаплоидами. Согласно их происхождению можно считать, что они обладают высокой степенью гомозиготности. Материал был доведен до пяти поколений самоопыления, сохраняя два початка для представления каждой сублинии в каждом поколении. К концу периода самоопыления был произведен посев от каждого исходного источника и некоторых сублиний, полученных от них во время самоопыления. Достоверные различия между родителем и потомком или между потомками внутри одного поколения рассматривались как доказательство мутации. У отдельных растений учитывали время появления пестичных столбиков, высоту растения, ширину листа, число ветвей в метелке, число зерновых рядов, диаметр початка, массу 100 семян и семенную продуктивность. Используя указанные критерии, была определена частота мутаций: 4,5 мутации на 100 гамет.

Вторая работа была проведена по этой же общей схеме, за исключением того, что исходный материал включал 6 инбредных линий, каждая из которых была самоопыляющейся и поддерживалась методом рядковой селекции (посев зерен от каждого початка в отдельный ряд), по крайней мере, в течение 10 поколений до начала эксперимента [63]. Частота мутаций составила 2,8 мутации на признак на 100 гамет.

Эти частоты мутаций не могут быть выражены в приемлемой форме, поскольку неизвестна генетическая основа ни одного из количественных признаков. Хотя число локусов, обуславливающих каждый измеряемый признак, было очень велико, наблюдаемые частоты, видимо, значительно выше, чем обычно используемая величина, — в среднем 10^{-5} . Вполне возможно, что локусы, определяющие агрономические признаки, различаются как по частоте мутаций, так и по селекционной ценности от летальных или полуметальных локусов, изученных более полно.

2.4.2. Отбор

Давление отбора может действовать как на гетерозиготы, так и на гомозиготы. Если это верно, то должен наблюдаться заметный эффект на конечное равновесие *пи*. Нам неизвестны данные по кукурузе, которые бы позволили установить даже грубые пределы для *s* (давление отбора) для различных типов мутаций. Если допустить, что популяции находятся в состоянии равновесия, то можно надеяться, что мутационный груз сравним у

сортов, приспособленных к этой экологической зоне. Данные на этот счет получены в результате некоторых ранних исследований по инбридингу кукурузы.

Хэйес и Брюбейкер [31] представили данные по пяти неродственным сортам, приспособленным к условиям штата Миннесота. Размер выборки составлял от 44 до 203 S_1 початков на сорт. Частота початков, расщепляющихся по типам хлорофилльной недостаточности, составляла от 7 до 39 %. Дженкинс [37] представил сравнимые данные по 14 сортам, адаптированным к условиям штата Айова. Размер выборки составлял от 94 до 898, а доля початков S_1 , расщепляющихся по хлорофилльным дефектам, была от 6,4 до 35,5. Были изучены также два неадаптированных кремнистых сорта, каждый из которых имел малый размер выборки. Один не имел початков S_1 , расщепляющихся по хлорофилльным дефектам, у второго их было 26,7 %. В обоих исследованиях были определены частоты, скорее, для класса мутантов «хлорофилльные дефекты», чем мутаций в одном локусе. В настоящее время известно, что мутаций в одном из нескольких локусов обуславливают фенотип хлорофилльной недостаточности. Учитывая этот факт, становится очевидным, что сорта имеют существенно различные уровни гетерозиготности по хлорофилл-дефектным локусам. Если сорта находятся в равновесии, то являются ли различия следствием разных частот мутаций или разных режимов отбора, примененных к ним до начала изучения, или комбинацией этих двух причин? Разумеется, этот класс мутантов не играет роли в промышленном использовании гибридной мощности. Линии могут быть легко освобождены от таких дефектов в процессе инбридинга и отбора. Аллели, участвующие в гетерозисе, могут вносить вклад в продуктивность при некоторых специфических условиях среды. Предположение о средней частоте мутаций порядка $1 \cdot 10^{-5}$ не представляется обоснованным из-за ограниченного числа данных.

Вероятно, в выживание мутантов на популяционном уровне может быть включен некоторый тип эпистаза. Мутации, приводящие к скороспелости, могут быть крайним примером этого явления. На родине кукурузы, в тропиках, мутация, определяющая ранние сроки цветения или созревания, может оказывать нейтральное или слабopовреждающее действие. Однако, если такая гетерозигота будет помещена в новую среду, то мутант может внести большой вклад в приспособляемость и продуктивность. Поскольку мы очень мало знаем о плеiotропных эффектах отдельных мутантов, данные по частоте мутаций имеют небольшое значение.

2.4.3. Дрейф

Кукуруза — вид, чрезвычайно подверженный изменчивости. Среди описанных рас сроки созревания меняются от нескольких месяцев до целого года, высота — от 2 до 5 м с соответствующим

размахом всех других количественных признаков. С мутациями в качестве единственного источника всего генетического разнообразия, различия между расами и сортами должны быть частично обусловлены дрейфом генов. Раньше индивидуальные поля были небольшими и соответственно семенная продуктивность ограничена. В этих условиях дрейф мог быть довольно ощутимым. До некоторой степени такая же благоприятная ситуация для дрейфа оставалась и в период кукурузных ярмарок. Некоторые фермеры и в особенности фермеры-селекционеры заменили свои ранее возделываемые сорта и линии, покупая призовые однопочатковые или десятипочатковые образцы.

Давление отбора, естественного или искусственного, также изменялось в течение этого периода. Поскольку площадь возделывания кукурузы расширилась, появились новые трудности. Выживание при новом давлении отбора могло быть очень ограниченным, что снова способствовало дрейфу. Изменения частоты генов, возникающие при дрейфе, должны были тормозиться до некоторого уровня при интрогрессии с соседних полей. Величина этих противодействующих сил неизвестна, однако поразительное разнообразие среди рас и сортов является установленным фактом, как и высокая степень гетерогенности и гетерозиготности в таких расах и сортах.

2.5. Количественная генетика гетерозиса

Поиск объяснения явления гетерозиса осуществлялся несколькими путями: изучением сравнительной скорости роста методами классической генетики и в меньшей степени — физиологическим и биохимическим. Ни один из них не дал удовлетворительной информации относительно полемики между доминированием и сверхдоминированием.

Для селекционера-растениевода эта полемика представляет малый интерес, в большей степени его интересует, можно ли управлять гетерозисом для получения более продуктивных форм. Обширные данные при изучении количественных признаков обнаруживают большое разнообразие в типах действия и взаимодействия генов. Можно предположить, что типы действия генов, участвующие в гетерозисе, также могут быть различными. Таким образом, вопрос о том, какая из теорий гетерозиса верна, не имеет большого значения. Селекционера больше интересует вопрос: каково относительное значение различных типов действия и взаимодействия генов, участвующих в проявлении гетерозиса?

Установление способа наследования количественных признаков с помощью методов классической менделевской генетики было бы долгим, утомительным и малоэффективным занятием. На практике селекционер должен работать со многими количественными признаками, и его задача будет выполнена, если он сможет приложить эффективное давление отбора для сдвига среднего значения популяции в желаемом направлении до суще-

ственного уровня. Успех в селекции зависит от имеющихся типов действия генов.

Количественная генетика ничего не говорит о генетическом функционировании на молекулярном уровне какого-либо единственного аллельного замещения. Скорее, она стремится иметь дело с фенотипической экспрессией, являющейся результатом совместных вкладов всех участвующих локусов. С помощью линейных моделей она стремится охарактеризовать популяцию и их ответ на отбор на основе средних значений, вариантов и коварианс. Оценки этих популяционных параметров затем могут быть интерпретированы с позиций менделевской генетики. Одна из основных предпосылок состоит в том, что число локусов, определяющих некоторый количественный признак, велико и, следовательно, эффект некоторого отдельного аллельного замещения невелик. Другие, более специальные допущения состоят в следующем:

1. Правильное расхождение двойного набора хромосом в мейозе.

2. Отсутствие сцепления между генами, контролирующими признак, или равновесие по сцеплению.

3. Два аллеля на локус.

4. Отсутствие эпистаза, т. е. фенотипический эффект замещения одного аллеля на другой не изменяется генами других локусов.

Там, где эти допущения кажутся излишне жесткими, имеются весьма удовлетворительные приемы для оценки величины и направления смещения, возникающего из-за неудачного допущения.

Используя линейную модель, количественная генетика стремится охарактеризовать некоторую популяцию в понятиях, отражающих ожидаемый ответ на отбор. Эти характеристики включают аддитивные, доминантные и эпистатические эффекты генов. Они не копируют такие же или подобные термины, использующиеся в классической генетике.

Должным образом поставленные эксперименты позволяют оценить относительное значение различных типов действия генов, обуславливающих некоторый количественный признак. В последующих разделах мы представим обзор некоторых работ, стремящихся показать или оценить различные типы действия генов, обуславливающих гетерозис (урожайность) или другие количественные признаки.

2.6. Сверхдоминирование

Два из доводов, указывающих на неадекватность модели доминирования [35], как выяснилось впоследствии, оказались неверными: неудача массового отбора (см. [22, 25]) и отсутствие повышения продуктивности в линиях второго цикла*. Некоторые

* Линии, полученные при инбридинге гибридного материала (простого или двойного скрещивания), а не от перекрестноопыляемого сорта.

из широко используемых инбредных линий (например, Мо 17 и т. д.) являются линиями второго цикла. Третий довод состоит в том, что сумма урожайностей родительских линий равна урожайности гибрида. К сожалению, данные по этому вопросу ограничены. Получены данные по урожайности инбредных линий и гибридов для родительских линий и гибридов за 1930, 1950 и 1970 гг. (М. Meghji, личное сообщение). Урожайность гибридов и их родительских инбредных линий за этот период увеличилась. Но, несмотря на то что продуктивность линий улучшилась, суммарная родительская урожайность осталась меньше, чем урожайность соответствующих гибридов F_1 . Таким образом, при использованной системе испытаний упомянутое противоречие, по-видимому, сохраняется.

Если сравнение урожайности инбредных форм и гибридов можно рассматривать как важный критерий, то, видимо, возникнут вопросы относительно способов их осуществления. При нормальных испытаниях по сравнению гибридов исследуемые формы высеваются с общей плотностью популяции, принятой в данной местности и, вероятно, примерно соответствующей оптимуму для исследуемого региона. Эта система также обеспечивает примерное равенство показателей площади листовой поверхности для различных исследуемых форм. Сравнение инбредных линий при тех же плотностях не обеспечивает ни приближение к оптимуму, ни равенство показателей площади листовой поверхности. Видимо, пока не будут устранены эффекты этих потенциальных источников смещения, сравнение инбредных линий и гибридов следует интерпретировать с оговорками.

Имеется мало данных относительно существования моногенного гетерозиса (сверхдоминирования) у кукурузы и других видов. В большинстве случаев он был недостаточно изучен, но даже если бы его наличие подтвердилось, то немного бы добавилось к более общему вопросу: сверждоминирование является первичным или даже просто важным типом взаимодействия генов, обуславливающим гетерозис? Поскольку надежды на сходство гипотез доминирования и сверждоминирования исчезли, для их сопоставления были использованы специальные методы для получения необходимых данных.

2.6.1. Факториальный анализ

Была предложена система для сравнения серий гомозиготных и гетерозиготных локусов в группе изогенных линий ячменя [20]. Расселом и Эберхартом [62] была использована методика для изучения среднего значения действий аллелей в трех локусах на общем инбредном фоне. Изучаемыми аллелями были sh (обуславливающий образование амилопектина крахмала), Rp^1 (обуславливающий устойчивость к некоторым биотипам *Puccinia sorghi*) и Rf_1 (обуславливающий восстановление пыльцевой фертильности в *Tcms* цитоплазме). Эти аллели были введены в

долговременную инбредную линию В14 с помощью беккроссов. В конечном итоге было получено восемь сублиний, представляющих все гомозиготные комбинации из двух аллелей в каждом из трех локусов. Были получены сравнительные данные по девяти количественным признакам, включая урожайность. Этот подход позволил оценить аддитивные эффекты и эффекты доминирования в каждом локусе и, кроме того, оценить фактор всех двух и трех взаимодействий (эпистаз). Наличие сверхдоминирования было получено по двум локусам (Rp^1 и Rf_1) для урожайности. Для всех исследованных типов действия генов, за исключением взаимодействия доминирования второго порядка, были получены значимые эффекты. Значительные различия были более частыми для аддитивных эффектов в следующем порядке: доминантные $\times$ доминантные, аддитивные $\times$ аддитивные, доминантные и аддитивные $\times$ доминантные.

Результаты другого исследования с использованием того же экспериментального подхода, были опубликованы Расселлом [60]. Маркерными генами были wx , br_2 (ген низкорослости) и Rf_1 (на инбредном фоне линии Ну). Данные включали те же количественные признаки, что и в предыдущем исследовании. Наблюдались высокодостоверные различия 27 генотипов. Сравнительные данные были получены для всех основных эффектов (аддитивных и доминирования) и для всех взаимодействий первого и второго порядков для одного или более признаков.

Данные обоих исследований показывают интересные результаты. Они говорят о наличии сверхдоминирования и эпистаза. Частота значимости сверхдоминирования больше в сериях Ну, чем в сериях В14, несмотря на то что два из трех маркерных генов были общими в обоих исследованиях. Эпистаз, усредненный по всем признакам, был меньше в сериях Ну, чем в В14. Частота и распределение оценок эпистаза в сериях были различными.

Хотя достоверные оценки и эпистаза, и сверхдоминирования были получены в каждом опыте, между участвующими генами (включая соседние сегменты хромосомы) были различия, так же как и в распределении значимых взаимодействий. Даже при высоком уровне инбредности использованных линий на эффекты генов оказывали влияние гены других локусов, например локусы wx и rf_1 проявляли сверхдоминирование в присутствии Br_2Br_2 или br_2br_2 и только частичное доминирование в присутствии Br_2br_2 . Если такое положение не является исключительным, то этот тип усреднения будет иметь тенденцию к минимизации оценок доминирования и эпистаза.

Использование почти изогенных фонов, несомненно, увеличивает точность оценок генных эффектов и их взаимодействия. Тем не менее этот высокий уровень гомозиготности может увеличивать трудность экстраполяции на ранжированный ряд генотипов в популяциях или среди F_1 -х серий инбредных линий. В таком случае оценки генетических эффектов будут представлять средние по большому ряду генотипов.

2.6.2. Доминирование против сверхдоминирования

В 1950 г. Спрэг и Миллер [74] предложили схему скрещивания, чтобы получить данные об относительной важности доминирования и сверхдоминирования для урожайности гибридов. Схема включала использование двух популяций кукурузы и одного инбредного испытуемого родителя. В каждой популяции осуществлялся отбор, основанный на результатах анализирующего скрещивания. Согласно обеим гипотезам последовательные циклы отбора должны были оказывать влияние на изменение частоты генов внутри каждой популяции. По гипотезе сверхдоминирования изменения частоты генов дадут повышение уровня гетерозиготности относительно испытуемого родителя и соответственное увеличение генетического сходства обеих родительских популяций. Для проверки этой гипотезы были предприняты две серии опытов. Данные были опубликованы по каждой серии после завершения пяти циклов отбора.

Расселл и др. [64] представили данные по одной серии, включавшей перекрестноопыляемый сорт *Alph* и F_2 одного скрещивания ($WF \times B7$) с общим испытуемым родителем *B14*. В результате отбора в каждой популяции повысилась урожайность, начиная с цикла 0 до цикла 5. Более того, популяция скрещиваний $C_5 \times C_5$ значительно превышала по урожайности популяцию $C_0 \times C_0$. Такая реакция могла бы ожидаться по гипотезе доминирования, тогда как если бы сверхдоминирование было главным типом генного действия, то ожидался бы противоположный результат.

Данные, суммирующие пять циклов во второй серии, были опубликованы Валейко и Расселлом [81]. В этих экспериментах были использованы два перекрестноопыляемых сорта — *Kolkmeier* и *Lancaster* вместе с общей инбредной испытуемой линией *Hu*. В этом случае начальный размер выборки для обоих сортов был невелик: пять линий S_1 . Таким образом, скорость повышения инбредности высока с расчетом на то, что урожайность популяций не будет повышаться. У сорта *Kolkmeier* не произошло никакого отклонения, а у сорта *Lancaster* урожайность немного снизилась. Однако в сериях внутрипопуляционного скрещивания комбинация $C_5 \times C_5$ существенно превышала по урожайности $C_0 \times C_0$. И на этот раз это было закономерно, если доминирование, а не сверхдоминирование было главным типом действия генов.

В обоих исследованиях были получены количественные оценки для популяций C_0 — C_5 вместе с сериями неродственных тестеров. Вообще, результаты анализирующего скрещивания указывают на изменение частоты генов, происходящее при использовании общего тестера; частота сохраняется, когда используются разные испытуемые родители. Таким образом, данные обеих серий экспериментов указывают, что аддитивные генетические эффекты в первую очередь ответственны за увеличение гетерозиса.

Сходные данные были получены Моллом и др. [54] при срав-

нении проявления урожайности и гетерозиса в семье полных сибсов и в реципрокных системах периодического отбора. В обеих системах исходными сортавыми источниками были Jarvis и Indian Chief. В обеих селекционных системах довольно полно подавлялись изменения в гетерозисных структурах. В сериях семьи полных сибсов было получено значительное повышение урожайности при последовательных циклах отбора, но гетерозис либо не изменялся совсем, либо изменялся, но незначительно. Повышение урожайности было также получено в реципрокных повторных сериях, сопровождающееся существенным увеличением гетерозиса. Такое поведение должно было бы предполагать либо сверхдоминирование, либо эпистаз. Однако данные не требуют такой интерпретации, поскольку урожайность родительских популяций увеличивается вместе с урожайностью межсортных гибридов. Авторы заключают, что результаты из обеих серий отбора могут рассматриваться как подтверждение адекватности предположения о полном доминировании.

2.7. Эпистаз

Мы будем использовать термин «эпистаз», включающий любое действие, возникающее из взаимодействий между неаллельными генами. В классической и микробиологической генетике, где можно описать простые системы и использовать подходящие родительские линии, такой тип взаимодействия известен. Однако, когда исследование переносится с маркерных линий на популяции со случайным скрещиванием, то показать наличие эпистаза становится труднее и еще труднее дать ему количественную оценку. При попытке показать наличие или оценить значение эпистаза в гетерозисе было использовано несколько различных экспериментальных подходов.

2.7.1. Инбредная депрессия

Райт [82] установил, что зависимость между средней продуктивностью и снижением гетерозиготности будет линейной независимо от уровня доминирования (частичное, полное или сверхдоминирование), если отсутствуют сцепление или эпистаз. Обширная литература по инбридингу кукурузы не была детально изучена: были сообщения об отдельных случаях и линейных, и нелинейных ответов. Мы рассмотрим только три серии данных, в которых уровни инбридинга были достигнуты с помощью различных приемов.

В качестве родительского материала использовались четыре стабильные инбредные линии [66]. Уровни инбредности, более чем 50 % (F_2 или $BC1$) были получены путем возвратных скрещиваний. Было использовано пять уровней гетерозиготности. Суммарные данные показывают наличие криволинейной зависимости

гетерозиготность — продуктивность и для урожая, и для числа початков на растение. В исследовании, проведенном Сингом и др. [70], были использованы скрещивания двойных гибридов, и разные уровни инбредности — от 0 до 9/16 — были достигнуты многократными скрещиваниями одной линии в 8-линейной комбинации. Было проведено сравнение 14 серий таких 8-линейных комбинаций. Регрессия продуктивности по уровню инбредности была линейной для семенной продуктивности, времени выбрасывания метелки, длины початка и высоты растения. Для объединенных данных квадратичные зависимости были незначимыми, но отклонения от линейности, видимо, были связаны с данными некоторых серий.

В работе Холлауэра и Сирса [30] использовался один сортовой источник и уровни инбредности достигались в последовательных поколениях самоопыления. Всего было использовано 248 случайных линий. Все поколения инбридинга сравнивались по одним и тем же признакам, данные были получены для 10 количественных признаков, включая урожайность. Регрессионный анализ показывает, что зависимость между уровнями инбредности и средним значением продуктивности адекватно описывается линейной моделью. Однако для некоторых размеров початка и зерна отклонения от линейности были значимыми, но не очень большими.

Можно было бы привести и другие исследования по инбридингу, но это ни в коей мере не изменило бы представленную картину того, что инбредная депрессия может быть результатом увеличения частоты неблагоприятных рецессивных локусов и некоторое смещение, возникающее в результате эпистатического действия генов, относительно невелико.

2.7.2. Анализ средних значений поколения

Гэмбл [21], используя анализ средних значений поколения [33], получил оценки аддитивных эффектов, доминирования и эпистаза в исследовании, включающем все комбинации из шести инбредных линий. В исследовании, включающем урожай, эффекты доминирования по всем 15 сериям были совпадающими и высокодостоверными. Достоверные оценки для аддитивных эффектов были менее совпадающими, но такой подход менее пригоден для оценки аддитивных эффектов. Достоверные оценки были также получены для каждого из трех типов эпистаза.

Морено-Гонзалес и Дадли [55] сравнили три метода оценки аддитивности доминирования и двухфакторного эпистаза: анализ средних значений поколения; анализ диаллельных скрещиваний, включая расщепляющиеся поколения, и сравнение двухлинейного и трехлинейного скрещиваний. Достоверные оценки для эпистаза были получены с помощью этих методов, но они были значительно меньшими по сравнению с эффектами доминирования. Диаллельный тест выявил значимость взаимодействия генетических факторов и места выращивания. Используя в качестве

ошибки соответствующую среднеквадратичную χ^2 взаимодействия, было получено, что только среднеквадратичная доминирования остается значимой.

2.7.3. Оценки при сопоставлении селектированных и неселектированных линий

Процесс отбора выявляет линии с благоприятным ответом на уровне гибрида. Если такой отбор выявляет благоприятные эпистатические комбинации, то могут ожидать различные ответы при сопоставлении селектированных и неселектированных линий или внутри гетерогенной популяции. Далее будут рассмотрены оба направления исследований.

Бауманн [3], Горслийн [26], а также Спрэг и др. [78] представили данные по сопоставлению среди селектированных линий. В работе [78] было использовано шесть инбредных линий, имеющих хозяйственное значение. Сбалансированные серии были получены следующим образом:

Двухлинейные скрещивания	Трехлинейные скрещивания
1×2	(1×2)×3
1×3	(1×3)×2
2×3	(2×3)×1
$\bar{X}_1$	$\bar{X}_2$

Достоверные различия между средними значениями $\bar{X}_1$ и $\bar{X}_2$ были, по-видимому, обусловлены некоторой формой межаллельного взаимодействия, так как все внутриаллельные взаимодействия были сбалансированы. В сравнениях, включающих 60 таких сбалансированных серий, достоверные различия были получены в 13 случаях.

В последующем аналогичном исследовании [76] с использованием неселектированных линий также было показано наличие эпистаза. Следует, однако, подчеркнуть, что разность $\bar{X}_1 - \bar{X}_2$ была малой по сравнению со средними значениями. Частота и оценка эпистаза существенно не отличались между селектированными и неселектированными группами линий. Результаты описанных работ удовлетворяют положениям классической генетики, что эпистаз является фактором гетерозиса. Но они ничего не говорят о более важной проблеме: роли эпистаза относительно других типов действия генов.

Эта проблема была изложена в серии публикаций из Северной Каролины. Эберхарт и др. [19] представили оценки для аддитивности, доминирования и некоторых типов эпистатической изменчивости для каждого из семи количественных признаков в двух сортах — Jarvis и Indian Chief. Основная часть общей генетической изменчивости для каждого признака была аддитивной,

для эпистаза это осталось неясным. Используя несколько отличную модель и экспериментальный материал, Стьюбер и Молл [79] установили, что менее чем 10 % общей изменчивости должно быть отнесено за счет эпистаза.

Некоторые исследователи [57, 79, 80] рассмотрели связанный с этим вопрос: если эпистаз существует, то достаточной ли он величины, чтобы быть источником предсказаний смещения в трехлинейном и двухлинейном скрещивании? Общее заключение состоит в том, что и эпистаз, и взаимодействия генотип — среда могут вносить существенные смещения в предсказание гетерозиса. Однако, по-видимому, взаимодействия генотип — среда являются более важными.

Из этих исследований, как и из многих других, по-видимому, следует общее заключение, что значительная доля эпистаза может существовать в виде некоторых специфических комбинаций. Вообще, величина эпистатических эффектов незначительна и в селекционных программах на кукурузе может без опасений игнорироваться.

2.7.4. Уровни доминирования

Камсток и Робинсон [9] представили три различные экспериментальные схемы, позволяющие оценить среднюю степень доминантности генов, определяющих некоторый количественный признак. Используемые ими обозначения следующие: величина $2u$ обозначает различия в действии двух гомозиготных генотипов для рассматриваемого признака. Величина au обозначает отклонение действия гетерозиготного генотипа от среднего значения двух родительских форм. Эти две величины рассматриваются как компоненты варiances, так что

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{\sum a^2 u^2}{\sum u^2}}$$

характеризует среднюю степень доминирования. Численные значения $\bar{a}$ должны будут располагаться внутри следующего ряда:

$a = 0$ — нет доминирования;

$a = 1$ — полное доминирование;

$a > 1$ — сверхдоминирование.

Камсток и Робинсон [8], а также Робинсон и др. [59] представили оценки для $\bar{a}$ в ряду сверхдоминирования. Они указывают, однако, что величины, превосходящие 1,0, могут также появляться в результате превышения смещения при сцеплении, и если такое смещение существует, то его действие может быть сведено к минимуму противоположными влияниями от двух популяций, исходного F_2 и популяции, происходящей от него после n поколений случайных скрещиваний.

Гарднер [23] приводит данные по пяти популяциям, полученным от одного скрещивания. Были использованы две различные схемы, некоторые из тестов касались только региональных условий, а другие охватывали данные за двухлетний период. Оценки $\bar{a}$ популяций, полученных от F_2 , были от низкой 0,56 до высокой 4,30, большинство из оценок укладывались в ряду от 1,19 до 2,27. Такие значения, если они не были смещены, явно попадали в ряд сверхдоминирования. В обеих популяциях величины $\bar{a}$ были переоценены после изменения числа поколений случайного скрещивания. Новые оценки были и меньше 1,0, указывая на частичное доминирование, и примерно равными 1,0, указывая на полное доминирование; присутствие сверхдоминирования не обнаружилось.

Были получены оценки $\bar{a}$ для продуктивности и некоторых характеристик растений и початка из F_2 и последующих поколений двух простых скрещиваний [53]. В одном из этих скрещиваний оценка $\bar{a}$ по продуктивности на уровне второго поколения существенно превосходила 1,0 за оба проверенных сезона. В другом скрещивания оценки были лишь немного больше 1,0. Однако в обоих скрещиваниях новые оценки были существенно меньше 1,0 после восьми или более поколений случайного скрещивания, укладываясь в интервал доминирования или частичного доминирования. Таким образом, можно считать, что первоначальные высокие оценки обусловлены смещением сцепления, а не сверхдоминированием.

Оценки для числа, диаметра и длины початка, высоты растения и срока выбрасывания метелки были в интервале от частичного до полного доминирования для выборок как F_2 , так и F_n . Вообще, оценки из популяций F_n имели большую тенденцию к уменьшению, чем F_2 , что опять предполагает возможность смещения сцепления.

Молл и Робинсон [52] представили обзор по оценкам σ^2_A и σ^2_D сортов, межсортных гибридов и составных популяций. В большинстве случаев в среднем доминирование располагалось в ряду от частичного до полного, т. е. сверхдоминирование, видимо, не было важным типом генного действия.

2.8. Достижения селекции

В предыдущих разделах мы представили обзор некоторых экспериментальных данных, касающихся генетических механизмов гетерозиса. Данные показали, что в некоторых случаях сверхдоминирование и эпистаз могут быть обнаружены, но, вообще, аддитивные эффекты и эффекты доминирования имеют первостепенное значение. Задача селекционера, работающего с кукурузой, состоит в разработке системы скрещиваний, которые имели бы приемлемый уровень эффективности, исходя из этих общих условий. В следующем разделе мы сделаем попытку связать прошлую и настоящую системы скрещивания с действием генов.

2.8.1. Получение чистых линий

Система размножения, использовавшаяся первоначально и до сих пор, состоит в непрерывном самоопылении в комбинации с отбором между и внутри потомств. В ранний период инбридинг продолжался до S_5 или S_8 , прежде чем предпринимались попытки характеристики гибрида. Дженкинс [39] показал, что в процессе инбридинга комбинационная способность гибрида раньше достигает относительной стабильности. Поэтому проверку на комбинационную способность обычно приурочивают к S_3 или более ранним поколениям.

Одной из очевидных трудностей комбинированного инбредно-селекционного процесса является быстрое достижение гомозиготности. Это ограничение было неособенно ощутимым до публикации результатов исследования по компьютерным моделям Блиссом и Гейтсом [6], Байли [1] и Байли и Камстоком [2]. Общее заключение из этих работ состояло в том, что в среднем генетическая ценность линий, полученных от простых скрещиваний, находится примерно на уровне среднего значения родителей и редко превосходит лучшего родителя. Эти вероятности могут быть уменьшены отталкиванием и увеличены притяжением сцеплений. Выход может быть существенно улучшен при перекрестном опылении отселектированных линий, но такой подход приближается к периодическому отбору, охарактеризованному ниже.

Получение инбредной линии — самая простая и наименее дорогостоящая часть в процессе скрещивания. Наиболее дорогостоящей частью является оценка анализирующего скрещивания. Работа Дженкинса и Брансона [41] по оценке топкросса значительно упростила работу по предварительной оценке анализирующего скрещивания. Они пришли к выводу, что, по крайней мере, половина выборки новых линий может быть безбоязненно отброшена на основании предварительной проверки. Вне зависимости от типа испытываемого тестера аддитивные эффекты и эффекты доминирования оказываются наилучшими критериями для предсказания продуктивности среди ряда различных инбредных линий.

Следующий частный вопрос в оценке инбредных линий — выявление лучших комбинаций двухлинейного скрещивания. Эта задача была сильно упрощена предложением Дженкинса [38] о предсказании двухлинейного скрещивания. Из четырех сравниваемых методов его система (*b*) (средняя из четырех неродственных особей) показывает наилучший результат и стала общепринятой. Метод *b* наилучшим образом выявляет эпистатические эффекты, чего не может ни один из других трех методов*.

Первая попытка оценки различных типов действия генов на гетерозис урожая простого скрещивания была предпринята Спрэггом и Татумом [75]. Ими было выделено два класса, обоз-

* Обширная литература по предсказанию двух- и трехлинейного скрещивания приведена в обзорной статье Спрэга и Эберхарта [73].

наченных как общая и специфическая комбинационные способности. Различия в общей комбинационной способности в первую очередь касаются аддитивных эффектов, тогда как специфическая комбинационная способность включает в себя неаддитивные эффекты. Эта система расчленения генетических вариантов была модифицирована и расширена Гриффингом [27]. Ни один из этих методов непосредственно не приводит к улучшению способов скрещивания. Однако эти концепции и терминология были распространены на выбор тестеров: широкий базовый тестер, такой, как перекрестноопыляющийся сорт, синтетическое или двойное скрещивание, по предположению дают проверку на аддитивные эффекты, тогда как узкий базовый тестер (инбредная линия) должен более резко выявлять неаддитивные эффекты. Данные, накопленные несколько лет спустя [34, 64, 81], показывают, что концепция общей и специфической комбинационных способностей была чрезмерным упрощением в том, что инбредный тестер (специфические эффекты) также дает хорошие измерения аддитивных эффектов.

2.8.2. Периодический отбор

Неутешительные результаты первого урожая линий второго цикла способствовали развитию двух мнений среди селекционеров. Первая группа ученых считала, что генетическая изменчивость себя исчерпала, урожай достигли своего предела и их дальнейшее увеличение труднодостижимо. Вторая группа продолжала надеяться, что реальность существования генетической изменчивости остается, а недостатками страдает техника селекции. Мы привели некоторые из заключений Халла относительно причин этих затруднений. Другие ученые, также принадлежавшие ко второй группе, чувствовали, что доминирование является вероятной основой гетерозиса и что крушение надежд о непрерывном прогрессе некоторым образом связано с быстрым закреплением в процессе инбридинга, что уменьшает благоприятные возможности для отбора.

Одной из первых попыток преодолеть это ограничение было раннее тестирование [40, 71, 72], состоявшее в выделении лучшего генотипа в процессе оценки растений S_0 анализирующего скрещивания, в котором ожидается максимальная наследственная изменчивость. Дальнейший отбор и инбридинг будут затем обращены на растения последующего потомства S_0 , выделенные как лучшие анализирующими скрещиваниями. Логическим продолжением этой системы было перекрестное опыление выделенных лучших типов для формирования новой популяции для последующих проверки и селекции. Эта методика получила название периодического отбора.

Теоретически периодический отбор вызывает небольшие повторяющиеся изменения в частоте генов в популяции в результате создаваемого давления отбора. Степень инбридинга может кон-

тролироваться изменением числа селектируемых рекомбинирующих особей для формирования новой основы будущих циклов.

На первый взгляд, периодический отбор и выведение чистой линии при рекомбинации селектируемых линий различаются только длиной цикла. Однако на самом деле эти два подхода в некоторых чертах существенно различаются. Среди них можно отметить степень генетического разнообразия в родительских популяциях (синтетической или составной в противоположность F_2 одиночного скрещивания) и скорость нарастания инбридинга. Было предложено и использовано много различных типов периодического отбора. Для удобства они могут быть отнесены к одной из двух больших групп: внутри- и межпопуляционное улучшение.

2.9. Внутрипопуляционное улучшение

Эта группа включает массовый отбор, отбор по полусибсам, полным сибсам и отбор S_1 или S_2 . В каждом случае улучшения являются результатом аддитивных генетических эффектов. Перечисление ожидаемых улучшений на цикл для каждого метода, а также полученных экспериментально изложено в обзоре Спрэга и Эберхарта [73]. В экспериментах, где было осуществлено пять или более циклов, улучшения были в пределах от 1,4 до 5,3 % на цикл. Различия в родительском материале, условиях окружающей среды и использованных интенсивностях отбора делают прямое сравнение затруднительным. Однако кажется, что между этими системами нет слишком больших различий.

Всякий промышленный продукт (линия или гибрид) должен обладать приемлемой степенью устойчивости к основным вредителям данной местности и, кроме того, приемлемой урожайностью. В прошлом это сочетание качеств достигалось последовательно. За исключением отбора, проводимого при инбридинге для адаптации, мощности, качества семян и т. д., основное внимание было уделено комбинационной способности. Внутри элитной группы, получившейся в результате такого отбора и, как предполагалось, обладающей промышленным потенциалом, отсутствие устойчивости к болезням или вредителям корректировалось программой восстановительных беккроссов.

Внутрипопуляционное улучшение имеет и альтернативный путь. Популяция, подвергаемая отбору, может быть искусственно заражена любым желаемым возбудителем или группой возбудителей. Если используется система массового отбора, то выживут только растения, имеющие некоторую условную специфическую степень устойчивости. Когда несколько возбудителей нельзя использовать вместе, может потребоваться размножение полусибсов. При использовании любой системы необходима информация о генетических корреляциях между различными признаками и для каждого признака с урожайностью. Для этого может потребоваться коэффициент отбора. Один из нескольких возможных подходов был разработан Кауффманном и Дадли [45], а также

Майлзом и др. [51]. В последней работе генетические корреляции между семенной продуктивностью и реакцией на заболевание (при отсутствии заболевания) были близки к нулю. Корреляции между реакциями на заболевание были значимыми и положительными. Таким образом, отбор на устойчивость к заболеванию будет эффективным без вредного влияния на продуктивность, если поддерживается эффективный размер популяции.

Следует подчеркнуть, что любое изменение частоты генов в популяции, происшедшее в результате отбора, должно отразиться на среднем значении продуктивности линий, последовательно получаемых из нее.

2.10. Межпопуляционное улучшение

Этот тип повторных схем отличается от предыдущего тем, что оценка продуктивности делается на уровне анализирующего скрещивания. Изначально были признаны три главных типа периодического отбора: периодический отбор на общую комбинационную способность, периодический отбор на специфическую комбинационную способность и реципрокный периодический отбор. По причинам, указанным ранее, различие между первыми двумя системами может быть вообще отброшено в пользу более общего термина «проверка полусибсов». Были предложены краткие обозначения используемым системам, например реципрокный периодический отбор, тестеры-полусибсы и т. д. Мы не будем на них останавливаться, поскольку это представляет ограниченный интерес, за исключением селекционеров-практиков, работающих с кукурузой. Об успешном использовании межпопуляционных систем было изложено в обзоре Спрэга и Эберхарта [73].

Две из систем межпопуляционного улучшения представляют особый интерес. Это реципрокный периодический отбор и реципрокный отбор семей полусибсов. Реципрокный периодический отбор был предложен Камстоком и др. [10]. Система использует два популяционных источника — А и В, каждая популяция служит тестером для другой в периодическом процессе. Таким образом, всякий тип действия генов (аддитивный, доминирование или эпистаз) имеет благоприятные возможности для проявления в анализирующем скрещивании.

Вторым типом периодического отбора, выявляющим все типы действия генов, является реципрокный отбор семьи полных сибсов [28, 29, 48]. Эта система наиболее легко осуществима с быстроразмножающимися линиями. Пары растений скрещиваются реципрокно, и каждый член пары также самоопыляется. На основе анализирующего скрещивания выявляются наилучшие комбинации и продолжается процесс самоопыления и скрещивания внутри таких пар. Этот метод имеет очевидное практическое преимущество в том, что на любой стадии любые лучшие комбинации могут стать «кандидатами» для промышленного использования.

В других системах периодического отбора, использующих инбредный тестер, к неаддитивным эффектам должна добавляться некоторая величина. Увеличение генного действия такого типа может быть потеряно или, по крайней мере, сведено к минимуму, если один инбредный тестер был когда-то заменен другим во время периодического процесса.

Результаты экспериментов, полученные от использования этих систем, были обработаны Спрэггом и Эберхартом [73]. Таким образом, полученные данные не предполагают никаких заметных различий в эффективности между разными повторными межпопуляционными схемами, даже если некоторые из них предназначены для максимизации неаддитивных генетических эффектов. Вполне допустимо, что это отношение со временем может измениться.

2.11. Эффект применения гибридной кукурузы

В предыдущем разделе мы изложили примерную последовательность мероприятий, осуществленных для развития селекции кукурузы. Более детальный обзор был сделан Спрэггом и Эберхартом [73]. Некоторые из этих мероприятий были осуществлены почти немедленно, другие — значительно медленнее, а последнее, главное — различные типы периодического отбора — все еще не имеют широкого использования вне рамок небольшого числа производственных программ. Поэтому невозможно связать какое-то конкретное мероприятие с улучшениями, достигнутыми в данный промежуток времени.

Многие из используемых ныне программ были начаты в 20-х гг., а первые товарные гибриды были введены около 1930 г. На рис. 1 показаны темпы использования гибридной кукурузы. В главных производящих штатах, таких, как Айова или Иллинойс, переход от перекрестноопыляемых сортов к гибридам был в основном осуществлен за 10 лет. В штатах, где кукуруза имела меньшее значение и требовалась разная степень созревания, переход был менее быстрым, но примерно к 1960 г., практически вся производимая в Соединенных Штатах кукуруза была гибридной.

Тенденция изменения урожайности не дает адекватного представления о генетических улучшениях. За период с 1945 г. также произошли существенные изменения в системах производства. Они включали увеличение использования удобрений, в частности азотных, гербицидов, плотности посадки и введение машин, позволивших более своевременно проводить обработку полей. Расселл [61] предпринял попытку разделить генетическую и хозяйственную компоненты при использовании селекционных гибридов за 1930—1970 гг. Эти гибриды были выращены при трех значениях плотности популяции в трех районах штата Айова в течение трехлетнего периода. Суммарные результаты показаны на рис. 2. Он пришел к выводу, что 60—80 % полученного прироста происходит за счет генетических изменений. Дювик [15], используя

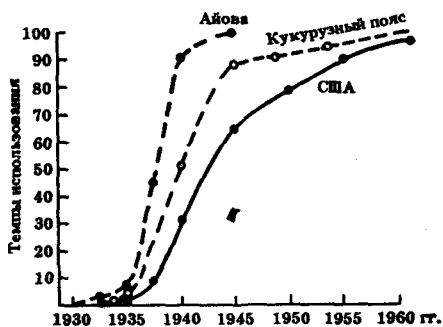


Рис. 1. Темпы использования гибридной кукурузы в штате Айова, Кукурузном поясе и США

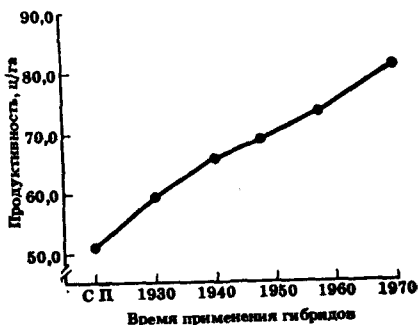


Рис. 2. Увеличение относительной продуктивности перекрестноопыляемого сорта и селекционных гибридов за 1930—1970 гг. Год соответствует первому применению каждой группы селекционных гибридов

разные гибриды, пришел примерно к такому же заключению. Несмотря на достигнутые улучшения, популяции, подвергнувшиеся периодическому отбору, не проявляют или проявляют в малой степени уменьшение генетической изменчивости. Таким образом, по-видимому, не существует генетического барьера для дальнейшего прогресса.

Прямым результатом прогресса в селекции кукурузы в Соединенных Штатах явилось применение технологии гибридной кукурузы на других площадях земного шара. Передача этой технологии произошла довольно быстро после второй мировой войны. В результате в настоящее время гибридная кукуруза широко используется во всех районах мира, где кукуруза является важной зерновой культурой. Прямым результатом этого было существенное увеличение ее производства, частично достигнутое за счет увеличения площадей, отведенных под эту культуру, но главным образом в результате увеличения продуктивности на единицу площади.

2.12. Заключение

Можно предположить, как и для количественных признаков, что типы действия и взаимодействия генов, участвующие в проявлении гетерозиса, будут сложны и разнообразны. Приведенные данные подтверждают это предположение. Даже если для разрешения спора между доминированием и сверхдоминированием потребуется информация о молекулярно-генетических аспектах аллельных замещений, решения еще не найдено.

Большинство селекционеров, однако, готовы принять подход количественной генетики, несмотря на понимание его наследственных ограничений. Несмотря на эти ограничения, он обеспечивает

основу для действия и методы в оценке генных эффектов, полезность которых хорошо доказана. Исследования показывают, что аддитивные эффекты и эффекты доминирования генов обычно более значительны, чем другие типы генных эффектов. Именно аддитивные эффекты отвечают требованиям селекции. Специально поставленные эксперименты показывают, что и сверхдоминирование, и эпистаз существуют, но нет указаний на то, что они являются существенными на популяционном уровне. Методы селекции призваны использовать эти типы действия генов там, где они имеются.

Таким образом, чисто практическое разрешение спора между доминированием и сверхдоминированием было получено в силу его важности для селекционера, работающего с кукурузой. Аддитивные эффекты и эффекты доминирования представляют собой удовлетворительную модель для гетерозиса и для более осязаемого прогресса, достигаемого при селекции. Оценки генетической варiances для популяций, подвергнутых отбору, указывают на небольшое уменьшение изменчивости, что дает уверенность в дальнейшем прогрессе.

2.13. Литература

1. Bailey TB Jr (1976) Selection limits in self-fertilizing populations following the cross of homozygous lines. In: Pollack E, Kempthorne O, Bailey T Jr (eds) *Proc Int Conf Quant Genet*, Iowa State Univ Press, Ames, Iowa, pp 399—412
2. Bailey TB Jr, Comstock RE (1976) Linkage and the synthesis of better genotypes in self-fertilizing species. *Crop Sci* 16:363—370
3. Bauman LF (1959) Evidence of non-allelic gene interaction in determining yield, ear height and kernel row number in corn. *Agron J* 51:531—534
4. Beal WJ (1876, 1877, 1881, 1882) Reports of the Michigan State Board of Agriculture
5. Beal WJ (1880) Indian corn. Report of the Michigan State Board of Agriculture 19:279—289
6. Bliss FA, Gates CE (1968) Directional selection in simulated populations of self-pollinated plants. *Aust J Biol Sci* 21:705—719
7. Bruce AB (1910) The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32:627—628
8. Comstock RE, Robinson HF (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254—266
9. Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (ed) *Heterosis*, Chap 30. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 494—516
10. Comstock RE, Robinson HF, Harvey PH (1949) A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron J* 41:360—367
11. Crow JF (1948) Alternative hypothesis of hybrid vigor. *Genetics* 33:477—487
12. Crow JF (1952) Dominance and overdominance. In: Gowen JE (ed) *Heterosis*, Chap 18. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 282—297
13. Darwin C (1877) The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. Appleton, New York, 482 pp
14. Dudley JW (1977) 76 generations of selection for oil and protein percentage in maize. In: Pollack E, Kempthorne O, Bailey TB Jr (eds) *Proc Int Conf Quant Genet*, Iowa State Univ Press, Ames, Iowa, pp 459—473

15. Duvick DN (1977) Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica* 22:187—196
16. East EM (1908) Inbreeding in corn. Rept Conn Agric Exp Stn 1907.
17. East EM (1909) The distinction between development and heredity in inbreeding. *Am Nat* 43:173—181
18. East EM (1936) Heterosis. *Genetics* 21:375—397
19. Eberhart SA, Moll RH, Robinson HF, Cockerham CC (1966) Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize. *Crop Sci* 6:275—280
20. Fasoulas AC, Allard RW (1962) Nonallelic gene interactions in the inheritance of quantitative characters in barley. *Genetics* 47:899—907
21. Gamble EE (1962) Gene effects in corn (*Zea mays* L.). 1. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Can J Plant Sci* 42:339—348
22. Gardner CO (1961) An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci* 1:241—245
23. Gardner CO (1962) Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: Hanson WD, Robinson HF (eds) *Statistical genetics and plant breeding*. Natl Acad Sci Natl. Res Counc Publ 982, Washington DC
24. Gardner CO (1963) Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications to plant breeding. In: *Statistical genetics and plant breeding*. NAS-NRC Publication 982, pp 225—248
25. Gardner CO (1969) Genetic variation in irradiated and control populations of corn after 10 cycles of mass selection for high grain yield. In: *Induced mutations in plants*. AEA, Vienna, pp 469—477
26. Garosline GW (1961) Phenotypic epistasis for ten quantitative characters in maize. *Crop Sci* 1:55—58
27. Griffing B (1956) A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity* 10:31—50
28. Hallauer AR (1967) Development of single cross hybrid from two-eared maize populations. *Crop Sci* 7:192—195
29. Hallauer AR (1973) Hybrid development and population improvement in maize by reciprocal full-sib selection. *Egypt J Genet Cytol* 2:84—101
30. Hallauer AR, Sears JH (1973) Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize. *Crop Sci* 13:327—330
31. Hayes HH, Brewbaker (1924) Frequency of mutations for chlorophyll-deficient seedlings in maize. *J Heredity* 15:497—502
32. Hayes HK (1952) Development of the Heterosis concept. In: Gowen JW (ed) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, Iowa
33. Hayman BI (1958) The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity* 12:371—390
34. Horner ES, Lundy HW, Luttrick MC, Chapman WH (1973) Comparisons of three methods of recurrent selection in maize. *Crop Sci* 13:485—489
35. Hull FH (1945) Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J Am Soc Agron* 37:134—145
36. Hull FH (1952) Overdominance and recurrent selection. In: Gowen JW (ed) *Heterosis*, Chap 28. Iowa State College Press, Ames, Iowa pp 451—473
37. Jenkins MT (1924) Heritable characters of Maize, XX, lojap striping. *J Heredity* 15:467—472
38. Jenkins MT (1934) Methods of estimating the performance of double-crosses in corn. *J Am Soc Agron* 26:199—204
39. Jenkins MT (1935) The effect of inbreeding and of selection within inbred lines upon the hybrids made after successive generations of selfing. *Iowa State J Sci* 3:429—450
40. Jenkins MT (1940) The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *J Am Soc Agron* 32:55—63
41. Jenkins MT, Brunson AM (1932) Methods of testing inbred lines of corn in crossbred combinations. *J Am Soc Agron* 24:523—530
42. Jinahyon S, Russell WA (1969) Effects of recurrent selection for stalk-rot resistance on other agronomic characters in an open-pollinated variety of maize. *Iowa State J Sci* 43:239—251

43. Jones DF (1917) Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* 2:466—479
44. Jones DF (1918) The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Conn Agric Exp Stn Bull* 207:100
45. Kauffmann KD, Dudley JW (1979) Selection indices for corn grain yield, percent protein and kernel weight. *Crop Sci* 19:583—588
46. Keeble J, Pellaw C (1910) The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *J. Genet* 1:47—56
47. Kölreuter JG (1893) Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3 (1761—1766). Engelmann, Leipzig
48. Lonnquist JH, Williams NE (1967) Development of maize hybrid through selection among full-sib families. *Crop Sci* 7:369—370
49. Mareck JH, Gardner CO (1979) Response to mass selection in maize and stability of resulting populations. *Crop Sci* 19:779—783
50. McClure GW (1892) Corn crossing. III *Agric Exp Stn Bull* 2:82—101
51. Miles JW, Dudley JW, White DG, Lambert RJ (1980) Improving corn populations for grain yield and resistance to leaf blight. *Crop Sci* 20:247—251
52. Moll RH, Robinson HF (1967) Quantitative genetic investigations of yield in maize. *Zuechter* 37:192—199
53. Moll RH, Lindsey MF, Robinson HF (1964) Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49:411—423
54. Moll RH, Clark Cockerham C, Stuber CW, Williams WP (1978) Selection responses, genetic-environmental interactions and heterosis with recurrent selection for yield in maize. *Crop Sci* 18:641—645
55. Moreno-Gonzalez J, Dudley JW (1981) Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods. *Crop Sci* 21:644—651
56. Morrow GE, Gardner FD (1893) Field experiments with corn. III *Agric Exp Stn Bull* 2:173—203
57. Otsuka Y, Eberhart SA, Russell WA (1972) Comparison of prediction formulas for maize hybrids. *Crop Sci* 12:325—331
58. Pesek J, Baker RJ (1969) Desired improvement in relations to selection indices. *Can J Plant Sci* 49:803—804
59. Robinson HF, Comstock RE, Harvey PH (1949) Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agron J* 41:353—359
60. Russell WA (1971) Types of gene action at three gene loci in sub-lines of a maize inbred line. *Can J Genet Cytol* 13:322—334
61. Russell WA (1974) Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. *Proc 29th Ann Corn Sorghum Res Conf*, pp 81—101
62. Russell WA, Eberhart SA (1970) Effects of three gene loci in the inheritance of quantitative characters in maize. *Crop Sci* 10:165—169
63. Russell WA, Sprague GF, Penny LH (1963) Mutations affecting quantitative traits in long-time inbred lines of maize. *Crop Sci* 3:175—178
64. Russell WA, Eberhart SA, Urbano A, Vega O (1973) Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci* 13:257—261
65. Sanborn JW (1890) Indian corn. *Rept Maine Dep Agric* 33:54—121.
66. Sentz JC, Robinson HF, Comstock RE (1954) Relation between heterozygosis and hybrid vigor in maize. *Agron J* 46:514—520
67. Shull GH (1908) The composition of a field of maize. *Rpt Am Breeders Assoc* 4:296—301
68. Shull GH (1909) A pure-line method in corn breeding. *Rpt Am Breeders Assoc* 5:51—59
69. Shull GH (1952) Beginnings of the Heterosis concept. In: Gowen JW (ed) *Heterosis*, Chap 2. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 14—48
70. Sing CF, Moll RH, Hanson WH (1967) Inbreeding in two populations of Zea mays L. *Crop Sci* 7:631—636
71. Sprague GF (1946) Early testing of inbred lines of corn. *J Am Soc Agron* 38:108—117
72. Sprague GF (1952) Early testing and recurrent selection. In: Gowen JW

- (ed) Heterosis, Chap 26. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 400—417
73. Sprague GF, Eberhart SA (1977) Corn breeding. In: Corn and corn improvement, Chap 6. Am Soc Agron, Madison, Wisconsin, pp 305—362
 74. Sprague GF, Miller PA (1950) A suggestion for evaluating current concepts of the genetic mechanism of heterosis in corn. *Agron J* 42:161—162
 75. Sprague GF, Tatum LA (1942) General vs specific combining ability in single-crosses of corn. *J Am Soc Agron* 34:923—932
 76. Sprague GF, Thomas WI (1967) Further evidence of epistasis in single and three-way cross yields of maize. *Crop Sci* 7:355—356
 77. Sprague GF, Russell WA, Penny LH (1960) Mutations affecting quantitative traits in the selfed progeny of double-monoploid maize stocks. *Genetics* 45:855—866
 78. Sprague GF, Russell WA, Penny LH, Horner TW, Hanson WD (1962) Effect of epistasis on grain yield in maize. *Crop Sci* 2:205—208
 79. Stuber CW, Moll RH (1971) Epistasis in maize (*Zea mays* L.). II: Unselected populations. *Genetics* 67:137—149
 80. Stuber CW, Williams WP, Moll RH (1973) Epistasis in maize (*Zea mays* L.). III. Significant in predictions of hybrid performances. *Crop Sci* 13:195—200
 81. Walejko RN, Russell WA (1977) Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open-pollinated maize cultivars. *Crop Sci* 17:647—651
 82. Wright S (1922) The effects of inbreeding and cross breeding on guinea pigs. *US Dept Agric Bull* 1121
 83. Zirkle C (1952) Early ideas on inbreeding and crossbreeding. In: Gowen JW (ed) Heterosis, Chap 1. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 1—13

Глава 3

ГЕТЕРОЗИС И ПРОИЗВОДСТВО ГИБРИДНЫХ СЕМЯН ЯЧМЕНЯ

*Р. Т. Рэмейдж **

3.1. Введение

Успешное использование гибридных сортов зависит от ряда факторов: экономически значимого уровня гетерозиса; удовлетворительного перекрестного опыления, делающего производство гибридных семян конкурентоспособным, а также эффективной и надежной системы получения женского родителя гибрида. Возможности промышленного использования гетерозиса у ячменя обсуждались со времени описания генетической мужской стерильности Сансоном [87]. Предложено большое число генетических и цитогенетических схем использования генетической мужской стерильности в промышленном производстве гибридных семян. Была исследована [4] система цитоплазматической мужской стерильности, подобная системам, использовавшимся при производстве гибридной кукурузы, сорго и других культур. Однако в промышленном производстве гибридного ячменя была использована система сбалансированных третичных трисомиков с рецессивным геном мужской стерильности [65].

Первый товарный гибридный ячмень был выведен в США, в штате Аризона, в 1960—1970 гг. Это был яровой тип, названный Nembar, полученный при скрещивании рецессивного по генетической мужской стерильности диплоида с товарным инбредным сортом Arivat. Стерильный родитель был получен от сбалансированной третичной трисомной (СТТ) линии 63-j-18-17. Arivat был наиболее распространенным и высокоурожайным сортом, возделывавшимся в это время в Аризоне. Nembar заменил Arivat на высокоурожайных орошаемых площадях Аризоны. По урожайности он на 15—20 % превосходил Arivat, если выращивался в хороших условиях [68, 71, 72].

Весной 1965 г. Министерством сельского хозяйства США и Аризонским университетом было получено множество сбалансированных третичных трисомных (СТТ) линий в качестве исходного материала, из которого могут быть получены женские родители гибридов. Весной 1968 г. было выпущено несколько улучшенных линий СТТ и линия СТТ 63-j-18-17. Гибридные сорта, полученные из этих линий семеноводческими фирмами в первый раз, были выращены весной 1970/71 г. в Аризоне. В течение последую-

* R. T. Ram age. Department of Plant Sciences, University of Arizona, Tucson, AZ 85721/USA.

ших лет некоторые гибриды, такие, как Amy и Belle, производились и продавались вплоть до 1978 г.

В те годы, когда продавались гибридные семена ячменя, под них засеивалась небольшая площадь: 12 000—20 000 га в год. Большинство этих площадей было расположено в Аризоне и частично — в штатах Орегон и Калифорния [68].

Главными препятствиями, ограничивающими товарное производство первых гибридов, были полегание и поражение спорыньей (*Claviceps purpurea*). На орошаемых площадях юго-запада США, где уровень урожайности был высок, полегание часто мешало фермерам реализовать преимущество любых гибридов в урожайности. Система СТТ, использованная для производства гибридных семян, позволяла небольшому числу растений с мужской стерильностью появиться на производственных полях в районах, где спорынья представляла серьезную проблему. В этом случае на небольшом числе стерильных растений развивалось достаточно склероциев, что препятствовало товарному использованию этой культуры [68].

Весной 1978/79 г. первые новые короткостебельные и устойчивые к спорынье сорта ячменя поступили в Аризону и Калифорнию. Новые сорта, такие, как Kombar и Gus, при хороших условиях примерно на 15—20 % превосходили по урожайности старые, более высокорослые сорта. Такое повышение урожайности было эквивалентно повышению, даваемому гибридами и в первую очередь обусловлено отсутствием полегания. Гибридные сорта перестали выращивать в промышленных масштабах, поскольку появились короткостебельные, устойчивые к спорынье инбредные сорта.

3.2. Продуктивность гибридного ячменя

Было опубликовано несколько сообщений об урожайности гибридного ячменя. В большей части опытов семена, полученные в результате искусственного опыления, высевались на делянках при очень низких нормах высева. Многие испытания на урожайность включали только ограниченное число близкородственных гибридов, и достаточно часто использовались неприспособленные генотипы с мужской стерильностью в качестве женских родителей гибридов. В литературе описывался гетерозис как превышение среднеродительской величины наиболее высокоурожайного родителя и лучших товарных инбредных сортов. Результаты исследований показали, что степень проявления гетерозиса при разреженном посеве выше, чем при производственной плотности посева. Данные, полученные при разреженных посевах, несравнимы с данными, полученными при производственных нормах высева [55, 57, 80, 83]. Однако данные по мелким делянкам, засеянным с плотностью, сравнимой с производственными нормами высева, показывают, что гибридная продуктивность на малых делянках

эквивалентна продуктивности в испытаниях со стандартным рядковым посевом [25].

Первая оценка гетерозиса по урожаю у ячменя была сделана Иммером [47], который сообщил о 27 %-ном увеличении урожайности. Вслед за этим были получены данные о широком спектре гетерозиса по урожайности зерна — от отсутствия гетерозиса у 17 гибридов [33] до повышения урожайности более чем на 100 % от скрещиваний озимой и яровой линий [19]. Многие авторы сообщали о существенном увеличении урожайности гибридного ячменя в Европе [10, 27, 39, 48 (по [80]), 53, 59, 60, 101], а также о существенном увеличении урожайности гибридов пивоваренных типов ячменя в СССР [103]. Сообщалось (Lekes, 1981, по [55]), что при разреженном посеве наблюдается повышение урожайности у гибридов на 50 % по сравнению с наиболее урожайным родителем. Данные по характерным урожаям ячменя в США были опубликованы Сансоном [90], который сообщает о повышении урожайности на 30—35 % по сравнению с лучшим родителем, а также Паулишем и Дэйком [63] об увеличении урожайности от 8 до 37 % по сравнению с лучшим родителем. Средний по 28 гибридам гетерозис составил 9,1 %, а лучший гибрид превосходил по урожайности лучший родительский сорт на 38 % [96]. Было показано, что урожайность исследованных 27 гибридов колеблется по сравнению с лучшим родителем, принятым за 100 %, в пределах 74 и 147 % [26].

Число сообщений относительно испытаний гибридного ячменя, размножаемого на делянках с рядковым посевом, было ограниченным [16 (по [80]), 25, 49, 55, 57]. Матчетт и Канту [57] не смогли обнаружить в селекционной программе США экономически ощутимый уровень гетерозиса и пришли к выводу, что дальнейшие капиталовложения на товарное применение гибридного ячменя неоправданны. Все гибриды, проверяемые в стандартных повторных испытаниях на урожайность, имели в качестве женского родителя линию 63-j-18-17. Им не удалось выявить значительных различий в урожайности между наиболее урожайными гибридами и инбредными сортами для гибридов, у которых в качестве мужских родителей был использован тип Coast, возделываемый в Аризоне и Калифорнии. Только в одном случае был обнаружен значительный гетерозис (115 % от лучшего сорта), когда в качестве мужских родителей использовались шестирядные пивоваренные сорта ячменя при испытании на урожайность на севере США и в Канаде. При скрещивании двухрядного ячменя в качестве мужского родителя с шестирядным (линия 63-j-18-17) было обнаружено три случая значительного гетерозиса (119, 127 и 148 % от лучшего сорта).

В Швеции был получен гибрид от некоторых двухрядных мужских родителей линии 63-j-18-17, превосходящий по урожайности двухрядный контрольный сорт, но в среднем урожайность этих гибридов составляет только 86 % от контрольного сорта [55]. Когда в качестве женского родителя была использована улучшен-

ная шестирядная линия с мужской стерильностью, то средняя урожайность гибрида составила 109 % по сравнению с двухрядным контрольным сортом. Гибриды от скрещивания шестирядного мужского родителя с линии 63-j-18-17 превосходят по урожайности шестирядный контрольный сорт в среднем на 119 %. Когда в качестве женского родителя была использована улучшенная шестирядная линия с мужской стерильностью, средняя урожайность гибридов составила 118 % по сравнению с шестирядным контрольным сортом.

Фостер и Фозергилл [25] опубликовали данные по урожайности за 1978, 1979 и 1980 гг. в Уэльсе. Ими были проведены испытания большого количества гибридов как в точных маломасштабных опытах (норма высева 50—60 кг/га), так и в стандартных рядковых испытаниях (100 кг/га). Урожай, полученные в двух сериях испытаний, были сходными. Одинаковые уровни превышения урожайности были достигнуты при испытании в стандартных условиях и в маломасштабных испытаниях. За три года было испытано восемь гибридов, примерно совпадающих по продуктивности относительно их родительской формы в качестве опылителя, несмотря на значительные различия в условиях возделывания за это время. За три года было испытано 18, 25 и 34 гибрида. Средняя продуктивность наиболее урожайных гибридов была на 23, 32 и 26 % выше средней продуктивности пяти сортов, рекомендованных для Англии и Уэльса.

Товарное производство, испытания на продуктивность и опыты с яровыми гибридами ячменя, возделываемыми летом в штате Аризона, показывают, что степень проявления гетерозиса по семенной продуктивности сравнима с той, которая обнаружена для других зерновых, а именно на 20—30 % выше лучших инбредных сортов. Степень проявления гетерозиса для ячменя, по-видимому, не должна отличаться от таковой других зерновых культур. Является ли этот уровень экономически приемлемым, будет зависеть от стоимости получаемых гибридных семян и размеров фондов, необходимых для охраны авторских прав селекционеров-растениеводов.

Харберг [33] работал с 17 гибридами ячменя и не обнаружил гетерозиса по семенной продуктивности. Он сообщил о наличии гетерозиса по общей массе растения. Это указывает на то, что гибридная мощность может проявиться при производстве фуража. Были также получены данные о гетерозисе у четырех гибридов ячменя при производстве как зерна, так и фуража [63]. Увеличение фуражной продуктивности составляет от 8 до 31 % по сравнению с лучшим родителем.

Гибрид ячменя дает семена F_2 . Если родители существенно различаются по качеству солода, семена, полученные от гибридного ячменя, будут разнородными по данным характеристикам, существенным для процесса ослаживания. Было опубликовано лишь несколько работ по качеству солода у гибридов. Было показано [92], что по большинству показателей качества солода

гибриды были промежуточными между родительскими формами, за исключением белка, содержание которого снизилось. Результаты исследований показали [75], что только 7 из 28 гибридов были приемлемыми по всем восьми показателям качества солода. У шести из этих гибридов одним из родителей был хороший пивоваренный сорт. Таким образом, качество солода у гибридов, по-видимому, во многом зависит от частоты благоприятных генов с аддитивными эффектами, а процентная концентрация экстракта, степень выполненности зерна и процентное содержание азота солода — от наличия генов, обладающих доминантными и(или) эпистатическими эффектами.

По данным Фостера и Шулера [21], популяции F_2 , дающие семена F_3 , обычно были промежуточными между родителями по большинству показателей качества солода. Они обнаружили, что скрещивания между родителями, обладающими высоким качеством солода, необходимы и для получения популяций с таким показателем.

Об устойчивости гибридов к болезням и вредителям при возделывании на больших площадях известно очень мало. Было высказано предположение [90], что восприимчивость к болезням сведена у гибридов к минимуму, поскольку они быстрее растут и раньше созревают, чем их родители. Были опубликованы данные [14], из которых можно предположить, что гены, обуславливающие устойчивость к болезням, более эффективны в гомозиготном, чем в гетерозиготном состоянии, даже если они рассматривались ранее как полностью доминантные. Чтобы показать отсутствие полного доминирования генов устойчивости, в качестве возбудителя заболевания были использованы в условиях Шотландии *Erysiphe graminis*, *Puccinia hordei* и *Rhynchosporium secalis*. Если предположение верно, то это приведет к отрицанию одного из возможных преимуществ гибридов F_1 , состоящего в пластичности наследования, совокупности сложных комбинаций резистентных генов, которую трудно собрать и удержать традиционными методами селекции.

Перекрестное опыление, необходимое при производстве гибридных семян, создает проблемы, связанные с распространением инфекционных заболеваний в фазу цветения, таких, как пыльная головня ячменя (*Ustilago nuda*) и спорынья (*Claviceps purpurea*). По данным Готье (Gauthier, 1981 [по 55]), во Франции существуют серьезные проблемы, связанные с поражением растений с цитоплазматической мужской стерильностью спорыньей. Аокас (Ahokas, 1981 [по 55]) установил, что в условиях Финляндии спорынья — одна из главных причин, по которой не ведется производство гибридного ячменя в этой стране. Было проведено испытание многих линий с генетической мужской стерильностью по реакции на спорынью и выявлено генетическое разнообразие при недостаточной устойчивости [13]. Не существует доступной информации относительно реакции на пыльную головню и спорынью

у гибридов, родители которых были выведены при высоких уровнях перекрестного опыления.

Одна из первых попыток применения генетической мужской стерильности в товарном производстве ячменя принадлежит Сансону [89]. Он предложил, используя мужскую стерильность синтетических гибридов ячменя, создавать и поддерживать уровень гетерозиса, приблизительно равный тому, который был получен в F_2 . В популяциях, с которыми он работал, низкая степень выталкивания пыльников и выбрасывание пыльцы приводили только к 25—49 %-ному завязыванию семян в растениях с мужской стерильностью. Такой уровень перекрестного опыления не обеспечивает достаточного количества растений F_1 для поддержания значительного уровня гетерозиса в синтетических гибридах. Урожай синтетических гибридов был обычно равен, но не превышал урожай стандартных сортов.

Использование гибридов F_1 на высокоурожайных площадях, по-видимому, сократится из-за больших расходов при производстве гибридных семян. Если бы можно было вывести популяции F_2 , превосходящие по урожайности товарные инбредные сорта, то производители ячменя смогли бы покрыть некоторые начальные расходы по производству гибридных семян. Стоимость семян F_2 могла бы быть ниже, чем F_1 , за счет расширения производственных площадей. Популяции F_2 будут расщепляться по мужской стерильности, что может привести к снижению урожайности на площадях, где имеется слабое перекрестное опыление. Опыты с завязыванием семян на диплоидах с мужской стерильностью, полученных от СТТ линии 63-j-18-17, показывают, что если завязывание семян выше 75 %, то общая урожайность не понижается за счет компенсирующего увеличения размера семян. Чтобы получить такой уровень завязывания семян, родительские гибриды должны быть отобраны на высокую степень перекрестного опыления. Использование популяций F_2 , основанных на генетической мужской стерильности, по-видимому, будет ограничено площадями, свободными от спорыньи.

Фостер и Шулер [21] опубликовали данные по урожайности шести популяций F_2 , полученных от кастрированных и искусственно опыленных цветков, при этом мужская стерильность не проявлялась. Урожайности этих двух популяций F_2 имели промежуточное значение между урожайностью родителей, две имели равный с родителями урожай, а две популяции превосходили по урожайности высокоурожайного родителя. При проверке шесть популяций имели урожайность 91, 96, 101, 109, 119 и 123 % от высокоурожайного сорта.

3.3. Основы гетерозиса ячменя

Некоторые авторы предприняли попытку объяснить гетерозис по урожайности взаимодействием трех первичных компонентов урожая. Выражение гетерозиса, как сложного признака, может

быть объяснено на основе взаимодействия компонентов, поскольку регистрируемое количественное выражение сложного признака обычно является функцией его составляющих. Например, урожайность зерна у ячменя определяется тремя первичными компонентами: числом колосьев на единицу площади, средним числом семян на колос и средней массой семени. На эти показатели могут оказывать влияние многие факторы, но конечный урожай на делянку является взаимодействием первичных компонентов урожая.

Графиус [30], считая урожайность комплексным явлением, установил, что все изменения должны определяться взаимодействием трех первичных компонентов. По мнению Уильямса [102], если два родителя реципрочно различаются по взаимодействующим составляющим и уровни F_1 компенсируют друг друга таким образом, что их продуктивности оказываются выше родительских, то гетерозис по сложному признаку неизбежен. Таким образом, реципрочные различия родителей и их промежуточные значения у гибридов должны привести к гетерозису по сложному признаку.

Иммер [47] пришел к выводу, что гетерозис по урожайности на одно растение будет больше, чем по любому из других компонентов, поскольку F_1 в среднем превосходит родителей по каждому из компонентов. Было показано [20], что гетерозис по урожайности составлял 50 %, в то время как гетерозис по трем первичным компонентам урожая — 18, 18 и 12 %. Паулиш и ван Дейк [63] обнаружили, что ни один из показателей гибрида не будет существенно лучше, чем у родителей, но все гибриды будут более продуктивными по фуражу и зерну, чем лучший родитель. Они сообщили также, что компоненты, вносящие вклад в повышение урожайности зерна, присущи гибриду, и пришли к заключению, что для того, чтобы гибрид проявил увеличение семенной продуктивности, по крайней мере, один из компонентов гибрида должен превосходить лучшего родителя в такой степени, что действие этого компонента выразится в повышении урожайности. Гетерозис по компонентам урожая у Непбаг, первом товарном гибриде, в среднем составлял 134 % по числу колосьев на делянку, 122 — по среднему числу семян на колос, 73 — по средней массе семени и 120 % — по урожайности зерна относительно лучшего товарного сорта при трехлетнем изучении в штате Аризона (Ramage и Thompson, *неопубликованные данные*).

Фостер и Фозергилл [25] опубликовали данные по результатам анализа урожая и его составляющих в двух гибридах, выращенных при трех нормах высева — 25, 50 и 100 кг/га. Они обнаружили, что высокая плотность посева оказывает незначительное влияние на урожайность. В среднем при всех трех нормах высева оба гибрида проявляли значительный гетерозис по урожайности. Один гибрид давал существенный гетерозис по среднему числу семян на колос, но не давал по числу колосьев на делянку и по средней массе семени. Другой гибрид давал существенный гете-

розис по средней массе семени, но не давал по среднему числу зерен на колос и был значительно хуже по числу колосьев на делянку. Эти данные противоречат результатам испытаний других гибридов в предшествующие годы, когда основная часть гетерозиса по урожаю была обусловлена увеличением числа колосьев на делянку. Авторы сделали предположение, что необычайно засушливый период в фазу кушения, подавивший кушение, привел к повышению двух других компонентов урожая. Они пришли к выводу, что гетерозис по урожайности проявляется не только при низких нормах высева, но может быть также результатом вклада различных составляющих урожая в разных условиях среды.

Карлтон и Фут [12] не обнаружили гетерозиса по урожайности и площади листа при скрещивании двухрядных растений с шестирядными, даже когда родители реципрочно отличались по компонентам урожая и площади листа. Также было обнаружено [96], что некоторые гибриды не проявляют гетерозиса по урожайности, даже когда родители реципрочно различаются по компонентам урожая. Однако было получено несколько гибридов, проявляющих гетерозис, родительские сорта которых реципрочно различаются по компонентам урожая или нет.

При долговременном выращивании ячменя в Калифорнии наблюдался значительный гетерозис по кушению, которое было главной причиной повышения урожайности (от 30 до 50 %) гибридов [90, 91]. Норма высева гибридов может быть ниже (до 15 кг/га), урожайность при этом не снизится. Было высказано предположение, что стоимость гибридных семян будет компенсироваться низкими нормами высева и, следовательно, желательными будут гибриды с высоким потенциалом кушения. В самом деле, первые товарные гибриды проявляли высокий гетерозис по числу колосьев на единицу площади. Например, трехгодичные исследования в штате Аризона показывают, что сорт *Nembar* дает на 34 % колосьев больше, чем его мужской родитель *Agivat*. Полегание было одной из основных проблем при производстве первых товарных гибридов. Данные двухгодичной проверки показывают, что низкие нормы высева (20 кг/га) могут обеспечить высокие урожаи зерна без значительного полегания [72]. Рекомендованная норма высева для *Nembar* в штате Аризона составляет от 20 до 30 кг/га, что существенно отличается от 60 до 80 кг/га для *Agivat*.

Было проведено сравнение [83] гибридов, высеянных по четырем нормам высева в штате Миннесота. Средняя продуктивность гибридов и стандартных сортов была одинакова по урожайности и компонентам урожая при норме высева, приближающейся к густому посеву. Редко посеянные гибриды значительно превышали стандартные сорта по урожайности, числу колосьев на делянку и по среднему числу семян на колос. Также было показано, что гибриды не отвечают на разные плотности одинаковым образом, и предположили, что данные по разреженным посадкам

могут привести к ошибочным заключениям относительно продуктивности гибрида при производственных нормах высева. Фостер и Фозергилл [25] обнаружили, что плотности посева, равные 25, 50 и 100 кг/га, оказывают незначительное влияние на проявление урожайности и что деланки, засеянные с плотностью 50 кг/га, дают такие же урожаи, как и традиционные рядковые посевы при норме высева 100 кг/га.

Необходимость обратиться к гибридам F_1 для получения максимальных урожаев вытекает из гипотезы, что гетерозис не может быть сохранен в последующих поколениях потому, что он возникает от взаимодействий между аллелями в одном локусе, т. е. при сверхдоминировании. Теоретически, все типы неаллельных взаимодействий могут быть сохранены при правильном скрещивании сортов. Согласно Графиусу [30], генов урожайности как таковых не существует и, следовательно, нет ни эффектов доминирования, обусловленных генами урожайности, ни сверхдоминирования, ни наследуемости урожайности. Он утверждает, что гетерозис по урожайности может быть объяснен только эпистазом и доминированием генов, воздействующих на три первичные составляющие урожая. По данным его исследований эпистаз и доминирование, которые признаются механизмами, приводящими к гетерозису, не исключают друг друга, но, по-видимому, эпистаз является более важным для ячменя. При этом большая доля гибридной мощности F_1 обусловлена эпистазом и может быть сохранена у чистых линий.

Имеется мало информации о влиянии действия генов на урожайность и компоненты урожая у ячменя. Джонсон и Аксель [50] обнаружили высокую степень варiances доминирования относительно аддитивной варiances для урожайности ячменя. Густафссон и Дормлин [31] сообщили о гетерозисе, возникающем при взаимодействии между аллелями одного локуса, влияющими на созревание, т. е. сверхдоминировании у ячменя, выращенного в климатической камере, тогда как Аствейт [1] сообщил, что гетерозис в F_1 сохранен на неаллельных взаимодействиях и может быть сохранен в чистых линиях. Были опубликованы данные [96] относительно гетерозиса и комбинационной способности в 28 популяциях F_1 и F_2 , полученных от скрещивания 8 родительских сортов во всех возможных комбинациях. Были показаны значительная величина аддитивной и неаддитивной генетических варiances по урожайности, а также наличие эпистатического генного действия. Авторы пришли к такому заключению, что аддитивная генетическая варiances, а также возможно, аддитивный $\times$ аддитивный тип эпистатической варiances оказывают значительное влияние на урожайность.

Фейер и Федак [19] изучали гетерозис и комбинационную способность в F_1 и F_2 6×6 диаллельного скрещивания контрастных шестирядных линий ячменя. Они сообщили, что компонент урожая — число семян на колос — проявляет умеренно высокую наследуемость (общая комбинационная способность), тогда как

два других первичных компонента урожая — число колосьев на единицу площади и средняя масса семени — проявляют низкую наследуемость и высокую специфическую комбинационную способность. Также было показано, что гетерозис по урожайности в F_1 обусловлен сверхдоминированием, а уменьшение гетерозиса по урожайности в F_2 указывает на потерю сверхдоминирования.

По данным Расмуссона и др. [75], качество солода в гибридах F_1 , по-видимому, во многом зависит от частоты благоприятных генов с аддитивными эффектами, несмотря на то что по процентной концентрации экстракта, степени выполненности зерна и процентному содержанию азота солода не было обнаружено генов, имеющих эффекты доминирования и(или) эпистатические эффекты.

3.4. Методы получения гибридов F_1 ячменя

При испытании большинства гибридов ячменя было использовано ограниченное число женских родителей, а в качестве мужских родителей — инбредные сорта, имеющиеся в данной местности. Достаточно часто мужскими родителями были линии, намеченные к выбраковке из инбредных сортов [57]. Это и следовало ожидать, поскольку выведение родителей с использованием генетической мужской стерильности требует времени и усилий, тогда как любая инбредная линия может служить в качестве мужского родителя гибрида, будучи скрещенной с линией, обладающей генетической мужской стерильностью [55].

Было опубликовано очень мало работ по отбору родительских форм гибридов. Гебрекидан и Расмуссон [26] при изучении методов оценки потенциала родителей для использования их в гибридах скрещивали 9 сортов с инбредными линиями и простыми гибридами. Девять сортов были распределены на одни и те же классы по потенциалам родителей: в анализирующих скрещиваниях с инбредными линиями, с простыми гибридами и по сортовому признакам (число семян на колос, масса семени, число дней до созревания и высота растения). Эти данные не дают оснований для выводов относительно выбора какого-то из трех методов оценки потенциальных родителей гибридов по урожайности или числу колосьев на единицу площади. В исследовании этих авторов гетерозис был незначительным по любым признакам, за исключением урожайности.

Большинство опубликованных данных согласуется с мнением, что высокоурожайные родители дают большую долю высокоурожайных гибридов, чем низкоурожайные, если гетерозис измеряется как превышение по урожайности лучших товарных сортов. Максимальный гетерозис, превышающий по урожайности высокоурожайного родителя, получен у гибридов низкоурожайных сортов [26, 57, 96].

Леманн [55] установил, что специфическая комбинационная способность очень важна для гибридного ячменя. Он представил

данные по отбору лучших растений в качестве мужских родителей и показал, что высокоурожайный мужской родитель не даст высокоурожайного гибрида. Согласно этим данным, следует вести прямой отбор на комбинационную способность в линиях, назначенных для использования в качестве родителей, чтобы полностью использовать возможности гетерозиса у ячменя.

По данным Фостера и Фозергилла [25], наиболее высокоурожайными были гибриды, включающие линии с мужской стерильностью, отобранные либо из популяции гибридов F_2 , проявляющих значительный гетерозис, либо из сложных скрещиваний. Наиболее высокоурожайные гибриды не удается получить от скрещиваний стандартных сортов. При рассмотрении генетической основы гетерозиса авторы ссылаются на Мазера [58]. В инбредной популяции будут отобраны только комбинации генов, проявляющие лучший гомозиготный баланс. Гены, наиболее эффективные в гомозиготном состоянии, будут отобраны либо при естественном, либо при искусственном отборе. И наоборот, в аутбредной популяции будут отбираться гены, наиболее эффективные в гетерозиготном состоянии. Ячмень — инбредный вид, но при производстве гибридов его используют как аутбредный.

Таким образом, для получения лучших гибридов следует вести положительный отбор на гены, эффективные в гетерозиготах и их комбинациях. Такие гены и генные комбинации, по всей вероятности, отбрасывались отбором при получении чистых сортов. Как было показано, если при использовании случайных чистых линий в качестве родительских форм наблюдается повышение урожайности на 10 %, то можно существенно превзойти этот уровень у родителей, специально отобранных на комбинационную способность [55].

Соцветие ячменя сохраняет основные черты анемофильного (ветроопыляемого) вида. Однако, возможно, что ячмень был автогамным (самоопыляющимся) видом в течение своей эволюции. Некоторые элементы, необходимые для аллогамии (перекрестного опыления): размер перистоволосистого рыльца и пыльника, степень раскрытия цветка, выталкивание пыльника и продолжительность жизни пыльцы, — у культурного ячменя слабо развиты. Диапазон изменчивости признаков, влияющих на самоопыление, очень широк [35, 36, 37, 80, 84, 85]. Данные о генетическом улучшении в направлении перекрестного опыления были представлены в некоторых работах [11, 25, 85, 86]. Способность к перекрестному опылению зависит от морфологических особенностей цветка как мужских, так и женских родителей.

Как правило, цветки растений с мужской стерильностью, открывающиеся или закрывающиеся с помощью лодики, имеют нормальные пыльники. Если за опылением следует оплодотворение, цветки останутся закрытыми и будет нормально проходить процесс развития семени. Если оплодотворения не происходит, то через 2—3 дня они снова открываются в результате набухания завязи, после чего цветки остаются восприимчивыми до 7—14 дней

в зависимости от условий окружающей среды. После оплодотворения цветков закрывается и продолжается нормальное развитие семени.

По мнению Фостера и Фозергилла [25], существует широкий диапазон изменчивости завязываемости семян у линий с генетической мужской стерильностью, что обусловлено плеiotропными эффектами аллелей мужской стерильности. В 10 мутантах сорта *Maris Mink* было обнаружено от 9 до 51 % семян, завязавшихся в результате перекрестного опыления на мужских стерильных растениях, и от 8 до 67 % — у четырех мутантов сорта *Hassan* с мужской стерильностью.

Некоторые морфологические особенности могут оказывать значительное влияние на степень перекрестного опыления линий с мужской стерильностью. Фостер и Фозергилл [25] сообщили, что мутант с короткой остью, индуцированный в линию с мужской стерильностью с закрытыми цветками и низким завязыванием семян, способствовал превращению этой линии в одну из самых лучших по завязыванию семян. Цветки диплоидов с мужской стерильностью, полученных от СТТ линии 63-j-18-17, имеют узкие внутренние цветковые чешуи [72]. Наружная цветковая чешуя не обернута вокруг внутренней, что позволяет цветку раскрываться более свободно. Кроме того, растения с мужской стерильностью линии 63-j-18-17 имеют длинные перистоволосистые рыльца, выходящие за пределы цветка при раскрытии и часто остающиеся в таком положении после его закрывания. В результате опыление происходит в закрытых цветках до того, когда они снова раскроются при набухании завязи.

Хаммер [35, 36, 37 (по [80])] изучал изменчивость признаков, влияющих на перекрестное опыление в некоторых линиях из Гатерслебенской мировой коллекции ячменя. По этим признакам он сравнивал культурный ячмень с *Hordeum spontaneum* и *H. bulbosum*.

Вариационный размах у культурного ячменя по размеру рыльца и числу выброшенных пыльников на колосок укладывается в интервал значений *H. spontaneum* и *H. bulbosum*, но меньше по длине пыльника и числу пыльцевых зерен на пыльник. Стёлен [84, 85] изучал множество линий из коллекции ячменя Министерства сельского хозяйства США по таким признакам, как сроки колошения, высота соломины, длина колоса, количество открытых цветков, длина наружной и внутренней цветковых чешуй, длина и ширина пыльников, рыльца и завязи. Он отмечает, что эти линии обладают сильной изменчивостью морфологических особенностей цветка, а также степени опушенности рыльца: от практически неопушенных до очень сильно опушенных. Стёлен показал, что существует большое генетическое разнообразие по признаку раскрытия цветка в период цветения. Цветение у некоторых линий происходит при полностью закрытых цветках или, по крайней мере, с невыброшенными пыльниками, тогда как в других линиях почти все цветки выбрасывают три пыльника.

Согласно Шольцу и Кунцелю [78], для экономически выгодного производства гибридных семян необходимо, по крайней мере, 50 %-ное завязывание семян у стерильного родителя. Число завязавшихся семян изменяется от 0 до 100 % [11, 15, 25, 29, 39, 52, 55, 61, 62, 76, 77, 80, 85, 86]. По данным различных авторов, завязывание семян зависит от индивидуальных особенностей мужского стерильного мутанта, генотипического фона женского и мужского родителей и условий среды, таких, как плодородие и влажность почвы, а также климатические условия.

В промышленных блоках скрещивания синхронизация сроков цветения является решающим фактором для достижения соответствующей степени перекрестного опыления. Желательно, чтобы линия с мужской стерильностью зацветала до опылителя, тогда используется вся доступная пыльца. В товарном гибриде Nembar женский родитель, полученный из СТТ 63-j-18-17, зацветает примерно на 3—5 дней раньше мужского родителя Arivat. Различия в сроках цветения в сочетании с выбрасыванием рылец женского родителя обеспечивают высокую степень завязывания.

В период цветения для максимального выбрасывания пыльников мужского родителя требуется поддерживать высокий уровень влажности почвы, по крайней мере, на засушливых орошаемых площадях штата Аризона. Если во время цветения растения испытывают недостаток влаги, тычиночные нити удлиняются нормально, но становятся вялыми, неспособными вытолкнуть пыльник до его растрескивания.

При промышленном производстве семян гибрида Nembar в штате Аризона выход гибридных семян у женского родителя составил от 1267 до 5253 кг/га [95]. По данным Леманна [55], в 1980 г. в Свалёфе урожайность лучших женских растений при перекрестном опылении составила около 1500 кг очищенных семян на 1 га. Он полагает, что более приемлемой формой определения урожайности в блоках скрещивания было бы кг/га плюс масса 1000 семян.

Способность к перекрестному опылению в естественных условиях подлежит улучшению с помощью отбора. В качестве источника перекрестноопыляемых линий для различных условий среды был получен сложный гибрид СС ХХХ [74]. Повторный отбор на перекрестное опыление ведется в гибриде СС ХХХ сразу же после его применения в штате Аризона. Большинство растений на последних циклах отбора в условиях Аризоны преимущественно перекрестноопыляемые. Фостер и Фозергилл [25] сообщили, что семенная продуктивность двух линий, отобранных из популяций сложного скрещивания и подвергнувшихся повторному отбору на повышение завязывания семян, за три года в среднем составила 84 %, тогда как у двух средних товарных сортов — только 23 %.

Фостер и Фозергилл [25] изучали способность к перекрестному опылению, используя 15 линий с мужской стерильностью с различной степенью перекрестного опыления и два опылителя.

Одним из опылителей был товарный сорт, который рассматривался как открытоцветущий, а вторым — линия, отобранная из сложного скрещивания. Завязавшиеся семена в 15 мужских стерильных линиях в результате опыления товарным сортом составили от 4 до 51 %, а со вторым опылителем — от 45 до 96 %. Варьирование 15 мужских стерильных линий было одинаково по широкому диапазону изменчивости завязывания семян, несмотря на качественные различия двух опылителей. В среднем число завязавшихся семян у этих 15 линий составило 23 и 78 % для двух опылителей. Различия между ними, по-видимому, явились прямым результатом отбора на способность к перекрестному опылению.

Стёлен [85] опубликовал результаты 10-летних исследований по отбору на перекрестную опыляемость в сложном гибриде СС ХХХ в условиях Дании. За 10 лет степень завязывания семян варьировала от 25 до 90 %. Наблюдался некоторый прогресс в распределениях частоты колосьев в группах, различающихся по числу завязавшихся семян. В начале исследования, в 1970 г., только 7,8 % популяции имело более 61 % завязавшихся семян, тогда как начиная с 1971 г. — от 29,1 до 98,4 % в зависимости от условий среды за эти годы.

Основываясь на имеющихся данных, можно сделать заключение, что при существующих избирательных опылителях и подходящих мужских стерильных линиях может быть достигнут товарный уровень завязывания семян гибридного ячменя.

Успешное промышленное производство гибридных семян зависит от надежного и экономически выгодного источника стерильных растений, которые служат в качестве женского родителя у гибрида. У различных культур для получения женского родителя были использованы ручная кастрация, цитоплазматическая мужская стерильность и генетическая мужская стерильность. У ячменя ручная кастрация неэффективна, поэтому при промышленном производстве гибридного ячменя следует использовать либо цитоплазматическую, либо генетическую мужскую стерильность. В промышленном производстве оба эти типа имеют свои преимущества и недостатки. Женские родители получаютсся легче при использовании цитоплазматической мужской стерильности, тогда как мужские родители — при использовании генетической мужской стерильности. У ячменя генетическая мужская стерильность была описана раньше, чем цитоплазматическая. Большая часть литературных данных по гибриднему ячменю и его производству основывается на генетической мужской стерильности.

Мужская стерильность, обусловленная рецессивным аллелем, впервые была описана у ячменя Сансоном [87]. Сансон и Риддл [93] сообщили о повышении урожайности гибридного ячменя, а Сансон [88] предложил способы использования мужской стерильности в целях улучшения ячменя. Сансон [89] сообщил о первой попытке применения генетической мужской стерильности при использовании гетерозиса в промышленном производстве. Он

рекомендовал использовать синтетические гибриды ячменя, в которых мужская стерильность обуславливает и поддерживает уровень гетерозиса, примерно соответствующий F_2 . С тех пор было рассмотрено множество путей использования генетической мужской стерильности в промышленном производстве гибридов ячменя.

Одно из первых предложений относительно промышленного производства гибридного ячменя состояло в использовании сцепления между геном мужской стерильности и геном признака, который может быть отсеян химическим путем [97]. В соответствии с этой системой между рецессивным аллелем генетической мужской стерильности и рецессивным аллелем устойчивости к инсектициду ДДТ устанавливается плотное сцепление в фазе притяжения. Мужские стерильные растения становятся устойчивыми к ДДТ, и если они использованы как женский родитель в скрещиваниях с гетерозиготами, то получится два сорта семян: гомозиготы с мужской стерильностью, устойчивые к ДДТ, и гетерозиготы с мужской фертильностью, восприимчивые к ДДТ. Для получения женского родителя такие семена высеваются рядами, затем проростки обрабатывают ДДТ в чередующихся рядах. В результате удастся получить посадку только из мужских стерильных растений, которые будут опыляться пылью с растений из необработанных рядов. Получение семян может осуществляться в любом желаемом объеме при повторении этого цикла. Гибридные семена можно получить при посеве чередующимися рядами женских растений и линии, использующиеся в качестве мужского родителя гибрида. Женские ряды опрыскиваются ДДТ для получения только растений с мужской стерильностью. Все завязавшиеся семена на мужских стерильных растениях будут гибридными. Обработка поля по производству семян может быть облегчена, если ряды мужского родителя будут гомозиготными по устойчивости к ДДТ.

Был обнаружен ген мужской стерильности (*msg16*), сцепленный с ДДТ-устойчивым геном [98]. Величина кроссинговера между ними составила 7 %. Этого недостаточно для осуществления программы гибридизации, но при удалении фертильных растений, образовавшихся в результате кроссинговера, схема становилась пригодной для производства гибридных семян в количествах, достаточных для проведения дальнейших исследований гетерозиса, комбинационной способности и других проблем, связанных с гибридным ячменем. Рэмейдж [66] предложил способы применения карликовых форм женского родителя, у которого сцепление *msg-16*-ДДТ могло бы быть использовано для снижения влияния кроссоверных гамет при производственных испытаниях. Снятие ДДТ с рынка США остановило развитие и использование системы сцепления *msg-16*-ДДТ.

Рэмейдж [66] предположил, что любой ген по признаку, относящемуся к семенам или проростку, который сам по себе способствует быстрому разделению генотипов, может быть использо-

ван в основной схеме Вайбе. Разделение генотипов на стадии семени более эффективно, чем на стадии проростка. Примерами применения таких признаков на практике является голубое или белое окрашивание алейронового слоя или, например, генотип, который не позволяет семенам прорасти до тех пор, пока оно не будет обработано особым химическим препаратом. Фок и др. [18] предложили использовать ген сморщенности эндосперма, проявляющийся на материнском растении, чтобы разделять семена перед посевом. Поскольку ген сморщенности эндосперма будет проявляться на материнском растении, семена, собранные с F_1 растений, будут содержать 25 % сморщенных семян. Показано, что гены мужской стерильности и сморщенности эндосперма (*msg6-sex1*) тесно сцеплены, давая менее 1 % рекомбинаций. Установлено также, что линия *msg6-sex1* могла бы быть использована в отборе цитоплазм, восстанавливающих мужскую фертильность, генов-супрессоров мужской стерильности и химических веществ, восстанавливающих мужскую фертильность.

Фостер [24] сообщил о спонтанной, частичной или полудоминантной мутации у ячменя, обуславливающей образование хлорофилла. Растения, гомозиготные по этой мутации, были альбиносами и погибали на стадии проростков. Гетерозиготные растения были светло-зелеными и жизнеспособными, однако менее сильными и крупными, позже прорастали, чем нормальные зеленые растения. Такахаши и др. [94] сообщили об индуцированной мутации такого же проявления, при которой гомозигота является летальной и желтой, а гетерозигота — жизнеспособной зеленой. Фостер [23] предложил использовать такие мутанты для самовыбраковки, а всю мужскую стерильную линию — в качестве женского родителя гибридов. По этой схеме можно установить тесное сцепление между подходящей хлорофилльной мутацией и локусом мужской стерильности в фазе отталкивания сцепления. Потомство от самоопыления двойной гетерозиготы, которая была бы светло-зеленой и жизнеспособной при оптимальных условиях, будет состоять примерно из 25 % зеленых растений с мужской стерильностью, 50 % светло-зеленых с мужской фертильностью и 25 % растений-альбиносов. В условиях конкуренции, на поле, светло-зеленые растения будут, по-видимому, нежизнеспособными, а оставшиеся нормально-зеленые мужские стерильные растения могут служить женскими родителями при получении гибридных семян. Светло-зеленые растения могут быть отдельно размножены при оптимальных условиях, сильной освещенности и (или) не-обходимой для них температуре.

Первые сбалансированные третичные трисомные линии были не приспособлены к условиям штата Монтана, поэтому Эсликом [17] были разработаны системы производства гибридных семян, основанные только на использовании диплоидов. Предложенный им подход основывался на использовании генетически сбалансированной линии мужской стерильности, сбалансированной с другим геном мужской стерильности или с летальным геном, дейст-

вующим на стадии проростков, вместе с доминантным геном, вызывающим гибель до стадии цветения, который мог бы содержать транслокацию для получения необходимого сцепления. Например, если линия содержит два локуса по мужской стерильности так, что они абсолютно сцеплены в фазе отталкивания, то ее потомство от самоопыления будет состоять примерно из 50 % растений с мужской фертильностью и 50 % с мужской стерильностью. Если такая линия будет выращиваться в условиях изоляции, то она будет сохраняться, несмотря на некоторое количество завязавшихся гибридных семян на растениях с мужской стерильностью в популяциях. Если локус мужской стерильности заменить локусом летальности на стадии проростков, то следует ожидать такую же реакцию. Доминантный ген, действующий на стадии, предшествующей цветению, должен быть в фазе притяжения сбалансирован с геном мужской стерильности, чтобы облегчить получение и отбор популяций, где все растения обладают мужской стерильностью. По мнению Эслика [17], чувствительность к ДДТ, голубой цвет алейронового слоя и озимый характер роста являются потенциальными маркерами, проявляющимися до фазы цветения. Эти предположения можно было бы приспособить ко многим другим вариантам по использованию генетической рецессивной мужской стерильности при производстве гибридного ячменя.

Было описано большое число генетических и цитогенетических механизмов, препятствующих нормальному функционированию гамет у многих видов. Эти механизмы могут предотвращать функционирование гамет либо мужского, либо женского пола. Мутации, передающиеся гаметами одного пола и не передающиеся гаметами другого, получили название гапложизнеспособных. Гапложизнеспособные мутации, которые передаются через яйцеклетки и не передаются через пыльцу, могут быть использованы при получении женских родителей гибридного ячменя. Среди описанных гапложизнеспособных мутаций, не передающихся через мужские половые клетки, можно назвать гены стерильности пыльцы, гаметофитные факторы, механизмы самонесовместимости, гены «мелкой» пыльцы, гены — «убийцы» пыльцы, нехватки и дупликации хромосом [67, 73].

Гапложизнеспособные мутации, предотвращающие передачу мужских гамет, но не нарушающие передачу женских, Фостер [22] предложил обозначить как «элиминатор мужской гаметы» (*mge*). Мутации *mge* могут быть двух типов: «убивающие» пылевые зерна или гаметы, содержащие их и «гаметофитные факторы», действие которых состоит в конкуренции между пылевыми зернами или в дифференциальном развитии пылевых зерен или гамет [41, 69]. Оба типа мутаций имеют свои преимущества и недостатки при получении женских родителей гибридов, гены — убийцы пыльцы крайне редко не передаются, а пыльники растений, гетерозиготных по этому признаку, содержат только $\frac{1}{2}$ нормальных пылевых зерен. В результате это может привести к

уменьшению растрескивания пыльника и(или) рассеиванию пыльцы, особенно в линиях с небольшим числом пыльников. Растения, гетерозиготные по гаметофитным факторам, должны содержать нормальный запас пыльцы, но изредка фактор может передаться, особенно в условиях редкого опыления. Гапложизнеспособные мутации, в том числе и *mge*, могут быть выявлены только по нарушенным отношениям расщепления маркерных генов, тесно сцепленных с гапложизнеспособными мутациями.

Если гапложизнеспособная мутация очень тесно сцеплена с локусом генетической мужской стерильности, то она может быть использована для получения женских родителей таким же способом, как это было описано для системы СТТ [69]. Родительская линия должна содержать одну нормальную хромосому и одну хромосому, несущую гапложизнеспособную мутацию. Нормальная хромосома будет нести рецессивный аллель, а хромосома с гапложизнеспособной мутацией — доминантный аллель в локусе мужской стерильности. Потомство от самоопыления такой линии состоит из гомозигот по нормальной хромосоме, которые будут мужскими стерильными, и гетерозигот с такой же хромосомной и генной структурой, что и родительская линия, а вся функциональная пыльца, продуцированная в ней, будет содержать рецессивный аллель мужской стерильности. Эта схема была использована в системе СТТ для получения женских родителей. Основное преимущество использования гапложизнеспособной линии перед СТТ состоит в том, что все линии являются диплоидными, что позволяет избежать обычного снижения мощности, связанного с трисомией.

Эрнандес-Соранио [41] индуцировал несколько гапложизнеспособных мутаций, сцепленных с локусом мужской стерильности *mge2* на хромосоме 2. Большинство из них было убийцами пыльцы, а меньшее число — гаметофитными факторами. Другие исследователи отобрали гапложизнеспособные, или *mge*, мутации, сцепленные с локусом мужской стерильности в других хромосомах [22, 25, 34, 55, 56].

Частота индуцированных мутаций по гапложизнеспособности велика [25, 41], и тесное сцепление с разными локусами мужской стерильности легкодостижимо. Оценка эффективности гапложизнеспособной мутации и уровня сцепления с локусом мужской стерильности проводится скрещиванием двойной гетерозиготы с растениями, имеющими мужскую стерильность. Когда нет передачи фактора гапложизнеспособности и имеется абсолютное сцепление между ним и локусом мужской стерильности, то ожидается популяция, состоящая только из растений со стерильной пыльцой. Фостер и Фозергилл [25] сообщили, что некоторые мутации дают более 95 % растений с мужской стерильностью в потомствах скрещивания. Леман [55] получил 99 % растений с мужской стерильностью в потомстве, полученном при искусственном опылении, и меньше — в полевых условиях, что, по-видимому, обусловлено конкуренцией пыльцы. Искусственное опыление обес-

печивает полное использование пыльцы, где летальная пыльца не может успешно конкурировать, в то время как в полевых условиях имеется ограниченное количество пыльцы, пригодной для успешного опыления.

Летальные мутации, действующие на стадии проростков, тесно сцепленные в фазе притяжения с локусом мужской стерильности, сцепленным, в свою очередь, с эффективной гапложизнеспособной мутацией, тесно сцепленной в фазе отталкивания с локусом мужской стерильности, должны сильно поднять использование гапложизнеспособных мутаций при получении женских родителей [69]. Некоторое число летальных мутаций на стадии проростков, тесно сцепленных в фазе притяжения с аллелем мужской стерильности *mge2*, были идентифицированы и введены в гапложизнеспособные линии [25, 55, 70].

Другая схема, предложенная для использования преимуществ гетерозиса у ячменя, состоит в применении апомиксиса [69, 99]. Апомиксис может быть использован для сохранения и увеличения количества женских родителей стандартного гибрида или для сохранения в неизменном виде «нужного» гибрида. Несколько модификаций агамоспермии, в том числе и те, в которых мейотические нарушения способствуют конъюгации хромосом и кроссинговеру, могут быть использованы при получении женских родителей стандартных гибридов. Облигатные апомиктические гибриды можно получать таким же способом, как и стандартные. Однако ограниченные исследования по апомиксису у ячменя пока не увенчались успехом.

Использование избирательного мужского гаметоцида (фактора, разрушающего мужскую гамету) для получения женского родителя гибридного ячменя обсуждалось на протяжении многих лет, и некоторые химические фирмы ведут активные исследования в этом направлении. Однако сообщений о подходящем мужском гаметоциде для ячменя пока еще не было [25, 55].

Вайбе (Wiebe, 1965, по [40]) сделал предположение, что обработка семян или растений с мужской стерильностью специфическим химическим препаратом могла бы привести к восстановлению фертильности. Согласно этому предположению обработанные семена мужской стерильной линии дадут растения с мужской фертильностью, тогда как необработанные семена дадут растения с мужской стерильностью. Кейсембл [51] высказал предположение, что фенотипическое восстановление фертильности у мутантов с мужской стерильностью может быть достигнуто обработкой гибберелловой кислотой. Поиск способов восстановления фертильности с помощью химической обработки расширился. С этой целью были проведены исследования большого числа генов мужской стерильности и химических препаратов. Однако до сих пор эта блестящая схема так и не разработана.

Хермсен [40] предположил, что в природе могут встречаться цитоплазматические факторы, способные восстанавливать фертильность в линиях, рецессивных по генетической мужской

стерильности. Растения, гомозиготные по рецессивному аллелю генетической мужской стерильности, в такой восстанавливающей цитоплазме были бы с мужской стерильностью, а вся пыльца, образованная этим растением, должна нести рецессивный аллель мужской стерильности. Линия с мужской стерильностью в нормальной цитоплазме, опыленная линией, гомозиготной по тому же аллелю мужской стерильности в восстанавливающей цитоплазме, должна давать популяцию, целиком состоящую из растений с мужской стерильностью.

Хермсен предположил, что восстанавливающие цитоплазмы могут быть выявлены при скрещивании потенциальных источников в виде кастрированных женских растений с мужским родителем, гетерозиготным по аллелю мужской стерильности. Ожидается, что половина гибридов F_1 от такого скрещивания будет гетерозиготной по локусам мужской стерильности в цитоплазме потенциального источника. Если потенциальный источник имеет нормальную цитоплазму, то эти гетерозиготы будут расщепляться по мужской стерильности в F_2 . Если же потенциальный источник имеет восстанавливающую цитоплазму, то гетерозиготы не будут расщепляться в F_2 по мужской стерильности и все особи F_1 будут давать популяцию F_2 , целиком состоящие из растений с мужской фертильностью.

Если восстанавливающая цитоплазма выявлена, то особи, содержащие ее, могут быть подвергнуты беккросу с линией, несущей мужскую стерильность. После соответствующего числа беккроссов желаемый тип, гомозиготный по аллелю мужской стерильности в восстанавливающей цитоплазме, может быть выделен путем скрещивания растений из F_2 последнего беккросса с растениями с мужской стерильностью. Популяции F_2 будут содержать гомозиготы по аллелю мужской фертильности, гетеро- и гомозиготы — по аллелю мужской стерильности. Все три генотипа будут с мужской фертильностью в восстанавливающей цитоплазме и при скрещивании растений с мужской стерильностью дадут три типа потомства: растения без мужской стерильности, с 50 % растений с мужской стерильностью и со всеми растениями с мужской стерильностью.

Были предприняты попытки идентифицировать восстанавливающие цитоплазмы для различных генов мужской стерильности, однако до сих пор успеха не удалось добиться [44]. Идентификацию восстанавливающих цитоплазм можно было бы облегчить использованием СТТ в качестве женского родителя, поскольку все гибриды F_1 , а не только их половина, должны быть гетерозиготными; при этом ожидается, что все растения F_1 либо будут расщепляться по признаку мужской стерильности в F_2 (нормальная цитоплазма), либо дадут целиком стерильное F_2 (восстановленная цитоплазма). Возможно, что восстанавливающая цитоплазма может быть индуцирована соответствующими мутагенами. Если это так, то обработка самоопыленного потомства из СТТ и изучение фертильности диплоидов в M_1 поколении помогли бы

выявить потенциальные восстанавливающие цитоплазмы. Подтверждение могло бы быть получено при скрещивании фертильных диплоидов с растениями с мужской стерильностью.

Именно цитоплазматическая мужская стерильность, а не генетическая была использована при производстве большинства гибридных культур. Были получены данные [21, 81, 82] о наличии цитоплазматической мужской стерильности и генов — восстановителей фертильности на материале, полученном от скрещиваний с *Hordeum jubatum*. Этот материал еще не применялся в производственной практике в первую очередь из-за нежелательных признаков, передаваемых гибридам цитоплазматически стерильным родителем. Наиболее нежелательным признаком была крайняя позднеспелость. Шольц и Кунцель [80] показали, что после восьми последовательных скрещиваний с местными сортами не удается повысить жизнеспособность.

Пока еще нет сообщений о цитоплазматической мужской стерильности, полученной от скрещиваний между культивируемыми ячменя. Линия с цитоплазматической мужской стерильностью и доминантной восстанавливающей системой могла бы быть идентифицирована по наличию растений с мужской стерильностью в F_2 при скрещивании ее с линией с нормальной цитоплазмой и рецессивными генами-восстановителями. Шольц и Кунцель [80] сообщили о результатах скрещиваний более чем 600 ячменей различного географического происхождения с европейскими сортами, которые они провели в поисках внутривидовых источников цитоплазматической мужской стерильности. Были получены отрицательные результаты.

Аокас [2, 3, 4, 5, 6, 7, 8] описал цитоплазматическую мужскую стерильность и гены — восстановители фертильности, полученные от скрещивания с *Hordeum spontaneum*. Растения с цитоплазматической мужской стерильностью и системой, восстанавливающей фертильность, могли быть повторно скрещены с некоторыми сортами без серьезных неблагоприятных эффектов [9, 43, 55]. Главная трудность при использовании цитоплазматической мужской стерильности от *H. spontaneum* состоит в том, что некоторые сорта нельзя стерилизовать, так как они являются частичными восстановителями фертильности. Условия среды, особенно географическая широта, играют существенную роль в частичном восстановлении фертильности. У сортов, в которых либо поддерживается полная стерильность, либо восстанавливается полная фертильность при цитоплазматической мужской стерильности, условия среды не играют большой роли [9, 43].

Фостер и Фозергилл [25] высказали мнение, что поддержание и размножение линии с цитоплазматической стерильностью будет значительно затруднено в связи с возможным расширением использования *H. spontaneum* в качестве источника устойчивости к заболеваниям в стандартных программах скрещиваний. Они ссылаются на Хьюсса и Боддена [46], установивших, что одной из причин, способствовавших отказу от гибридной программы пше-

ницы, было широкое распространение генов-восстановителей в современных сортах пшеницы.

В настоящее время использование цитоплазматической мужской стерильности, по-видимому, является наиболее реальной системой для промышленного производства гибридного ячменя в первую очередь потому, что семеноводческие фирмы хорошо знакомы с этой системой из опыта производства товарных гибридов других сельскохозяйственных культур. В дальнейшем будет видно, найдет ли эта система практическое применение в различных климатических условиях для разных генотипов. Также следует установить возможности полной стерилизации и полного восстановления у разных генотипов, возделываемых в различных условиях окружающей среды.

При скрещивании товарных сортов с растениями, рецессивными по генетической мужской стерильности, удалось получить единственные в своем роде товарные гибридные ячмени. Мужские стерильные растения размножаются сбалансированными третичными трисомными линиями (СТТ). Рэмейдж [64] предложил использовать СТТ линии в качестве основы для промышленного производства гибридного ячменя, а сама система была описана им в 1965 г. [65]. Позднее были предложены модификации этой основной схемы [66, 67, 68, 70, 71, 100]. Проблема использования СТТ линий в промышленном производстве гибридных ячменей в Европе обсуждалась в нескольких работах [38, 54, 79].

Сбалансированный третичный трисомик определяется следующим образом: при образовании третичных трисомиков доминантный аллель маркерного гена, тесно сцепленный с точкой разрыва транслокации, находится в добавочной хромосоме, а рецессивный аллель находится в двух нормальных хромосомах, составляющих диплоидный набор [65]. Они получили название третично сбалансированных трисомиков потому, что их потомство, полученное при самоопылении, состоит главным образом из рецессивных диплоидов и третично сбалансированных трисомиков; при скрещивании они действуют подобно линиям, сбалансированным по леталем (рис. 3). В определении «сбалансированный третичный трисомик» слово «трисомная» указывает на наличие добавочной хромосомы, т. е. трисомик имеет на одну хромосому больше, чем диплоид; «третичный» показывает, что лишняя хромосома является транслоцированной, т. е. состоящей из сегментов двух негомологичных хромосом; «сбалансированный» относится к поведению при скрещивании, т. е. самоопыленное потомство СТТ состоит из доминантных

Сбалансированный третичный трисомик

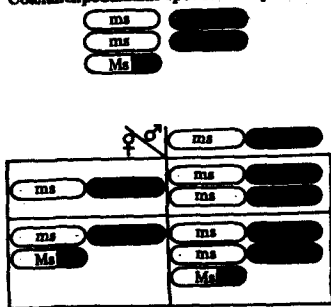


Рис. 3. Схема поведения при скрещивании сбалансированного третичного трисомика:

Ms — аллель мужской фертильности; *ms* — аллель мужской стерильности

трисомных особей и рецессивных диплоидных особей, а самоопыленное потомство доминантных трисомиков будет снова состоять из доминантных трисомиков и рецессивных диплоидов. В самоопыляющемся потомстве СТТ все растения, проявляющие доминантный признак, будут иметь такой же генотип и хромосомный набор, что и родительский трисомика, а все функциональные пыльцевые зерна, образованные такими растениями, будут содержать рецессивный маркерный аллель. Эти аспекты поведения при размножении сбалансированных третичных трисомиков могут быть использованы при промышленном производстве гибридного ячменя.

СТТ, использованные в промышленном производстве гибридов, имеют одну добавочную T27d хромосому, полученную от транслокации T2-7d, и содержат рецессивный *msg2* аллель на двух нормальных хромосомах 2, а доминантный аллель *Msg2* — на добавочной транслоцированной хромосоме. Самоопыляющееся потомство от этих трисомных растений содержит около 30 % СТТ и 70 % мужских стерильных диплоидов. Трисомные растения более низкорослые, позднее зацветают и менее конкурентоспособные, чем диплоиды с мужской стерильностью. Трисомные и диплоидные проростки можно различить по морфологическим особенностям листа: диплоиды имеют нормальные листья, а трисомики — длинные и узкие. Признаки трисомных растений были использованы для получения почти чистых посевов растений с мужской стерильностью.

При промышленном производстве гибридного ячменя в штате Аризона было занято два поля: для размножения трисомиков и для скрещивания. Поле трисомиков засевалось при норме высева от 5 до 7 кг/га. В возрасте от 3 до 6 нед диплоидные проростки удалялись на основе морфологических особенностей листа. В отсутствие конкуренции от диплоидов оставшиеся трисомные растения давали урожай от 1000 до 3000 кг/га. При промышленном производстве в среднем за 3 года для прополки потребовалось около 400 чел.-ч полевых работ на 1 га, или около 200 чел.-ч для получения 1000 кг семян.

Некоторая часть семян с трисомного поля была использована для получения трисомиков на следующий год, а оставшаяся часть была использована для засева рядов женских растений блока скрещивания. Блоки скрещивания состоят из чередующихся рядов женских растений и рядов мужского родительского сорта.

Длина рядов была от 4 до 6 м. Как правило, использовалось соотношение: один ряд мужских растений на один ряд женских или один мужской на два женских. Норма высева рядов женских растений блока скрещивания была от 25 до 30 кг/га. При этой норме трисомные растения почти полностью погибали при конкуренции с диплоидами с мужской стерильностью, при этом оставался почти чистый посев растений с мужской стерильностью (рис. 4). Урожай с блока скрещивания были от 3000 до 5000 кг/га

Блок скрещивания
для получения гибридных семян

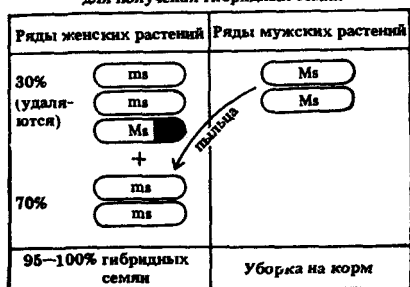
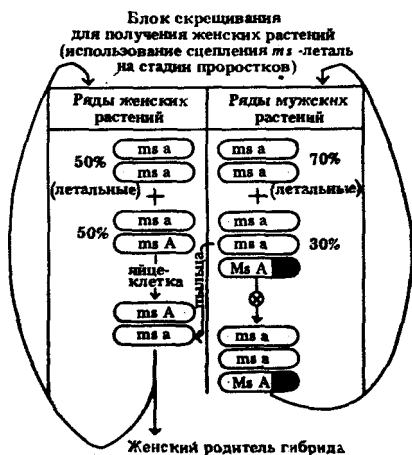


Рис. 4. Блок скрещивания для получения гибридных семян:

Ms — аллель мужской фертильности; ms — аллель мужской стерильности

Рис. 5. Блок скрещивания для получения женского родителя с использованием сцепления мужская стерильность — леталь на стадии проростков:

Ms — аллель мужской фертильности; ms — аллель мужской стерильности; A — аллель зеленого проростка, a — аллель проростка альбиноса



рядов с женскими растениями и обычно состояли из более чем 90 % семян F_1 . Семена, собранные с женских полос блока скрещивания, поступают на рынок как гибридные. При благоприятных условиях урожай гибридов составлял от 6000 до 8000 кг/га. Это примерно на 20 % больше, чем у растений лучших товарных сортов.

Работа со сбалансированными третичными трисомиками при получении гибридного ячменя привела к модификации компонентов системы [69]. Исходная система использует три компонента: добавочную хромосому, рецессивный ген генетической мужской стерильности и маркерные гены, используемые как информационные. Добавочная хромосома не способна к независимому расхождению (в мейозе), ее распределение сопровождается полным набором нормальных хромосом. Кроме того, она не должна передаваться через пыльцу, но передается через яйцеклетку. Особенности добавочной хромосомы и ее генотипа определяют мощност и конкурентоспособность трисомиков. СТТ, использованные в штате Аризона, не были приспособлены к условиям совместного выращивания в таких регионах, как штат Монтана [17], Англия [32], Швеция [55] или ГДР [80]. Когда СТТ были подвергнуты возвратному скрещиванию с местными сортами, они стали более жизнеспособными и могли выживать при конкуренции с диплоидами с мужской стерильностью. Кроме того, трисомиков стало трудно выпалывать на стадии проростков. Когда же более жизнеспособные трисомики были получены путем фрагментации добавочной хромосомы, передача ее через пыльцу увеличилась [69].

Ген мужской стерильности должен проявляться при всех условиях окружающей среды. Была создана большая коллекция соответствующих генов мужской стерильности [25, 45]. Установлено, что семь хромосом ячменя содержат, по крайней мере, один локус мужской стерильности [67].

Маркерные гены, используемые в качестве информационных, таковы, что определяют признаки, помогающие идентифицировать и отделять диплоиды от особей, содержащих добавочную хромосому. Было предложено множество схем экспериментов для получения информационных генов [22, 34, 65, 90, 100]. Гены летальности проростков — хорошие маркеры. Трисомная линия, сбалансированная и по мужской стерильности, и по летальности проростков, должна бы быть самовоспроизводящейся, в которой только функциональная пыльца содержала бы аллель мужской стерильности (рис. 5). Было индуцировано большое число генов летальности проростков, и многие из них были закреплены в форме СТТ [70].

3.5. Заключение

Работа, направленная на товарное производство гибридного ячменя, в значительной степени была стимулирована исследованиями в других областях, таких, как генетика, цитогенетика, растениеводство и агрономия. В США это привело к выпуску гибрида СС XXXII, от которого были получены новые, высокоурожайные, короткостебельные, устойчивые к полеганию инбредные сорта. Было показано наличие уровней гетерозиса, пригодных для промышленного использования. По крайней мере, производство гибридных семян на некоторых площадях является сегодня экономически возможным, а эффективного уровня производства, по-видимому, можно добиться на большей части площадей возделывания ячменя. Появляются перспективы развития удовлетворительных систем для получения женских родителей, так как было разработано много альтернативных систем. Промышленное производство гибридного ячменя будет зависеть от экономической обстановки и, возможно, от охраны авторских прав селекционеров. Товарный гибридный ячмень выращивается на незначительной территории, но, возможно, в будущем будет выращиваться на более значительных площадях.

3.6. Литература

1. Aastveit K (1964) Heterosis and selection in barley. *Genetics* 46:159—164
2. Ahokas H (1978a) Cytoplasmic male sterility in barley. I. Anther and pollen characteristics of msml, restored and partially restored msml genotypes. *Z Pflanzenzuechtg* 81:327—332
3. Ahokas H (1978b) Cytoplasmic male sterility in barley. II. Physiology and anther cytology of msml. *Hereditas* 89:7—21
4. Ahokas H (1979a) Cytoplasmic male sterility in barley. *Acta Agric Scand* 29:219—224

5. Ahokas H (1979b) Cytoplasmic male sterility in barley. III. Maintenance of sterility and restoration of fertility in the msml cytoplasm. *Euphytica* 28:409—419
6. Ahokas H (1979c) Cytoplasmic male sterility in barley. Part 4: Effect of msml cytoplasm and partially fertility on kernel protein and lysine. *Theor Appl Genet* 55:269—272
7. Ahokas H (1980) Cytoplasmic male sterility in barley. V. Physiology characterization of the msml—Rfmla system. *Physiol Plant* 48:231—238
8. Ahokas H (1980b) Cytoplasmic male sterility in barley. Part 7. Nuclear genes for restoration. *Theor Appl Genet* 57:193—202
9. Ahokas H, Hockett EA (1981) Performance tests of a cytoplasmic male sterile barley at two different latitudes. *Crop Sci* 21:607—611
10. Bogomolov AM, Grib SI (1971) The manifestation of heterosis in F_1 hybrids of spring barley. *Sb Nauchn Tr Beloruss Sel'skochoz Akad* 80:19—28 (in Russian)
11. Campbell KW, Kasha KJ (1981) Selection for cross pollination in barley using segregating bulk populations. *Can J Plant Sci* 61:17—24
12. Carleton AE, Foote WH (1968) Heterosis for grain yield and leaf area and their components in two X six rowed barley crosses. *Crop Sci* 8:554—557
13. Cunfer B, Mathre DE, Hockett EA (1974) Diversity of reaction to ergot among male sterile plants. *Plant Dis Rpt* 58:679—682
14. Done AC, Macer RCF (1976) The expression of disease resistance in F_1 hybrid barley. *Barley Genet* III:785—796
15. Done AC, Macer RCF (1978) Assessment of barley varieties as potential pollen parents for F_1 hybrid varieties. *Theor Appl Genet* 52:171—176
16. Done AC, Macer RCF (1979) Some expression of heterosis in F_1 hybrid barley. *Ann Appl Biol* 91:375—381
17. Eslick RF (1970) Balanced male steriles and dominant pre-flowering selective genes for use in hybrid seed production. *Barley Genet* II:292—297
18. Falk DE, Kasha KJ, Reinbergs E (1982) Pre-sowing selection of genetic male sterile plants to facilitate hybridization in barley. *Barley Genetics* IV (in press)
19. Fejer SO, Fedak G (1975) Genetic variances and correlations between yield components and other traits in crosses between spring and winter barley. *Z Pflanzenzuechtg* 74:137—142
20. Fejer SO, Fedak G (1976) Heterosis and combining ability in a diallel cross of six-rowed spring barley selections. *Barley Genet* III:797—801
21. Foster AE, Schooler AB (1970) Cytoplasmic male sterility in barley. *Barley Genet* II:316—318
22. Foster CA (1976) Natural and induced mutations in hybrid barley breeding. *Barley Genet* III:774—784
23. Foster CA (1979a) A balanced male sterile chloroplast mutant scheme for hybrid barley. *Barley Genet Newslett* 9:22—23
24. Foster CA (1979b) Two incomplete or semi-dominant mutants in barley. *Barley Genet Newslett* 9:23—24
25. Foster CA, Fothergill M (1982) Breeding F_1 hybrid barley. *Barley Genet* IV (in press)
26. Gebrekidan B, Rasmusson DC (1970) Evaluating parental cultivars for use in hybrids and heterosis in barley. *Crop Sci* 10:500—502
27. Gorastev H (1973) Studies on heterosis in barley. *Genet Selekcija (Sofia)* 6:81—87 (in Bulgarian)
28. Gorastev H, Hammer K (1978) Standortbedingte Unterschiede bei bestäubungsökologischen Merkmalen von Wintergersten (*Hordeum vulgare* L. s.l.). *Kulturpflanze* 26:283—292
29. Gorastev H, Popova Z (1977) Cross-pollination of winter barley in south-eastern Bulgaria. *Genet Selekcija (Sofia)* 10:414—419 (in Bulgarian)
30. Grafius JE (1959) Heterosis in barley. *Agron J* 51:551—554
31. Gustafsson A, Dormling I (1972) Dominance and over-dominance in phytron analysis of monohybrid barley. *Hereditas* 70:185—216
32. Gymer PT (1978) The rise and fall of hybrid barley. *Barley Genet Newslett* 21:58

33. Hagberg A (1953) Heterosis in barley. *Hereditas* 39:325—347
34. Hagberg P, Lehmann L, Hagberg G, Karlsson BA (1976) Induction and search for mutants which can be used in the development of hybrid barley. *Barley Genet* III:771—773
35. Hammer K (1975) Die Variabilität einiger Komponenten der Allogamie-neigung bei der Kulturgerste (*Hordeum vulgare* L. s.l.). *Kulturpflanze* 23:167—180
36. Hammer K (1976) Zur Allogamie-neigung der Kulturgerste (*Hordeum vulgare* L.). *Tag Ber Akad Landwirtsch Wiss DDR* 143:221—226
37. Hammer K (1977) Fragen der Eignung des Pollens der Kulturgerste (*Hordeum vulgare* L. s.l.) für die Windbestäubung. *Kulturpflanze* 25:13—23
38. Hayes JD (1968) The genetic basis of hybrid barley production and its application in Western Europe. *Euphytica* 17:87—102
39. Hayes JD, Foster CA (1976) Heterosis in self-pollinating crops, with particular reference to barley. Heterosis. In: Janossy A, Lupton FGH (eds) *Plant breeding*. Akademiai Kiado, Budapest, pp 239—256
40. Hermesen JGT (1965) Toward a more efficient utilization of genetic male sterility in breeding hybrid barley and wheat. *Euphytica* 14:221—224
41. Hernandez-Soriano JM (1975) Induction of haplo-viable mutants in barley (*Hordeum vulgare* L.). Dissertation, Univ Arizona, Tucson, Arizona, USA
42. Hockett EA (1980) Fertility restoration of cytoplasmic male sterile barley. *Barley Genet Newslett* 10:31—32
43. Hockett EA, Ahokas H (1979) Male and female fertility levels of genetic male sterile barley grown at two different latitudes. *Hereditas* 91:65—71
44. Hockett EA, Eslick RF (1970) Genetic male sterile genes useful in hybrid barley production. *Barley Genet* II:298—307
45. Hockett EA, Reid DA (1981) Spring and winter genetic male sterile barley stocks. *Crop Sci* 21:655—658
46. Hughes WG, Bodden JJ (1978) An assessment of the production and performance of F_1 hybrid wheats based on *Triticum timopheevi* cytoplasm. *Theoret Appl Genet* 53:219—228
47. Immer FR (1941) Relation between yielding ability and homozygosis in barley crosses. *J Am Soc Agron* 33:200—206
48. Johnson GF, Whittington (1977) Genotype-environment interaction effects in F_1 barley hybrids. *Euphytica* 26:67—73
49. Johnson, F, Whittington WJ (1978) Inheritance of yield components and yield in relation to evidence for heterosis in F_1 barley hybrids. *Euphytica* 27:587—591
50. Johnson LPV, Aksel R (1959) Inheritance of yielding capacity in a fifteen-parent diallel cross of barley. *Can J Genet Cytol* 1:207—265
51. Kasemble JNR (1967) Phenotypic restoration of fertility in a male sterile mutant by treatment with gibberellic acid. *Nature (Lond)* 215:668
52. Kastner HF, Umbreit H (1974) Ergebnisse zu Chasmogamieuntersuchungen an Wintergerste. *Tag Ber Akad Landwirtsch Wiss DDR* 127:177—185
53. Krivogornicyn BL (1972) Grain yield formation in heterotic hybrids of spring barley. *Selekcija Semenov* 172, 6:56—57 (in Russian)
54. Kunzel G, Scholz F (1973) Possible systems for using Ms/ms genes in producing hybrid seed of barley. *Tag Ber Akad Landwirtsch Wiss DDR* 122:281—287 (in German with English summary)
55. Lehmann L (1982) Where is hybrid barley. *Barley Genet* IV (in press)
56. Lehmann L, Hagberg P, Hagberg G (1979) Pollen lethals induced with sodium azide. *Barley Genet Newslett* 9:57—58
57. Matchett RW, Cantu OP (1977) Hybrid barley and an illusive 8 year chase. *Barley Newslett* 20: 130—139
58. Mather K (1955) The genetical basis of heterosis. *Proc R Soc (London)* 144:143—150
59. Nettevic ED, Sergeev AV (1969) Heterosis in spring barley hybrids. *Vestn Sel'skochoz Nauki* (1969) 10:108—112 (in Russian)
60. Nettevic ED, Sergeev AV (1973) Hybrid barley—review. *Sel'skochoz Biol* 8:224—233 (in Russian)

61. Omarov DS (1973) The free wind pollination of winter barley. *Sel'skokochoz Biol* 8:374—377 (in Russian)
62. Omarov DS (1976) Some selective genetic aspects of the biology of flowering and fertility in barley. *Barley Genet* III:802—804
63. Pawlisch PE, Dijk AH van (1965) Forage and grain production of four F₁ barley hybrids and their parents. *Crop Sci* 5:135—136
64. Ramage RT (1963) Chromosome aberrations and their use in genetics and breeding — translocations. *Barley Genet* 1:99—115
65. Ramage RT (1965) Balanced tertiary trisomics for use in hybrid seed production. *Crop Sci* 5:177—178
66. Ramage RT (1966) Genetic mechanisms for the production of male sterile plants. *Barley Newslett* 9:3—8
67. Ramage RT (1972) Cytogenetics and plant breeding. 54th Annu Rep Ass Off Seed Cert Ag, pp 57—62
68. Ramage RT (1975) Techniques for producing hybrid barley. *Barley Newslett* 18:62—65
69. Ramage RT (1976) Hybrid barley. *Barley Genet* III:761—770
70. Ramage RT, Scoles MP (1981) Allele tests and BTT establishment of seedling lethal mutants on chromosome 2. *Barley Genet Newslett* 11:35
71. Ramage RT, Wiebe GA (1970) Use of chromosome aberrations in producing female parents of hybrids. *Induced mutations in plants*. IAEA, Vienna, pp 655—658
72. Ramage RT, Thompson RK, McDaniel RG (1968) Hybrid barley progress report. *Barley Newslett* 11:4—5
73. Ramage RT, Wiebe GA, Eslick RF, Thompson RK (1972) Use of mutagenic agents in hybrid barley breeding. *Barley Newslett* 15:73—78
74. Ramage RT, Thompson RK, Eslick RF, Wesenberg DM, Wiebe GA, Craddock JC (1976) Registration of Barley composites XXX-A to -G. *Crop Sci* 16:314
75. Rasmusson DC, Upadhyaya BR, Glass RL (1966) Malting quality in F₁ hybrids of barley. *Crop Sci* 6:339—340
76. Sage GCM (1967) Male sterility and the exploitation of hybrid vigor. *Ann Appl Biol* 59:319—321
77. Sage GCM (1968) Out-pollination of male sterile barley at Cambridge. *Euphytica* 17, Suppl. 1:103—106
78. Scholz F, Kunzel G (1973) Zur Problematik der Hybridgerste. Tag Ber Akad Landwirtsch Wiss DDR 122:265—271 (in German with English summary)
79. Scholz F, Kunzel G (1981) Problems of genetics and breeding research on hybrid barley. Tag Ber Akad Landwirtsch Wiss DDR 191:29—38 (in German with English summary)
80. Scholz F, Kunzel G (1982) Progress and problems with hybrid barley. *Barley Genet* IV (in press)
81. Schooler AB (1967) A form of male sterility in barley hybrids. *J Hered* 58:206—211
82. Schooler AB, Foster AE (1968) Cytoplasmic male sterility found in barley. *Barley Newslett* 11:18
83. Severson DA, Rasmusson DC (1968) Performance of barley hybrids at four seeding rates. *Crop Sci* 8:339—341
84. Stølen O (1974) Problems related to the development of hybrid barley. PhD thesis, Univ Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA
85. Stølen O (1982) Some aspects of cross-pollination in barley. *Barley Genet* IV (in press)
86. Stølen O, Shands HL (1974) Seed set and pollen spread of male sterile 2 X. US World Collection of common barley (1974). K Vet Landbohojsk Arsskr. pp 137—149
87. Suneson CA (1940) A male sterile character in barley. *J Hered* 31:213—214
88. Suneson CA (1946) The use of male sterility in barley improvement. *J Am Soc Agron* 37:72—73
89. Suneson CA (1951) Male sterile facilitated synthetic hybrid barley. *Agron J* 43:234—236

90. Suneson CA (1962) Hybrid barley promises high yields. *Crop Sci* 2:410—411
91. Suneson CA (1964) Breeding techniques — composite crosses and hybrid barley. *Barley Genet* 1:303—309
92. Suneson CA, Dickson AD (1966) Hybrid barleys are coming. *Master Brewers Assoc Am Tech Q* 3:185—188
93. Suneson CA, Riddle OC (1944) Hybrid vigor in barley. *J Am Soc Agron* 34:57—61
94. Takahashi R, Hayashi J, Konishi T, Moriya I (1972) Inheritance and linkage studies in Barley. *Ber Ohara Inst Landwirtsch Biol, Okayama Univ* 15:3, 147—168
95. Thompson RK (1970) Barley as a cross-pollinated crop. *Barley Genet* 11:319—322
96. Upadhyaya BR, Rasmusson DC (1967) Heterosis and combining ability in barley. *Crop Sci* 7:644—647
97. Wiebe GA (1960) A proposal for hybrid barley. *Agron J* 52:181—182
98. Wiebe GA (1964) Report from Maryland. *Barley Newslett* 8:19
99. Wiebe GA (1967) Hybrid barley. *Abs Annu Meeting, Western Soc Crop Sci* 1967, pp 4—5
100. Wiebe GA, Ramage RT (1970) Hybrid barley. *Barley Genet* 11:287—291
101. Wienhues F (1968) Long-term yield analyses of heterosis in wheat and barley: variability of heterosis, fixation of heterosis. *Euphytica* 17, Suppl 1:49—62
102. Williams W (1959) Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature (Lond)* 184:527—530
103. Zenisceva LS (1971) The development of heterosis in the hybrids of malting barley. *Selskoch Biol* 6:283—287 (in Russian with English summary)

Глава 4

ГИБРИДНАЯ ПШЕНИЦА

П. Уилсон *, К. Дж. Дрисколл **

4.1. Введение

Интерес к усовершенствованию гибридов пшеницы *Triticum aestivum* L. был вызван несколькими событиями, происшедшими в мире вскоре после второй мировой войны. В результате работ по улучшению гибридов в США резко возросли урожаи зерновых, и в частности кукурузы. Быстрыми темпами и довольно успешно создавались гибриды сорго. Впервые цитоплазматическую мужскую стерильность у пшеницы обнаружили японские ученые [34, 55], затем в Соединенных Штатах Америки были найдены различные источники цитоплазматической стерильности и восстановления мужской фертильности [101, 123]. Эти открытия стимулировали многочисленные исследования, направленные на создание гибридов пшеницы на два последующих десятилетия.

Методы получения гибридов пшеницы предусматривают введение мужской стерильности в одну из родительских форм, опыление ее вторым родителем и в результате получение фертильного гибрида.

Стерильность вызывается факторами, контролируемыми ядром или цитоплазмой, либо химическими веществами. Наиболее широко используется метод получения гибридной пшеницы с применением материнской формы, обладающей мужской стерильностью (А-линия), с цитоплазмой *T. timopheevi* Zhuk. и геномом ядра мягкой пшеницы, закрепителя стерильности (В-линия) с цитоплазмой мягкой пшеницы вместе с рецессивными генами восстановления мужской фертильности и родителя — восстановителя фертильности (R-линия), несущего доминантные гены восстановления мужской фертильности в основном в цитоплазме *T. timopheevi*. Система цитоплазматическая мужская стерильность — восстановитель фертильности успешно применялась в производстве гибридов других важнейших сельскохозяйственных культур, таких, как кукуруза и сорго.

Цель этой главы — в общих чертах проследить пути развития исследований, направленных на получение гибридной пшеницы, начиная с первых открытий цитоплазматической мужской стерильности. Будут рассмотрены проблемы, связанные с системой

* P. Wilson. Dekalb Shand Seed Company Pty. Ltd. Tamworth, N.S.W./Australia.

** C. J. Driscoll. Waite Agriculture Research Institute, University of Adelaide, Glen Osmond, S.A./Australia.

мужская стерильность — восстановитель фертильности *T. timopheevi*, и ее применение. Подробное изучение ядерно-цитоплазматических взаимодействий у *Triticinae* в ряде случаев привело к разработке новых систем для получения гибридной пшеницы. Описываются различные опыты по перекрестному опылению у пшеницы, а также неудачи селекционеров, которые не получили хозяйственно ценных гибридов так быстро, как предполагали.

Хотя фундаментальные исследования в этой области ведутся в государственных научных учреждениях, в частности в Соединенных Штатах Америки, Болгарии и Японии, практическим получением гибридов занимаются частные семеноводческие и химические фирмы, которые, как правило, не публикуют результатов своих исследований. По этой причине часто приходится делать выводы на основании неопубликованных работ, чтобы отразить настоящее положение дел по получению гибридной пшеницы.

Прошло уже 20 лет с тех пор, как ведутся исследования гибридной пшеницы, но еще не удалось получить промышленных гибридов, обнаруживающих ожидаемые преимущества в урожайности и возделываемых на какой-либо значительной площади. За эти 20 лет гибридная пшеница претерпела периоды восторженного оптимизма в середине 60-х гг., разочарования в начале 70-х гг., а затем и необходимости ее применения. Поскольку пшеница по значимости занимает второе место в мире из всех продовольственных культур, все усилия должны быть направлены на ее дальнейшую гибридизацию.

4.2. Система *Timopheevi* для производства гибридной пшеницы

4.2.1. Мужская стерильность

Кихара [55] проводил опыты по переносу ядра из клеток одного вида пшеницы в цитоплазму другого вида. При переносе ядра *T. aestivum* var. *erythrosperrum* в цитоплазму *Aegilops caudata* L., наблюдалось развитие мужской стерильности. Полученный ядерно-цитоплазматический гибрид был обозначен как (*caudata*) — *T. aestivum* var. *erythrosperrum*, где в скобках указан донор цитоплазмы (по [56, 110]). Это было первое сообщение о явлении мужской стерильности у пшеницы, полученной в результате взаимодействия между цитоплазмой одного вида и ядром другого вида. Кроме того, Кихарой было показано, что обратный перенос ядра *T. durum* Desf. в цитоплазму собственной клетки приводит к восстановлению фертильности. Фукасава [34] при переносе ядра *T. durum* Desf. в цитоплазму *Ae. ovata* L. добился полной мужской стерильности в полученном гибриде (*ovata*) — *T. durum*. Он приписывал возникновение стерильности нарушениям, возникающим между ядром и цитоплазмой. Было показано [35], что гибрид (*ovata*) — *T. aestivum* также был стерильным. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия *Ae. caudata*

и *Ae. ovata*, помимо индуцирования мужской стерильности, вызывали другие весьма нежелательные эффекты. Включение ядра гексаплоидных пшениц в цитоплазму *Ae. caudata* приводило к формированию беззародышевых семян, гаплоидных или близнецовых проростков и редуцированной женской фертильности, а включение ядра тетраплоидных пшениц вызывало пистиллоидию [55, 56]. Тетраплоидные (*ovata*) и гексаплоидные (*ovata*) гибриды пшеницы обнаруживали значительную задержку в сроках созревания по сравнению с эуплазматическими аналогами [56, 123].

Эти нежелательные свойства, а также тот факт, что Уилсону и Россу [123] не удалось определить действенных восстановителей мужской фертильности среди 124 гексаплоидных форм пшеницы при скрещивании их с формами с мужской стерильностью (*ovata*)-Norin 26, привели к заключению, что цитоплазматическую стерильность типа *ovata* трудно использовать в производстве гибридной пшеницы.

Уилсон и Росс [124] показали, что замена цитоплазмы мягкой пшеницы сорта Bison на цитоплазму *T. timopheevi* приводит к полной стерильности, при этом не наблюдалось нежелательных побочных эффектов. По мнению авторов, цитоплазма *timopheevi* может служить основой для создания гибридов пшеницы. Уилсон [по 15], в свою очередь, еще в 1962 г. указывал на наличие генов — восстановителей мужской фертильности в цитоплазме *T. timopheevi* и на возможный их перенос в геном мягкой пшеницы. Первое сообщение о существовании генов — восстановителей фертильности в цитоплазме *timopheevi* было сделано Шмидтом и др. [101], которые идентифицировали производные от скрещиваний *T. aestivum* × *T. timopheevi* и установили, что эти гены могут полностью восстанавливать фертильность у стерильных растений с цитоплазмой *timopheevi*. Существуют данные и о других восстановителях фертильности, полученных из *T. timopheevi* [61, 119].

Как было показано ранее [55, 57], любая хромосома *Ae. caudata*, замененная 1D хромосомой гексаплоидной пшеницы P168, обуславливает восстановление фертильности в цитоплазме *Ae. caudata*.

Распространено мнение, что доноры цитоплазмы несут гены, ответственные за восстановление фертильности и другие эффекты, индуцированные этой цитоплазмой [64].

Линии с мужской стерильностью и линии — восстановители фертильности с цитоплазмой *timopheevi* получили широкое распространение. Многие исследователи и селекционеры, занимающиеся гибридной пшеницей, стали использовать метод переноса генов мужской стерильности и генов — восстановителей фертильности в разнообразные сорта и типы мягкой пшеницы. Фактически с этого времени все исследования, направленные на получение гибридной пшеницы, ведутся на основе использования цитоплазмы *timopheevi*.

4.2.2. Другие эффекты

Большинство сортов мягкой пшеницы служат источником стабильной и полной стерильности в цитоплазме *timopheevi*. Такая стерильность главным образом проявляется в образовании мелких пыльников часто стреловидной формы, сидящих на неудлиняющихся тычиночных нитях. В таких пыльниках не происходит выбрасывания жизнеспособной пыльцы. Размеры и форма таких пыльников изменяются в зависимости от генотипа [52]. В некоторых случаях частично фертильное потомство получают от F_1 или последующих поколений беккроссов от скрещиваний стерильных форм *timopheevi* с определенными генотипами мягкой пшеницы [3, 56, 78, 83, 100, 106, 108, 123, 130 и др.].

Степень изменчивости мужской фертильности колеблется в пределах от одного или двух семян на колос до завязывания 50 % и более семян в колосе. Степень фертильности зависит от условий окружающей среды, она может быть различной на колосьях одного растения: поздносозревающие побеги обычно менее фертильны. Кроме того, существуют не полностью доминантные и не полностью рецессивные гены частичной фертильности [P. Wilson, *неопубликованные данные*]. Генотипы, включающие гены — восстановители частичной фертильности, в основном не могут успешно передавать признак мужской стерильности [74]. Однако их можно использовать при получении стерильных поколений F_1 при конечном производстве промышленных тройных гибридов, при условии адекватной стерильности простого гибрида.

Селекционеры нередко отмечали влияние окружающей среды на проявление стерильности и фертильности мягкой пшеницы с цитоплазмой *timopheevi*, но не могли дать объяснения этому явлению [63, 100]. Уилсон [120] классифицировал экологические факторы, влияющие на проявление фертильности и стерильности.

Большинство селекционеров пытались вести отбор на экологическую стабильность по признакам фертильности и стерильности в пределах условий окружающей среды, в которых обычно находится данный объект. К сожалению, как это будет показано в последних разделах данной главы, многие их попытки кончались неудачами.

Сейчас, когда ведутся многочисленные подробные исследования цитоплазмы *timopheevi*, появились данные о других признаках, на которые оказывает влияние взаимодействие цитоплазмы и ядра. Зерновки генотипов аллоплазматической пшеницы с мужской стерильностью отличаются по некоторым характерным особенностям от своих фертильных эуплазматических аналогов. Возможно, эти отличия отчасти являются результатом замедленного оплодотворения и пониженной завязываемости семян, обусловленных мужской стерильностью. Были показаны [13, 17, 30, 50, 82, 90] значительное возрастание активности α -амилазы, содержания белка, увеличение процента шуплых семян и усиление кустистости наряду с заметным снижением всхожести семян.

Влияние ядерно-цитоплазматических взаимодействий на проявление таких признаков, как мукомольные и хлебопекарные качества, восприимчивость к заболеваниям, сроки колошения, степень всхожести и высота растений, менее заметно. Соответственно генотипу сорта пшеницы, использованному в качестве рекуррентного родителя, меняется и степень изменчивости таких признаков [33, 39, 94, 116, 122, 125]. Ожидается также изменчивость по другим признакам, помимо стерильности и фертильности, поскольку маловероятно, что два различных типа цитоплазмы взаимодействовали с данным ядром одинаково для всех признаков, кроме стерильности и фертильности.

4.2.3. Восстановление фертильности

Мужская стерильность необходима для регуляции перекрестного опыления растений. Однако для обеспечения максимально высоких урожаев гибридов F_1 нужно, чтобы мужская фертильность у них была полностью восстановлена даже в неблагоприятных для нее условиях. Исходные источники восстановления мужской фертильности для цитоплазмы *timopheevi* были получены от *T. timopheevi*. Они стали широко использоваться во многих программах по гибридизации пшеницы. Вскоре, однако, обнаружилось, что эти источники были недостаточно эффективны в определенных экологических условиях и с некоторыми стерильными генотипами. Изменчивость в проявлении признака фертильности, обусловленная взаимодействиями с экологическими факторами и стерильным генотипом, осложняла перенос генов—восстановителей фертильности в сорта с более хорошими агрономическими показателями. Нередко в ходе возвратного скрещивания неправильно классифицировали генотипы, не учитывая впоследствии проявление фертильности [64]. Когда же недостаточность существующих источников восстановления фертильности стала очевидной, начался активный поиск более подходящих восстановителей для цитоплазмы *timopheevi* [64] в надежде обнаружить полностью доминантные и стабильные гены-восстановители. Более подходящие гены-восстановители были выделены из двух источников: вида *T. timopheevi* и его ближайших родственников в качестве доноров цитоплазмы, а также из сортов мягкой пшеницы.

Два из наиболее ценных источников восстановления фертильности были найдены у гексаплоидных пшениц сорта *Primépi* [87] и *T. spelta* L. var. *duhamelianum* [59]. Ранее считалось [37, [107], что каждый источник является носителем единственного доминантного гена-восстановителя, но впоследствии было установлено наличие двух генов-восстановителей у сорта *Primépi* [6, 81]. Генотип и экологические условия часто оказывают неблагоприятное влияние на восстановление фертильности у поколений F_1 *T. spelta* и сорта *Primépi*, несмотря на то что они во многих случаях способны полностью восстанавливать фертильность.

4.1. Восстановители фертильности мягкой пшеницы для цитоплазмы *T. timopheevi*

II 62—13 [1]	Hope×Currawa 2 [1]	TJB 368/268 [42]
ABD-13 [58]	Hybrid 46 [3]	TJB 370/491 [42]
Baringa [130]	IBO-460/616 [79]	TL 459/3/2 [42]
Безостая [91]	Itana [130]	<i>T. macha</i> var. <i>subletschchumicum</i> [108]
Blackhawk [130]	Lancer [130]	Tosson [2]
Bledor [130]	Maris Beacon [18]	<i>T. spelta</i> , несколько образцов [18]
Cherstens V [130]	Maris Huntsman [54]	<i>T. spelta</i> var. <i>albispicatum</i> [108]
Cheyenne [130]	Minister [130]	<i>T. spelta</i> var. <i>album</i> , 2 образца [108]
Consul [54]	NP 839 [84]	<i>T. spelta</i> var. <i>arudinii</i> , 5 образцов [108]
Currel [130]	NP 883 [84]	<i>T. spelta</i> var. <i>duhamelianum</i> [59, 108]
Dolis-Puri 35-4 [16]	NP 880 [84]	Van Hoek [130]
Dominator [130]	Palmares [44]	VK-64-28 [79]
Fleche D'or [130]	PI 277013 [51]	Weique [54]
Gage [130]	PI 277016 [51]	
GH 1058 [130]	Primépi [87]	
Gironde [108]	Prof Marchal [3]	
Giza 155 [2]	Relief [130]	
Giza 156 [2]	Sol II [130]	
Gold Coin [130]	South African 184 [128]	
Hesbignon [130]	Stella [130]	
Hindi D [2]	TJB 364/636 [42]	

В таблице 4.1 представлен список источников восстановления фертильности, составленный по данным различных авторов.

Эффективность различных источников восстановления фертильности сильно варьирует, хотя прямых аналогий на этот счет практически не имеется. Существует точка зрения, что многие из источников восстановления фертильности (см. табл. 4.1) уступают сорту Primépi. Они не обеспечивают полного восстановления у большинства генотипов и в широком диапазоне экологических факторов. Определенный интерес представляет широкое распространение генов-восстановителей в европейских формах *T. spelta*, однако характер взаимоотношений генов у различных форм *T. spelta* и их сородичей пока остается неизвестным.

Несмотря на то что был предпринят поиск более эффективных генов-восстановителей, не менее тщательному изучению были подвергнуты родственные связи и типы наследования уже известных генов.

Для определения локализации генов-восстановителей в хромосомах некоторые авторы применяли метод моносомного анализа. Результаты этого исследования показали, что во многих хромосомах содержится значительное число генов—модификаторов признака фертильности, которые усложняют регуляцию и проявление восстановления фертильности. Данные о локализации генов—восстановителей фертильности для цитоплазмы *timopheevi* и других типов цитоплазматической стерильности представлены в таблице 4.2 (по [85]). Авторы обратили внимание на преобладание генов-восстановителей, передаваемых с хромосомами, имеющими ядрышковый организатор. Интересно также отметить,

4.2. Локализация в хромосомах генов—восстановителей фертильности для различных типов цитоплазматической мужской стерильности (по [85])

Гены—восстановители фертильности		Цитоплазматическая мужская стерильность		Источник литературы
хромосома	ген	носитель		
1A*	Rf_1	R1, R2, R3, R4, R5	<i>T. timopheevi</i>	[6, 92, 109]
1A	Rf_1	R-D, R-K	<i>T. timopheevi</i>	[127]
1B*	Rf_3	Split	<i>T. timopheevi</i>	[107]
1B	Rf_3	Minister	<i>T. timopheevi</i>	[6]
1B	Rf_3	Primépi	<i>T. timopheevi</i>	[6]
1B	Rf_{u1}	Chinese Spring	<i>Ae. umbellulata</i>	[111]
1BS*	Rf_{v1}	Chinese Spring	<i>Ae. variabilis</i>	[85]
1BS	Rf_{v1}	Chinese Spring	<i>Ae. kotschy</i>	[85]
1D	Rf_{c3}	<i>T. compactum</i>	<i>Ae. caudata</i>	[111]
1C*	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. caudata</i>	[108]
1C	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. ovata</i>	[108]
1C	$Rf_{c1}(?)$	P168	<i>Ae. umbellulata</i>	[112]
1C	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. triuncialis</i>	[112]
1C	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. biuncialis</i>	[112]
1C	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. columnaris</i>	[112]
1C	Rf_{c1}	P168	<i>Ae. triaristata</i>	[112]
2B	Rf_{u2}	Chinese Spring	<i>Ae. umbellulata</i>	[111]
5D*	Rf_6	Primépi	<i>T. timopheevi</i>	[6]
6B*	Rf_4	R-C, R-K	<i>T. timopheevi</i>	[127]
6B	Rf_4	R2	<i>T. timopheevi</i>	[6]
6B	Rf_{c2}	<i>T. compactum</i>	<i>Ae. caudata</i>	[111]
6D	Rf_5	R-C	<i>T. timopheevi</i>	[127]
7B	Rf_7	R5	<i>T. timopheevi</i>	[6]
7D	Rf_2	R1, R2, R3, R4, R5	<i>T. timopheevi</i>	[6, 109]
7D	Rf_2	R-D	<i>T. timopheevi</i>	[127]

* Хромосомы, несущие ядрышковый организатор.

что все линии-восстановители, полученные от *T. timopheevi* и ее ближайших сородичей, несут в хромосоме 1A один из таких генов-восстановителей. Остальные достаточно эффективные гены для типа цитоплазмы *timopheevi* от сорта Primépi и вида *T. spelta* находятся в хромосоме 1B. Видимо, хромосомы группы 1 представляют собой важные источники восстановления фертильности для большинства изученных типов цитоплазмы. Неудачи, связанные с переносом более эффективных генов—восстановителей фертильности от *T. timopheevi* мягкой пшенице, можно отнести за счет низкой степени конъюгации хромосом В-генома *T. timopheevi* и *T. aestivum*. Важнейшие гены—восстановители фертильности могут встречаться в В-геноме *T. timopheevi*, в особенности в хромосоме 1B.

Уилсон [120] отмечает, что гены—восстановители фертильности, обнаруженные у *T. timopheevi*, происходят из небольшого числа растений первого поколения возвратных скрещиваний, поэтому возможности для переноса генов очень ограничены. Он

предложил использовать недавно разработанные методики для обратного переноса дополнительных генов-восстановителей от *T. timopheevi*. Как видно из таблицы 4.2, линии — восстановители фертильности различаются между собой по числу генов, носителями которых они являются. Эффективность генов подвержена изменчивости [6]. Число генов, необходимых для полного восстановления, хотя и является предметом обсуждения [64], зависит от самих генов генотипического фона растений-родителей и от экологических факторов.

Наряду с взаимодействием между генотипами и экологическими факторами [53] было показано наличие сильного влияния мужских и женских генотипов и окружающей среды. Было проведено сравнение фертильности гибридов от нескольких стерильных форм с цитоплазмой типа *timopheevi* и значительного числа линий-восстановителей, представленных селекционерами по гибридной пшенице из Европы и Соединенных Штатов Америки. Хотя многие из этих линий-восстановителей включали недавно созданный селекционный материал, все они обнаруживали значительную изменчивость восстановительной способности гибридов.

Изменчивость стерильных генотипов, получивших название легковосстанавливаемые, усложняла создание R-линий. Трудновосстанавливаемые генотипы, по-видимому, у одних разновидностей пшеницы распространены в большей степени, чем у других. В связи с этим Уилсон [121] высказал предположение, что такие генотипы являются носителями генов стерильности более сильных, чем «легковосстанавливаемые». Эффект генотипа с мужской стерильностью может быть почти так же заметен, как и эффект R-линии. Одна R-линия может дать высокофертильные и почти стерильные гибриды F_1 с двумя стерильными A-линиями, отличающимися легкостью восстановления.

Идентификация трудновосстанавливаемых линий не всегда проста, особенно если эффект восстановления имеет среднее значение. Отбор легковосстанавливаемых женских родительских форм может иметь такое же важное значение, как и создание лучших восстановителей. Несоблюдение этих условий в дальнейшем приведет к ограничению темпов улучшения гибридов.

Созданием R-линий для цитоплазмы типа *timopheevi* объясняется значительная часть работ при выполнении большинства селекционных программ. Обычно этот метод предусматривает передачу лучших доступных генов-восстановителей высокоурожайным сортам. Такие «улучшенные» R-линии подвергают затем перекрестному опылению, чтобы накопить гены для восстановления фертильности в линиях с превосходными агрономическими показателями и хорошей способностью к перекрестному опылению. На определенном этапе необходимо подтвердить эффективность восстановления фертильности вновь созданных R-линий с помощью анализирующего скрещивания на женских формах с мужской стерильностью. Фертильность при таких скрещиваниях

определяется различными путями: исследованием процесса выхода пыльников в период цветения; визуально, подсчетом завязавшихся семян, взвешиванием колосьев и оценкой урожайности колосьев с помощью индексов урожайности.

Большинство селекционеров считает, что необходимо полностью восстанавливать фертильность у гибридов пшеницы [102]. Вряд ли можно считать получение гибридов с низким уровнем завязываемости семян успешным делом, большего прогресса можно достичь не при дальнейшем совершенствовании способов восстановления фертильности, а при отборе родителей на комбинационную способность и урожайность гибридов при условии, что уровень фертильности приближается к таковому у нормальных сортов. Многие методики, применяемые для определения оценки завязываемости семян, до некоторой степени произвольны и не предусматривают выявление различий между генотипами по их потенциальной способности к завязыванию семян в разных частях колоса. Это необходимо учитывать, поскольку в ответ на снижение завязываемости семян имеет место эффект компенсации [115].

4.3. Другие цитоплазматические системы

4.3.1. Стерилизующая цитоплазма для ядер *T. aestivum*

С тех пор как Кихара и Фукасава опубликовали результаты своих исследований по переносу и восстановлению ядер, наблюдается всевозрастающий интерес к ядерно-цитоплазматическим взаимодействиям у пшеницы. Когда стало очевидным, что большинство трудностей, возникающих при создании гибридов пшеницы, связано с использованием цитоплазмы *T. timopheevi*, были предприняты попытки найти другие типы цитоплазмы.

В настоящее время многочисленные ядерно-цитоплазматические взаимодействия изучают по результатам переноса ядра одного вида в цитоплазму другого, которые становятся заметными в процессе элиминации ядерных генов от донора цитоплазмы и подтверждаются при полном замещении исходного ядра. В таблице 4.3 приведены типы цитоплазмы, формирующие признак мужской стерильности при объединении с ядром *T. aestivum*.

Многие типы цитоплазмы, помимо признака мужской стерильности, вызывают нежелательные эффекты: снижение мощности растений, запаздывание сроков созревания, хлорофильную мозаичность, пистиллоидию и др. [34, 55, 56, 71, 88].

Цитоплазмы, наиболее пригодные, по всей вероятности, для создания гибридной пшеницы, можно разделить на четыре группы соответственно их цитоплазматическому родству:

1. *T. timopheevi*, *T. Zhukovskyi*, Men и Ер., *T. dicoccoides* Korn. var. *nudiglumis*, *T. dicoccoides* var. *spontaneovillosum*;
2. *Ae. speltoides* Tausch, *Ae. aucheri* Boiss.;
3. *T. araraticum* Jakubz;

4.3. Виды *Aegilops*, *Triticum* и *Secale*, цитоплазма которых при взаимодействии с *T. aestivum* вызывает мужскую стерильность и другие эффекты (по [64, 65, 67, 71, 77, 86, 88, 112])

Донор цитоплазмы	Число хромосом	Формула генома	Ядерно-цитоплазматические эффекты*	Источник литературы
<i>Ae. caudata</i> var. <i>polyathera</i>	14	C	H, П	[55, 77, 86]
<i>Ae. caudata</i> var. <i>typica</i>	14	C	H	[67, 86]
<i>Ae. columnaris</i>	28	C ^u M ^c	ХМ, 3, СМ	[88, 112]
<i>Ae. biuncialis</i>	28	C ^u M ^b	СМ, 3, ХМ	[88, 112]
<i>Ae. machrochaeta</i>	28	C ^u M ^b	СМ, 3, ХМ	[88]
<i>Ae. triaristata</i>	42	C ^u M ^t M ¹²	СМ, 3, ХМ	[88, 112]
<i>Ae. recta</i>	42	C ^u M ^t M ¹²	СМ, 3, ХМ	[88]
<i>Ae. triuncialis</i> var. <i>typica</i>	28	CC ^u	H, П, (О, 3, СМФ)	[88, 97, 112]
<i>Ae. ovata</i>	14	C ^u M ^o	H, 3	[34, 64, 112]
<i>Ae. umbellulata</i>	14	C ^u	C, 3	[65, 67, 112]
<i>Ae. heldreichii</i>	14	M	C, 3	[71, 88]
<i>Ae. comosa</i>	14	M	C, 3	[71, 88, 112]
<i>Ae. mutica</i>	14	M ^t	C, 3	[71, 88]
<i>Ae. aucheri</i>	14	S	H, СМФ	[88]
<i>Ae. speltoides</i>	14	S	H	[77, 86]
<i>T. dicoccoides</i> var. <i>spontaneovillosum</i>	28	AG	H	[88]
<i>T. dicoccoides</i> var. <i>mudig-lumis</i>	28	AG	H	[64, 66, 112]
<i>T. timopheevi</i>	28	AG	H	[64, 66, 112, 124]
<i>T. Zhukovskyi</i>	42	AAG	H	[77]
<i>T. araraticum</i>	28	AG	H, П	[64, 66]
<i>T. boeoticum</i>	14	A	C, 3, ХМ	[64, 75, 112]
<i>Secale cereale</i>	14	R	C	[65, 67, 76]

* H—нормальный рост; C—снижение мощности; СМ—значительное снижение мощности; 3—запаздывание сроков созревания; СМФ—снижение мужской фертильности; П—пистиллоидия; ХМ—хлорофильная мозаичность.

4. *Ae. caudat* var. *typica*, *Ae. triuncialis* L.

Виды растений внутри каждой группы цитоплазмы дают одинаковую реакцию на гены, определяющие вид цитоплазмы, и, следовательно, их цитоплазмы можно считать подобными. В то же время между группами цитоплазм выявлены различия [64, 71, 77, 86, 88].

Использование дополнительных стерилизующих цитоплазм возможно при условии, что идентифицированы гены эффективной фертильности и «сильного» восстановления. Некоторые авторы сообщили об исчезновении различных вредных признаков при добавлении соответствующих генов от самого донора цитоплазмы или неродственных источников. Маан [65, 69, 72] пришел к заключению, что длинное плечо хромосомы 1D содержит ген(ы), определяющий мужскую фертильность, жизнеспособность семян и мощность растений *T. durum* Desf. или *T. aestivum*, имеющих цитоплазму *Ae. squarrosa*. По данным Маана и Люккена [75],

два восстановителя мягкой пшеницы — R5 и R6, разработанные специально для цитоплазмы *timopheevi*, восстанавливают мужскую фертильность и мощность у пшеницы с цитоплазмой *T. boeoticum* Boiss. и частичную фертильность и мощность у пшеницы с цитоплазмой *Ae. umbellulata* Zhuk. и *Secale cereale* L. Еще один восстановитель мягкой пшеницы R4 восстанавливал фертильность и мощность у пшеницы с цитоплазмой *S. cereale*, но не восстанавливал у пшеницы с цитоплазмой *T. boeoticum* [65]. Панайотов [88] отмечает, что перенос ядер из разных сортов мягкой пшеницы в цитоплазму *Ae. biuncialis* Vis. оказывает различное влияние на жизнеспособность растений. Он пришел к выводу, что фертильность и мощность растений восстанавливаются независимо друг от друга.

Успешное использование любой цитоплазмы, индуцирующей стерильность, зависит от наличия в ядре генов, необходимых для нейтрализации любых нежелательных признаков, вызываемых этой цитоплазмой. Конечным тестом на пригодность цитоплазмы для селекции гибридной пшеницы является производство приемлемых товарных гибридов. К сожалению, практическая оценка недавно выявленных типов стерилизующей цитоплазмы затруднена, так как в большинстве селекционных программ упорно используют цитоплазматическую систему *timopheevi*.

4.3.2. Другие системы

Было высказано предположение [38], что селекционерам следует вести поиск, скорее, «фертильного», чем «стерилизующего» типа цитоплазмы. Фертильная цитоплазма была бы способна восстанавливать фертильность растений, несущих ген мужской стерильности в ядрах клеток мягкой пшеницы. Родитель с мужской стерильностью обладал бы цитоплазмой мягкой пшеницы и так называемой «генной стерильностью», обусловленной рецессивным геном мужской стерильности (*aestivum*)-*msms*. Линия с мужской стерильностью поддерживалась бы в таком случае путем скрещивания с линией, имеющей фертильную цитоплазму и ген стерильности (фертильный)-*msms*. Линия-восстановитель представляла бы собой нормальный генотип пшеницы, несущий доминантный аллель гена *ms*.

Преимущества этой системы состоят в следующем: гибрид будет формироваться в нормальной цитоплазме пшеницы, поэтому нарушения, вызванные появлением чужеродной цитоплазмы, исключены, а также отпадет необходимость создания линий-восстановителей. В этом случае в качестве восстановителей можно было бы использовать все сорта мягкой пшеницы. К тому же способ создания В-линий с помощью возвратных скрещиваний относительно прост.

До сих пор не было сообщений о соответствующих фертильных типах цитоплазмы для генов мужской стерильности мягкой пшеницы.

Дрисколл [19] предложил систему, включающую использование у мягкой пшеницы ядерных генов стерильности. Эта система описана в разделе 4.4.

Маан и Люккен [77] предложили применять для производства гибридной пшеницы взаимодействующие системы мужская стерильность — восстановление мужской фертильности. Они провели многочисленные исследования, включающие анализ ядерно-цитоплазматических взаимодействий у большого количества видов *Aegilops* и *Triticum*. Авторы отмечают, что для одних стерилизующих типов цитоплазмы отдельные мягкие пшеницы реагировали как линии-закрепители, а для других — как линии-восстановители. Они же составили схему, позволяющую использовать отдельные линии — восстановители фертильности, полученные для цитоплазмы *T. timopheevi*, при производстве простых, тройных и даже двойных гибридов в цитоплазме *Ae. speltoides*.

Главные преимущества предложений Маана и Люккена заключались в использовании линий, специально отобранных по признакам хорошего перекрестного опыления в качестве линии-закрепителя для стерильного родителя. Это уменьшало трудности, связанные с семенной продуктивностью, и, возможно, способствовало более эффективному восстановлению фертильности в результате взаимодействий генов-восстановителей.

Франковяк и др. [32] предложили систему для производства гибридной пшеницы с использованием цитоплазмы *Ae. squarrosa*. В их более ранней работе отмечается, что ядро *T. durum* было стерильным в цитоплазме *Ae. squarrosa*, но в той же самой цитоплазме ядро *T. aestivum* было фертильным. Было показано, что одно плечо хромосомы 1D несет ген, восстанавливающий фертильность у гибрида (*squarrosa*)-*T. durum* [65, 67, 69]. Франковяк и др. [32] предприняли попытку получить мутации в хромосоме 1D, вызывающие мужскую стерильность в цитоплазме *Ae. squarrosa*, но не в цитоплазме *T. aestivum*. Мутант (*squarrosa*)-*msms* был взят в качестве родителя с мужской стерильностью для системы (*aestivum*)-*msms* — линия-закрепитель, и мягкая пшеница (*aestivum*)-*MsMs* — линия-восстановитель. Эта система имеет то преимущество, что сорта мягкой пшеницы служат в качестве линий-восстановителей.

Цуневаки и др. [112] предложили систему, основанную на использовании цитоплазмы *Ae. variabilis* Boiss. (или *Ae. kotschyi* Eig.), и впервые идентифицировали ген мужской стерильности у *T. spelta* var. *duhamelianum*, присутствующий также у *T. aestivum* var. *Salmon* и *T. macha* Dek. и Men. var. *subletschchumicum*. Было показано [85], что сорт Chinese Spring несет ген — восстановитель фертильности *Rf_{v1}* на коротком плече хромосомы 1B. Все испытанные сорта мягкой пшеницы, кроме сорта *Salmon*, восстанавливали стерильные линии с цитоплазмой *variabilis*. Известно, что этот сорт имеет сегмент ржи, транслоцированный на хромосому 1B, который, вероятно, не несет гена, восстанавливающего фертильность.

4.4. Ядерно-цитоплазматическая и ядерная системы, предложенные для производства гибридной пшеницы; упрощенное описание компонента мужской стерильности, компонента восстановителя и закрепителя для нескольких систем*

Форма с мужской стерильностью: А-линия	Закрепитель: В-линия	Восстановитель; R-линия**
<i>timopheevi</i> *** [124] (<i>tim.</i>)- <i>rfrf</i> Фертильная цитоплазма [38] (<i>aest.</i>)- <i>msms</i> XYZ [19] (<i>aest.</i>)- <i>msms</i> Взаимодействующие стерильность—фертильность [77] (<i>spelt.</i>)- <i>rf_{sp}rf_{sp}</i> <i>squarrosa</i> [32] (<i>squarr.</i>)- <i>msms</i> <i>variabilis</i> [112] (<i>vari-</i> <i>ab.</i>)- <i>rf_{v1}rf_{v1}</i>	(<i>aest.</i>)- <i>rfrf</i> (чужеродная?)- <i>msms</i> (<i>aest.</i>)- <i>msms</i> + <i>Ms</i> * ⁴ (<i>Zhuk.</i>)- <i>Rf_zRf_zrf_{sp}rf_{sp}</i> * ⁵ (<i>aest.</i>)- <i>msms</i> (<i>spelta</i>)- <i>rf_{v1}rf_{v1}</i>	(<i>tim.</i>)- <i>RfRf</i> (<i>aest.</i>)- <i>MsMs</i> (<i>aest.</i>)- <i>MsMs</i> (<i>tim.</i>) <i>Rf_iRf_iRf_{sp}Rf_{sp}</i> (<i>aest.</i>)- <i>MsMs</i> (<i>aest.</i>)- <i>Rf_{v1}Rf_{v1}</i>

* Системы, где А-, В- и R-линии имеют одинаковую цитоплазму, описывают как ядерные, а с различными типами цитоплазмы — как ядерно-цитоплазматические. XYZ — единственный в своем роде пример ядерной системы [19] (раздел 4.4). Цитоплазматические доноры обозначены следующими сокращениями: *aest.*: *aestivum*; *spelt.*: *speltoides*; *squarr.*: *squarrosa*, *variab.*: *variabilis*; *Zhuk.*: *Zhukovskyi*.

** Наличие цитоплазмы R-линии не является решающим, хотя допускают преимущества этой линии при использовании цитоплазмы *aestivum* во избежание любых вредных ядерно-цитоплазматических взаимодействий. В отдельных случаях соответствующие типы чужеродной цитоплазмы окажутся пригодными при создании R-линий путем применения «встроенной» системы, контролирующей присутствие генов — восстановителей фертильности.

*** Системы, включающие стерилизующие цитоплазмы, приведены в таблице 4.3. Существует мнение, что эти системы существенно не отличаются от системы *timopheevi*, где гены-восстановители не встречаются, как правило, у мягкой пшеницы. Их получают от донора стерилизующей цитоплазмы или других (часто чужеродных) источников.

*⁴ Закрепитель, или Y-линия этой системы является носителем одной добавочной (чужеродной) хромосомы, несущей ген *Ms*. Более подробное объяснение представлено в разделе 4.4.

*⁵ Линия-закрепитель несет цитоплазму *T. Zhukovskyi* и ядро мягкой пшеницы. Она будет стерильной, но в присутствии *Rf_zRf_z*. Вероятно, для линий-закрепителей, используемых во всех остальных ядерно-цитоплазматических системах, фертильность есть результат взаимодействий соответствующих типов цитоплазмы и ядерных генов. Это взаимодействие может быть представлено, например, как (*aestivum*)-*rfrfMsMs*. Для простоты изложения эта подробность опущена, что, естественно, влечет за собой недостаточное понимание рассматриваемых взаимодействий. Маан и Люккен [77] предложили другие методы производства гибридной пшеницы, включающие использование специфических ядерно-цитоплазматических взаимодействий нескольких цитоплазматических и ядерных комбинаций.

Во всех случаях не приведены обозначения, указывающие на специфичность генов-восстановителей, поскольку предполагаемые гены часто были просто неизвестны или к тому времени еще не названы. К тому же, как и в системе *timopheevi*, возможно появление других генов. Кроме того, практика работы с системой *timopheevi* показывает, что восстановление фертильности не является простым обеспечением доминантного аллеля для рецессивного гена стерильности, что подтверждается большим количеством неаллельных генов-восстановителей, способных почти к полному, а иногда и частичному восстановлению фертильности у *T. timopheevi*.

Преимущества этой системы заключаются в простом характере наследования признака восстановления фертильности. Кроме того, нет необходимости в создании линий — восстановителей фертильности, а эффективность такой системы выше, чем у *T. timopheevi*.

Различные системы, предложенные для производства гибридной пшеницы (за исключением стерилизующих типов цитоплазмы, перечень которых дан в табл. 4.3), представленные в упрощенной форме, а также цитоплазматическая и генетическая структуры каждого компонента каждой из описываемых систем приведены в таблице 4.4.

4.4. Ядерная система

Производство сортов гибридной пшеницы началось с использования мужской стерильности, обусловленной аномальной цитоплазмой. В данном разделе описываются исследования, целью которых было получение гибридной пшеницы на основе мужской стерильности, обусловленной аномальным ядерным фактором. Такую стерильность называют по-разному: ядерной, генетической, генной или хромосомной мужской. Ее важнейший отличительный признак — нормальная цитоплазма.

4.4.1. Собственно система

Система, использующая ядерную мужскую стерильность, охарактеризована десять лет назад [19]. Однако ее генетические компоненты выделены совсем недавно, что подробно описывается ниже.

Система включает три линии, обозначенные как X, Y, Z, гомозиготные по рецессивному аллелю для мужской стерильности. К тому же линии X и Y несут соответственно две или одну экстрахромосомы. Добавочная хромосома характеризуется двумя основными признаками. Во-первых, она несет замещающий ген(ы) мужской фертильности, во-вторых, ген(ы) фертильности не рекомбинирует с нормальным хромосомным набором пшеницы. Так называемая добавочная хромосома, например хромосома ржи, была предложена при первом описании системы XYZ. Подчеркивалось при этом, что добавочная хромосома X- и Y-линий играет только промежуточную роль, а именно получение женского родителя гибрида. Эта добавочная хромосома не передается женскому родителю или гибридной культуре, поэтому ее влияние на агрономические характеристики гибрида не принимается во внимание. На восстановление фертильности у гибрида оказывает влияние нормальный набор хромосом пшеницы мужского родителя.

Таким образом, существует абсолютная негенетическая модификация мужского родителя гибрида, имеющая важные последствия, как будет обсуждено ниже. Не принимая во внимание

разрушение и хромосомные нарушения, возникающие спонтанно, X-линию с парой добавочных хромосом в дополнение к 21 паре хромосом пшеницы можно считать чистой линией. Y-линия с единственной добавочной хромосомой дает два типа яйцеклеток и пыльцы: с добавочной хромосомой и без нее. Яйцеклетки обоих типов функционально способны, из пыльцевых зерен функционируют только те, которые не содержат чужеродной хромосомы. Это же дает математическое ожидание двух типов самоопыленного потомства в следующем приблизительном соотношении: 3 фертильных Y растения на 1 стерильное Z.

Управление этой системой предполагается следующим образом. Вначале система «запускается» путем самоопыления Y растений, затем выщепляющиеся особи Z опыляются расщепляющимися особями Y. Семена от Z растений будут давать только Z растения. Семена этого типа (Z) — (1) высевают чередуясь рядами с Y семенами, а семена, полученные от растений, будут Y семенами и (2) высевают их чередуясь рядами с Y семенами. Семена от Z растений будут Z семенами. Следовательно, теоретически возможно получать гомогенные растения с мужской стерильностью в неограниченном количестве. Растения, не содержащие чужеродной хромосомы (женский родитель), высевают чередуясь рядами с нормальной пшеницей (мужской родитель).

Два «отклонения» от вышеописанной системы требуют отдельного рассмотрения. Одно из них — дополнительное нарушение X-линии, описанное выше не так детально, так как продукты разрушения первого или второго порядка стерильны и даже после опыления менее продуктивны, чем нормальные дополнительные линии. Другое отклонение включает передачу по мужской линии добавочной хромосомы от Y растений. Это может привести к появлению нескольких растений с мужской стерильностью у женского родителя, нескольких инбредных растений, а также растений с мужской стерильностью в гибридной культуре. Однако их появление ожидается в ограниченном количестве, поэтому не влияет на продуктивность гибрида.

Выделение генетических компонентов для вышеупомянутой системы описано ниже.

4.4.2. Мужская стерильность

Признаки идеального мутанта с мужской стерильностью описаны [20] следующим образом. Этот мутант должен быть обусловлен единственным рецессивным геном. В условиях конкуренции с нормальными гаметами отбор не будет действовать на гаметы, несущие эту мутацию. Мутант будет стабильным в различных сортовых фонах и экологических условиях. Более того, у этого мутанта не будет плейотропного эффекта.

Упомянутый впервые у гексаплоидной пшеницы стерильный мутант [89], называемый обычно как стерильная форма Pugs-

ley's — спонтанный мутант со сложным и непостоянным характером наследования. О других мутантах с мужской стерильностью сообщали Атвал и др. [5], Крупнов [60], Фоссати и Ингольд [31]. Мутант, описываемый в последней работе, представляет больший интерес, чем остальные, поскольку он стабилен и не дает плейотропных эффектов. Этот мутант был получен при рентгеновском облучении озимой пшеницы сорта Probus и назван Probus.

Неполный моносомный анализ мутантов Pugsley's и Probus положил начало выявлению уникальной роли хромосомы 4A у стерильных мутантов гексаплоидной пшеницы [21]. Было установлено, что эти мутанты аллельны и определяющие их гены находятся в хромосоме 4A. Между мутантами Probus и Pugsley's есть существенное различие. У растений с промежуточным фенотипом многие пыльники не растрескивались, тогда как из других пыльников высвобождалась функционирующая пыльца. Такой промежуточный тип встречался в F_1 при скрещивании моносомик 4B $\times$ гетерозигота Probus. Считают, что он обладает моносомией по хромосоме 4B и гетерозиготен по форме с мужской стерильностью Probus у хромосомы 4A. Напротив, все 12 особей от соответствующего скрещивания, включая стерильный мутант Pugsley's, были полностью фертильными. Объясняется это тем, что мутант Probus утратил два локуса, контролирующих мужскую фертильность. Мутант Pugsley's вызывает изменение только в одном из этих локусов, а хромосома 4B содержит именно тот один локус, который не изменяется у мутанта Pugsley's. Важно отметить, что мутант Probus, по-видимому, утратил более чем один локус в хромосоме 4A, связанный с мужской стерильностью. Тем не менее мутанты Pugsley's и Probus рассматриваются в качестве аллелей, обозначаемых символами *msla* и *mslb* соответственно.

Был разработан эксперимент с целью выявления других стерильных мутантов. С его помощью можно было предсказать наиболее вероятные хромосомы, в которых эти мутации могут быть индуцированы. Это были хромосомы 4A, 4B, 5A, 5B и 5D. Нуллисомы по этим хромосомам обладают мужской стерильностью, один дителоцентрик имеет мужскую стерильность, а другой — фертилен (Sears, личное сообщение). Таким образом, делеция сегмента в определенном плече хромосомы может приводить к мужской стерильности.

Эуплоидную пыльцу облучали (γ - или X-лучами в дозе 250 или 500 Р) в момент высыпания из пыльников и использовали для опыления кастрированных моносомиков 4A, 4B, 5A, 5B и 5D. Приблизительно 75 % F_1 не получают моносомную хромосому через яйцеклетки, и если индуцированная делеция важного гена(ов) мужской фертильности в этой хромосоме вводится мужским родителем, то в результате образуются стерильные гибриды F_1 .

Из 795 растений F_1 , включая 62 моносомика 4A, полученных таким методом, был выделен один мутант [22, 26], зарегистриро-

ванный как Cornerstone [23]. Cornerstone локализован в хромосоме 4A, аллелен Pugsley's и Probus и обозначается *mslc*.

При скрещиваниях моносомика 4B и Cornerstone снова наблюдали появление промежуточного фенотипа. Это указывает на то, что у Cornerstone был утрачен более чем один локус, контролирующий мужскую фертильность. Мутанты Cornerstone и Probus локализованы в плече α хромосомы 4A и нанесены на генетическую карту с помощью использования телоцентриков. Обе мутации находятся на расстоянии, по крайней мере, 50 единиц карты от центромеры [7].

Первые три обнаруженных мутанта с мужской стерильностью являются аллельными относительно друг друга. Фактически дистальный район 4A α может быть единственным в хромосомах гексаплоидной пшеницы, где протонаследуемый эффективный стерильный мутант может быть индуцирован с помощью ионизирующей радиации. Было установлено, что большое число мутантов с мужской стерильностью индуцируется этилметансульфонатом [32] и все они относятся к четырем группам неаллельных рецессивных мутантов [99]. Тем не менее хромосома 4A имеет характерные особенности, описанные выше, и является исключительной в других отношениях. По данным Сирса [103], все три нуллисомика гомеологичной группы 4 представляют собой слабые растения с мужской стерильностью. Однако между нуллисомно-тетрасомными линиями существуют четкие различия. Все они представляют собой сильные растения, но нуллисомик 4B (или 4D), тетрасомик 4A имеет фертильные пыльники, нуллисомик 4A — тетрасомик 4B (или 4D) стерилен. Следовательно, 4A имеет ген(ы) мужской фертильности, существующий в хромосомах 4B и 4D, а также ген(ы) мужской фертильности, которого нет в 4B и 4D.

Нетипичность хромосомы 4A проявляется в процессе конъюгации с хромосомой 4 диплоидного вида *Triticum*. Она не может конъюгировать с хромосомой 4 *T. urartu* [12], *T. thaoudar*, *T. boeicum*, *T. aegilopoides* и *T. monococcum* (Shepherd, личное сообщение). Кроме того, хромосома 4A имеет N-полосы подобно хромосоме В-генома, тогда как хромосома 4A диплоидной пшеницы не имеет полос [36].

Эти данные показывают, что хромосома 4A гексаплоидной пшеницы произошла из какой-то другой, недиплоидной, формы пшеницы.

Мутант Cornerstone удобен для производства гибридной пшеницы. Это — идеальный мутант, поскольку при испытании в различных генетических средах и экологических условиях мужская фертильность оставалась нулевой. Он наследуется, как простой рецессивный мутант, за исключением того, что в расщепляющихся популяциях обычно имеется более 75 % фертильных растений. Это можно объяснить действием отбора не в пользу пыльцы, несущей этот мутантный ген при наличии конкуренции с нормальной пыльцой. Однако этот вопрос еще не был проанализирован

всесторонне. Признак мужской стерильности имеет простой тип наследования и легко поддается управлению. Данный мутант полностью рецессивен. Гетерозиготы полностью фертильны во всем спектре экологических условий, где испытывался этот мутант. Абсолютная мужская стерильность гомозиготного мутанта и абсолютная фертильность гетерозиготного мутанта имеют решающее значение. Также очень важно, что мутантный ген *Cornerstone* не дает плейотропного эффекта, по крайней мере, он еще не наблюдался. Нормальной мощностью обладают не только гетерозиготные растения, что крайне необходимо на стадии получения гибридной культуры, но и гомозиготные мутанты.

Кроме того, признак мужской стерильности не оказывает неблагоприятного влияния на характеристики женской формы при перекрестном опылении. У таких растений более желтая окраска пыльников, имеющих стреловидную форму, и по мере созревания они не растрескиваются. Тычиночные нити обычно не удлиняются, поэтому пыльники не выталкиваются, как это бывает у нормального цветка. Цветки, однако открываются довольно широко. Рыльце пестика не уменьшается до недопустимых размеров, обеспечивая нормальную восприимчивость пылевых зерен.

Манипуляции с *Cornerstone*, помимо восстановления фертильности, включают перенос его в ряд генетических сред, перенос в генотип твердой пшеницы и использование в сложных скрещиваниях.

Первоначально *Cornerstone* использовали в генетической среде сорта *Federation/2* Pitic 62*. С помощью двойных возвратных скрещиваний его передали сортам *Condor*, *WW15*, *Gamset*, *Game-pua*, *Timgalen*, *Zenith* и *Halberd*. За исключением сортов *Pitic 62* и *WW15*, все это — яровые разновидности белозерной пшеницы. *Cornerstone* в генетической среде сорта *WW15* ассоциирован с геном *Gai/Rht1* в плече хромосомы 4Aa, с геном *Gai/Rht2* — в хромосоме 4D, а также с обоими генами — *Gai/Rht1* и *Gai/Rht2*. Эти аллели приводят к невосприимчивости к гибберелловой кислоте и снижению высоты растений.

Хромосома 4A встречается у тетраплоидной пшеницы, как и у гексаплоидной, следовательно, мутантная форма 4A у *Cornerstone* может быть передана тетраплоидной пшенице. Мутант *Cornerstone* повторно скрещивали с *T. durum*, в результате в поколении *BC₁F₂* была выделена форма *durum* с мужской стерильностью [40]. На обоих уровнях плоидности этот мутантный признак остается неизменным; однако на тетраплоидном уровне имеет место более интенсивный отбор против гамет, несущих мутантный ген, чем на гексаплоидном уровне.

В заключение следует сказать, что пятилетняя практика работы с *Cornerstone* показала, что это очень удобный стерильный мутант для использования его при производстве гибридной пшеницы.

4.4.3. Добавочная фертильность

Отмечалось, что восстановление фертильности у гибрида достигается за счет наличия у мужского родителя нормальной хромосомы 4А. Единственная аномалия у такого гибрида состоит в том, что одна из хромосом 4А утрачивает терминальный сегмент плеча α . Однако эта хромосома по отношению к нормальной 4А будет рецессивной, а эффекты такой аномалии можно считать равными нулю, как в смысле фертильности-стерильности, так, вероятно, и в смысле агрономических показателей, включая и урожай зерна. В кариотипе гибрида эта добавочная хромосома отсутствует.

По некоторым причинам присутствие этой чужеродной хромосомы необходимо. Она способствует формированию гомогенной популяции стерильных растений, составляющих основу женского родителя. Фактически она отсутствует у последней женской родительской формы, так как самоустраняется на более ранней стадии, чем производство гибридных семян.

Идеальная чужеродная хромосома для этой системы имеет следующие характерные особенности:

1) несет ген(ы), способный замещать утраченный ген мужской фертильности;

2) не подвергается конъюгации с хромосомами пшеницы, что препятствует гену(ам) добавочной фертильности включаться в хромосомный набор пшеницы;

3) не оказывает неблагоприятного влияния на фенотип растения;

4) имеет низкую степень передачи через пыльцу генов мужского родителя у Y-линии;

5) имеет низкую частоту неправильного деления в мейозе у Y-линии;

6) имеет низкую скорость дополнительного разрушения в X-линии.

Наибольшее значение из вышеперечисленных пунктов имеют первые два. Фактически, чужеродные хромосомы с первыми двумя признаками не удавалось идентифицировать до 1981 г. На протяжении нескольких лет перспективы нахождения подходящей добавочной хромосомы были открытыми, так как замена таких хромосом на хромосомы 4А приводила к неутешительным результатам. Например, при замене хромосомы 4Е у *Agropyron elongatum* на хромосому 4А получали мощные, но стерильные растения [28]. Линия, у которой одна чужеродная хромосома 4S¹ у *Ae. longissima* успешно заменена хромосомой 4А, становилась фертильной. Однако эта хромосома имеет специфический признак: если она присутствует в единственном числе, то препятствует нормальному функционированию мужских и женских гамет, не несущих хромосомы *longissima* [68, 70, 73]. Для данной системы эта хромосома не подходит. Хотя ранее было показано [19], что мужскую фертильность у любого стерильного мутанта восстано-

вить легче, чем в случае полной делеции хромосомы, так как у мутанта в определении стерильности участвует только один или ограниченное количество генов, значение этого явления стало ясным только в последнее время.

Был проведен анализ четырех источников чужеродных хромосом: хромосомы Transес 4А, хромосомы 4 диплоидной пшеницы, модифицированной хромосомы 2 ржи посевной и модифицированной хромосомы 4 ячменя [24, 25]. Анализ первых двух хромосом находится еще на предварительных этапах, однако анализ двух последних дал высокофертильные Y-линии.

Выделение модифицированной хромосомы ржи обусловило получение амфиоктаплоида гексаплоидного мутанта Cornerstone и диплоидной посевной ржи. Амфиплоид и гептаплоид, полученные при возвратном скрещивании и несущие один геном ржи, обладают мужской фертильностью [40]. Это служит доказательством, что геном ржи может полностью восстанавливать фертильность у Cornerstone. Затем гептаплоид подвергали возвратному скрещиванию с Cornerstone, а полученные поколения — самоопылению. Это привело к выделению отдельных хромосом ржи или их частей в генетической среде Cornerstone.

Отдельные хромосомы ржи идентифицировали с помощью С-бэндинга и электрофоретических маркеров. Результаты этих исследований стимулировали ряд важных открытий [41]. Добавление хромосомы 5R к мутанту Cornerstone не приводит к восстановлению фертильности, как должно было следовать из работ Целлера и Байера [129]. Эти авторы исследовали линию W70a 86 (Blaukogn) с мужской стерильностью при замене хромосомы ржи 5R хромосомой 4A. Напротив, добавление хромосомы ржи 2R и 4R к Cornerstone в каждом отдельном случае дает приблизительно 50 % фертильности [41]. Из этих двух наиболее важное значение имеет хромосома 2R. Cornerstone с добавлением к нему одной хромосомы 2R был подвергнут самоопылению. Это позволило выделить две телоцентрические дополнительные линии, что привело к самому неожиданному результату. Добавление хромосомы 2RL к Cornerstone давало мужскую стерильную линию, однако добавление хромосомы 2RS приводило к значительно большей фертильности, чем полное добавление 2R.

Линия, полученная при добавлении моносомика 2RS, фактически оказывается полностью фертильной. Это явление интерпретируется следующим образом: хромосома 2RL является носителем фактора(ов) антифертильности. Этот фактор нельзя расценивать как фактор мужской стерильности, поскольку при добавлении его к мягкой пшенице он не индуцировал мужскую стерильность. Предпочтительнее, когда плечо хромосомы 2RL содержит гены 2R, контролирующие признак узких листьев и крайне слабую мощность развития. Поэтому Y-линия Cornerstone+2RS фенотипически нормальна и, по существу, полностью фертильна [41]. Была выделена X-линия, включающая пару телоцентриков 2RS также с нормальным фенотипом. Однако разрушение при добав-

лении хромосомы у этой дителоцентрической 2RS линии может оказаться чрезмерным. При этом возможно центрическое слияние 2RS [104] с другим добавочным плечом хромосомы, что не дает неблагоприятного эффекта на мощность растений.

Другая удачная Y-линия происходит от пшенично-ячменных линий добавления, полученных Исламом и др. [46]. Модифицированная хромосома 4 ячменя (4Hm), имеющая крайнее соотношение плеч, была дисомически замещена хромосомой 4A. Данная линия дисомного замещения высокостерильна (Ислам и Шеферд, *личное сообщение*). Модифицированная хромосома 4 ячменя моносомически была замещена хромосомой 4A и с применением моносомика добавлена в хромосомный набор Cornerstone. Сравнительное изучение мужской фертильности у этих двух линий привело к важному открытию. Добавление к мутанту Cornerstone способствует значительно большему проявлению фертильности, чем замещение на хромосому 4A. Различие между этими двумя линиями заключается в присутствии или отсутствии пары хромосом 4A Cornerstone. Тот факт, что присутствие этой пары хромосом приводит к более высокой фертильности, объясняют тем, что Cornerstone 4A имеет ген(ы) мужской фертильности. Сам мутант Cornerstone стерилен, следовательно, ген(ы) мужской фертильности хромосомы 4A Cornerstone находятся в латентном состоянии (Islam и Driscoll, *неопубликованные данные*).

Недавно было показано, что в хромосоме 4Hm имеют место как дупликация, так и изменение соотношения плеч. Гены мужской фертильности и алкогольдегидрогеназы, расположенные в коротком плече хромосомы ячменя 4H, присутствуют и в обоих плечах хромосомы 4Hm ячменя (Islam, *неопубликованные данные*). Подобная дупликация чужеродного гена(ов) фертильности может быть значительной на уровне фертильности Y-линии 4Hm.

Y-Линия, включающая мутант Cornerstone+одну дозу хромосомы ячменя 4Hm, высокофертильна и имеет нормальный фенотип.

Таким образом, было выделено две Y-линии: одна включает телоцентрическую хромосому 2RS ржи, а другая модифицированную хромосому 4Hm ячменя. Растения обеих линий высокофертильны, обладают нормальной мощностью. Колосья этих линий изображены на рисунке 6. Предварительный этап производства гибридов пшеницы, или «первый» шаг, был сделан у двух этих Y-линий. Он включает получение самоопыленного потомства Y-растения и опыление Z-растений пылью Y-растений.

Обнаружение латентного гена(ов) мужской фертильности в хромосоме 4A Cornerstone и факторов антифертильности в плече хромосомы 2RL ржи имеет большое значение.

В заключение следует отметить, что мужской стерильный мутант Cornerstone удобно использовать при производстве гибридной пшеницы. Второй генетический компонент XYZ системы, применяемый для получения гибридной пшеницы, — фактор доба-

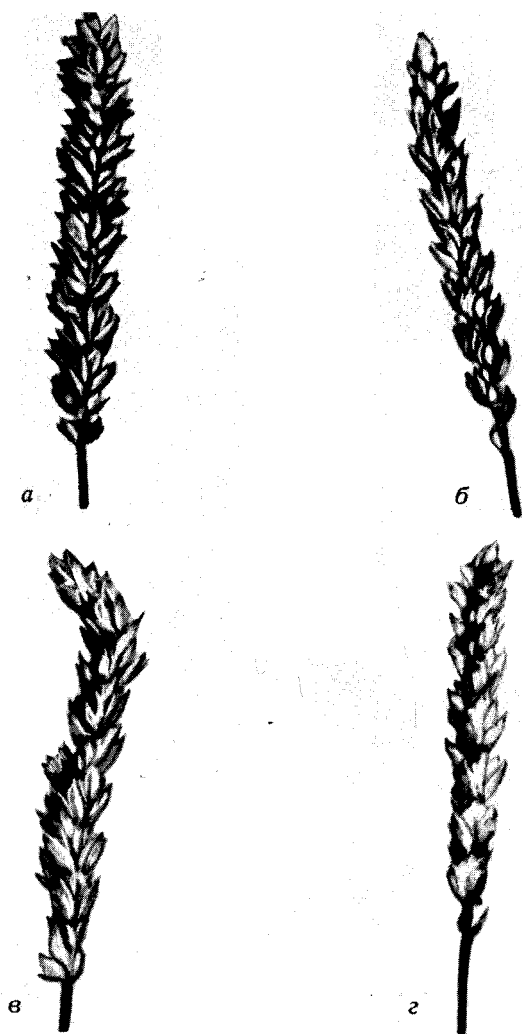


Рис. 6. *а* — колос мутанта Cornerstone с мужской стерильностью; *б* — колос Y-линии, включающей мутант Cornerstone и одну дозу телоцентрика 2RS ржи; *в* — колос X-линии, включающей мутант Cornerstone и две дозы телоцентрика 2RS ржи; *г* — колос Y-линии, включающей мутант Cornerstone и одну дозу модифицированной хромосомы 4Hm ячменя

вочной фертильности — существует в двух формах: одна получена от ржи посевной, другая — от ячменя.

Преимущества использования этой системы для получения гибридной пшеницы состоят в том, что у гибрида цитоплазма нор-

мальная, а все модификации стерильности-фертильности встречаются у женской формы. Это облегчает проведение испытаний на специфическую комбинационную способность, причем только одна женская родительская форма может быть испытана с неограниченным числом нормальных мужских родительских форм.

4.5. Химические системы

Последнее время большой интерес проявляют к разработкам химических препаратов, индуцирующих мужскую стерильность у пшеницы. Вещества, способные избирательно стерилизовать тычинки без нарушения нормального функционирования остальных частей растения, можно использовать для получения женских родителей с целью производства гибридной пшеницы. Химическое индуцирование мужской стерильности устраняет необходимость в ядерной или ядерно-цитоплазматической стерильности. Два обычных сорта пшеницы можно высевать чередующимися рядами соответствующей ширины. В этом случае сорт, обработанный химическими препаратами, опыляется другим сортом, в результате чего можно получить гибридные семена.

Преимущества такой схемы очевидны: нет необходимости специально получать стерильные формы и родителей-восстановителей, а также несложно увеличить количество родительских семян. От зон семеноводства, где неудовлетворительно налажено создание родительских сортов, можно отказаться еще до начала опрыскиваний химическими препаратами, чтобы избежать потерь, которые доставляет недостаточное перекрестное опыление.

Главная трудность, связанная с химическими системами, касается создания химических препаратов, которые смогли бы обеспечить получение пыльцы соответствующей стерильности без вреда для остальной части растения. Химические вещества обладают способностью стерилизовать колосья на разных этапах развития растений, поэтому необходимо применять их своевременно, чтобы не произошло непредвиденных задержек из-за плохой погоды. Несколько химических препаратов уже прошли испытания [47, 48, 95, 96], но они не показали хороших результатов. Ни один из них не получил широкого применения при производстве гибридной пшеницы. Известно, что некоторые фирмы недавно получили более эффективные химические препараты, которые сейчас находятся на испытании.

Химические препараты, не обеспечивающие соответствующего уровня стерильности для производства семян промышленных гибридов, можно использовать для получения экспериментальных гибридов с целью быстрой оценки родительских форм на комбинационную способность.

4.6. Производство гибридных семян

Производство гибридных семян пшеницы часто считают самой важной задачей, стоящей перед селекционерами и семеноводами, занимающимися гибридизацией пшеницы [120]. Успех, достигну-

тый в производстве гибридных семян, определяется числом семян, завязавшихся на женском растении, при использовании действительных промышленных методов. Степень завязываемости семян у растений женского родителя в значительной мере определяет стоимость гибридных семян. Будущее гибридной пшеницы зависит от способности селекционеров создавать ее родительские формы с высоким потенциалом перекрестного опыления, а семеноводов — получать максимальные урожаи гибридных семян. В обзоре Де Врие [114] рассматривается зависимость удаленности от источника пыльцы опылителя: коэффициента мужской стерильности и ширины полосы, засеянной стерильными формами — на завязываемость семян растений с мужской стерильностью. Так же как Джонсон и Шмидт [49], Де Врие пришел к заключению, что большая часть информации по перекрестному опылению у пшеницы имеет ограниченное употребление по коммерческим соображениям. Основными ограничениями являются схемы закладки экспериментальных питомников скрещиваний, размеры и диапазон использованных источников опыления, а также соответствие их генотипов. Тем не менее данные Де Врие [114], а также его обзор «Роль биологических особенностей цветения пшеницы в производстве гибридных семян» [113], указывают на существование изменчивости у пшеницы при перекрестном опылении. Наличие этой изменчивости лишь подчеркивает необходимость проведения оценок генотипов, методов и экологических условий, в которых бы у пшеницы удовлетворительно проходило перекрестное опыление.

По мнению Уилсона [120], морфология цветка пшеницы ориентирована на перекрестное опыление. Однако тщательное исследование его морфологических особенностей указывает на то, что пшеница менее всего приспособлена к перекрестному опылению в его настоящей форме, особенно при сравнении с такими культурами, как кукуруза, сорго и рожь посевная. Де Врие [113], например, сообщает, что в любом колосе ржи посевной содержится в 10 раз больше пыльцевых зерен, чем в колосе пшеницы.

Цветки ржи открываются значительно шире, чем у пшеницы, и она обладает способностью к перекрестному опылению в неблагоприятных погодных условиях. Де Врие приходит к заключению, что, несмотря на сильную изменчивость морфологических особенностей цветка пшеницы, следует изучить возможность передачи дополнительных признаков, способствующих ее перекрестному опылению.

До тех пор пока не была начата работа по созданию гибридов пшеницы, очевидно, не проводили отбора на способность пшеницы к перекрестному опылению. Видимо, отбор вели не в направлении перекрестного опыления. С началом усиленного создания восстановителей фертильности и проведением оценок по урожайности в селекционных программах по гибридизации проблема улучшения признаков, связанных с перекрестным опы-

лением, тоже не получила достаточного внимания. Более того, селекционеры не имели эффективной системы для производства гибридов, гетерозис не отвечал их требованиям, к тому же ощущался недостаток подходящих родителей для изучения перекрестного опыления. Тем не менее некоторые селекционеры добились значительных успехов в работе по улучшению способности к перекрестному опылению у R-линий и меньших — в работе с В-линиями [77].

Отбор на способность к перекрестному опылению у пшеницы затруднителен и требует немалых затрат времени, поэтому работы по улучшению этого признака, хотя и необходимы, ждать результатов придется долго.

Морфологические особенности цветка, по-видимому, имеющие важное значение для женских родительских форм, включают степень открывания нижней и верхней цветковых чешуй, а также размеры и сроки появления рыльца, длительность периода восприимчивости пыльцы рыльцем пестика [120]. У мужского родителя, видимо, важное значение имеют размеры пыльников, сроки их выхода, число пыльцевых зерен и продолжительность жизни пыльцы [113]. В условиях умеренной температуры и влажности воздуха рыльца пестиков пшеницы остаются восприимчивыми к приему пыльцы в течение 7 дней [43, 113]. С другой стороны, в оптимальных условиях при температуре воздуха 5°C и относительной влажности воздуха 60 % пыльца сохраняет жизнеспособность в течение 2 ч и только 0,5 ч — в условиях, приближающихся к полевым: при температуре воздуха 20°C, относительной влажности воздуха 60 % [27]. Оценки сроков жизнеспособности пыльцы, проведенные другими исследователями, показывают, что этот признак характеризуется значительной изменчивостью [113]. По данным Атвала и Кимбера [4], пыльца ржи сохраняет жизнеспособность значительно дольше, чем пыльца пшеницы. Многие из этих признаков, связанных с морфологическими особенностями строения цветка, трудно поддаются измерению, поэтому одним из наиболее важных показателей является выход пыльников за пределы цветка, всегда легкозаметный.

Способность к перекрестному опылению очень удобно определять при сравнении продуктивности мужских и женских родительских форм в правильно заложенных полевых «блоках скрещивания». Мужские родительские формы (по способности к опылению) и женские (по восприимчивости пыльцы) различаются в 2—4 раза, что измеряется числом завязываемых семян. Видимо, с этими величинами связаны пределы селекционного улучшения.

К факторам, оказывающим наибольшее влияние на перекрестное опыление у пшеницы, относятся экологические условия, особенности мужского и женского генотипов и механизмы семенной продуктивности.

По данным Миллера и Люккена [80], экологическая изменчивость у линии с мужской стерильностью, выращиваемой в штате Северная Дакота в течение 3 лет, привела к 6-кратным различиям

ям в урожайности зерна. Экологическими факторами, благоприятствующими перекрестному опылению, обычно считаются те, которые способствуют получению у мягкой пшеницы высоких урожаев [120]. К ним относятся умеренная температура воздуха, достаточно высокая относительная влажность, наличие хорошей увлажненности почвы вместе с благоприятными погодными условиями и соответствующая скорость движения воздуха. Большинство этих факторов способствует выходу пыльников за пределы цветков, а также продолжительности жизнеспособности пыльцы и рыльцев пестиков [27, 43]. Выпадающие в период цветения дожди снижают распространение пыльцы.

Наиболее заметным может быть влияние генотипа на перекрестное опыление. Благоприятные признаки морфологического строения цветка уже были рассмотрены. Некоторые сорта с очевидными ценными признаками, например с полностью выходящими из цветков пыльниками, не всегда хорошие опылители. Сорта со слабым выходом пыльников из цветков редко бывают хорошими опылителями. Вероятно, производство гибридных семян более эффективно, если и мужские, и женские родители обладают высоким потенциалом урожайности, т. е. когда от обоих родителей при всех условиях получают самые высокие урожаи. Было высказано предположение [114], что, учитывая размер и массу пыльцы пшеницы, перекрестное опыление происходит лучше, если мужской родитель выше женского. По мнению Уилсона и др. [126], гибриды карлик $\times$ полукарлик будут иметь идеальную высоту и максимально высокую урожайность. Эти гибриды, а также гибриды от скрещивания карлик $\times$ высокорослое растение могут иметь преимущество по сравнению с гибридами полукарлик $\times$ полукарлик.

Чрезвычайно важна синхронизация сроков цветения мужских и женских родительских форм [120]. Как правило, R-линии подбираются таким образом, что они цветут на 2—4 дня позже, чем женские родительские формы. Они обеспечивают тем самым восприимчивость пыльцы у большинства цветков женских растений-родителей в период полного пыления. Размножение A-линии представляет некоторые трудности, поскольку, хотя растения A-и B-линий цветут почти одновременно, на практике у растений B-линии пыление заканчивается еще до того, как все цветки растений A-линии становятся восприимчивыми к приему пыльцы. Несколько поколений комбинации A-линия $\times$ B-линия, выращиваемых в полевых условиях с целью увеличения числа семян, обеспечивают получение требуемого количества семян для создания гибрида (A-линия $\times$ R-линия). В ходе размножения этих поколений A-линии прибегают к использованию различных приемов и методов, чтобы задержать цветение растений B-линии и таким путем повысить завязываемость семян на растениях A-линии. К таким приемам относятся следующие: задержка сроков посева, занижение нормы посева семян, дифференциальные приемы внесения удобрений, применение химических ретардантов роста и др.

Применение подобных способов проходит с переменным успехом.

Любая дополнительная технологическая операция влечет за собой предпочтительное производство тройных, нежели простых гибридов. В таком случае вторая В-линия используется в конечном размножении семян комбинации А-линия $\times$ В-линия для получения стерильного простого гибрида, который, в свою очередь, используется в качестве женской родительской формы при производстве гибридных семян. Это конечное размножение семян поколения А-линии требует самой большой посевной площади и наибольших материальных затрат, поэтому вторую В-линию подбирают таким образом, чтобы растения зацветали позже, чем растения исходной А-линии, а также легко скрещивались с растениями этой последней линии. Вторая В-линия может быть более или менее связана с исходной В-линией.

Управляемые механизмы семенной продуктивности — идеальное соотношение растений с мужской стерильностью и растений-опылителей; оптимальная ширина полос, засеянных растениями с мужской стерильностью; наилучшие нормы высева семян и сроки посева — будут изменяться в соответствии с типом скрещивания (А $\times$ В) или (А $\times$ R), признаками родительских форм и географическими пунктами. Важно, чтобы при выполнении принятых технологических операций можно было использовать технику, которой располагают фермерские хозяйства [80].

Условия, необходимые для изоляции, те же, что и для сорго [120]: расстояние между питомниками должно быть от 200 м и более в зависимости от типа скрещивания и источника засорения. Соблюдение соответствующих условий изоляции селекционных блоков для получения семян от А $\times$ В и тщательное сохранение чистоты семян у стерильных линий являются решающим моментом для успешного получения гибридов. Удаление с больших площадей стерильной пшеницы растений-засорителей — крайне трудная и дорогостоящая операция. Фертильные растения-засорители размножаются быстрее, чем стерильные родительские формы, завязывание семян на последнем невысокое. Соотношение фертильных растений-засорителей может быстро превысить допустимые нормы, а «стерильные» семена — стать непригодными.

При использовании гибридизационных систем, не позволяющих получить полностью стерильные мужские популяции, необходима разработка операций, которые сведут количество фертильных растений-засорителей до минимума. В том случае, если гибриды, полученные от использования таких систем, обладают достаточными преимуществами в урожайности, наличие ограниченного соотношения негибридных растений может оказаться допустимым.

Хотя урожай семян, получаемых от стерильных родителей в полевых блоках скрещиваний, подвержен значительным колебаниям, тем не менее недавно получено сообщение от Dekalb Hybrid Wheat Inc., о получении в штате Канзас устойчиво высоких урожаев семян, порядка 80—100 % к урожаю обычных сортов

на орошаемых семеноводческих участках в штатах Канзас и Техас. На основании этих данных Уилсон пришел к заключению, что семена гибридной пшеницы можно производить с использованием практически реальных финансовых затрат (Wilson J. A., *личное сообщение*).

4.7. Продуктивность гибридов

Пока еще не удалось получить ожидаемого увеличения урожайности гибридов. Лишь в отдельных случаях гибриды заметно превосходили лучшие сорта.

Вслед за открытием мужской стерильности у пшеницы основные усилия были направлены на использование гибридов, полученных с помощью ручной кастрации для доказательства полезного эффекта гетерозиса у этой культуры. Это была попытка найти оправдание процессу создания стерильных родителей и родителей—восстановителей фертильности системы *timopheevi*. Подобные эксперименты обычно проводили на небольших делянках с полуоптимальными нормами высева семян. Подбор родительских пар носил произвольный характер, а число их обычно было невелико. Число закладываемых опытов часто было незначительным, и, следовательно, дать оценку взаимодействию генотип—среда было практически невозможно. Полученные данные сильно варьировали, но тем не менее они служили показателем довольно широкого распространения гетерозисных эффектов [8, 9, 10, 11, 14, 62, 117, 118, 131]. Результаты одного из наиболее обширных экспериментов представлены в таблице 4.5. Подобные данные убеждали многих исследователей, а также семеноводческие фирмы в том, что у пшеницы можно получить высокие уровни гибридной мощности. С тех пор система *T. timopheevi* получила широкое использование в изучении этого проявления гибридной мощности.

Первые гибриды, полученные с использованием вновь созданных на основе системы *T. timopheevi* линий-восстановителей, дали неутешительные показатели. Большинство гибридов, использовавшихся в начале 70-х гг., были получены, по крайней мере, от

4.5. Результаты четырехлетних испытаний 36 гибридов пшеницы в Хейз, штат Канзас (по [62], с изменениями)

Показатель	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.	Среднее, %
Превышение урожайности гибридов по отношению к их родительским формам, %	20	37	37	35	32
Урожайность лучшего гибрида, кг/га	3029	3843	1138	4227	2881
Превышение урожайности по отношению к лучшему сорту, %	33	29	27	37	31

4.6. Превышение урожайности гибридов ДКН6 и ДКН7 по сравнению с контрольными сортами*, % (по данным Боладна, Уэлкотта и Уилсона, Декалба Шанда, Тамуорса)

Контрольный сорт	1980 г.	1981 г.		1982 г.		Среднее	
	ДКН7	ДКН6	ДКН7	ДКН6	ДКН7	ДКН6	ДКН7
Hybrid Titan	12,0	7,2	0,3	5,6	4,0	6,3	4,1
Kite	11,6	20,2	12,7	11,6	12,1	15,4	12,2
Banks	5,9	32,8	25,1	13,2	12,4	21,7	15,8
Songlen	35,6	29,9	21,6	36,8	34,6	33,8	30,1
Число повторностей	5	10	10	13	13	23	28

* Наиболее широко возделываемые (Songlen) и высокоурожайные рекомендуемые сорта в зонах проведения испытаний (Новый Южный Уэльс).

одного, а часто от двух высокорослых родительских форм. Эти растения были очень высокими и имели излишнюю надземную массу (Goerstgen K. L., Seed Research, Kansas, *личное сообщение*). В течение этого периода несколько частных фирм, занятых изучением гибридной пшеницы, завершили свои программы или же сконцентрировали усилия на традиционной селекции пшеницы. Большая часть научных исследований по гибридизации пшеницы, которые велись в государственных институтах, была прекращена или резко сокращена.

Значительный прогресс был достигнут к концу 70-х гг. в улучшении восстановления фертильности. Кроме того, признак мужской стерильности удалось передать двойным карликовым и полукарликовым родительским формам, а гены, восстанавливающие фертильность, — полукарликовым. Возникла необходимость в проведении работ по отбору родительских форм на комбинационную способность и способность к перекрестному опылению, встретивших широкое одобрение. Стало очевидным улучшение по данным признакам, достигнутое на основе результатов этих исследований. В настоящее время уже имеются гибриды, равноценные по своим агрономическим показателям лучшим сортам, а в некоторых случаях даже имеющие допустимый уровень превышения урожайности (10—15 %) по сравнению с лучшими сортами, в особенности в определенных экологических условиях (табл. 4.6). В США довольно широко проводятся испытания гибридов, созданных как с использованием ядерно-цитоплазматических, так и химических методов.

В Австралии и в США гибриды были переданы в промышленное производство в ограниченном количестве. Эти первые гибриды, хотя и имеют определенные преимущества по сравнению с более низкоурожайными, но широко возделываемыми сортами (табл. 4.7), все же, вероятно, никогда не получат широкого распространения. Фактически они дают возможность семеноводче-

4.7. Превышение урожайности гибрида Titan по сравнению с контрольными сортами, возделываемыми на северо-западе Нового Южного Уэльса, %
(по данным Боланда, Уэлкотта и Уилсона, Декалба Шанда, Тамуорса)

Контрольный сорт	1978 г.	1979 г.	1980 г.	1981 г.	Среднее
Songlen	27,2 (14)*	24,3 (19)	26,7 (19)	27,6 (64)	26,9 (116)
Cook	12,9 (14)	12,3 (11)	18,9 (19)	11,0 (65)	12,7 (109)
Kite	8,7 (14)	4,8 (19)	18,4 (19)	1,5 (63)	5,7 (115)
Banks	—	0,4 (11)	21,0 (19)	5,5 (68)	7,9 (98)

* В скобках — число географических пунктов.

ским фирмам и семеноводам накопить опыт возделывания и размножения на больших посевных площадях, а также усовершенствовать методы ведения семеноводства, что, в свою очередь, поможет установить реальную стоимость гибридных семян.

У селекционеров не возникает трудностей при получении гибридов, обладающих удовлетворительными мукомольными и хлебопекарными качествами, а также устойчивых к болезням. Однако проблема, связанная с получением более высоких урожаев, ведущих к снижению содержания белка в семенах, еще не решена.

Значительное беспокойство вызывает относительно низкая продуктивность гибридов, полученных при использовании системы *T. timopheevi*, по сравнению с прекрасными результатами, полученными при использовании гибридов, созданных на основе нормальной цитоплазмы. Эта невысокая продуктивность, возможно, объясняется одним или несколькими факторами:

- 1) влияние цитоплазмы типа *T. timopheevi*;
- 2) неполное восстановление фертильности;
- 3) относительно низкая урожайность линий — восстановителей фертильности;
- 4) влияние добавочных генов-восстановителей;
- 5) недостаточная выборка, взятая из генофонда, и неполная оценка комбинационной способности;
- 6) низкий уровень гетерозиса у пшеницы.

Имеет смысл провести сравнение использования цитоплазматической мужской стерильности у пшеницы, кукурузы и сорго. У кукурузы и сорго источники мужской стерильности и гены — восстановители фертильности относительно хорошо отселектированы и приспособлены для промышленного возделывания сортов [29, 93, 105]. Напротив, цитоплазму *timopheevi*, используемую для создания гибридов пшеницы, получают от неотселектированного неадаптированного, не применяемого в промышленном производстве вида (по крайней мере, в передовом сельскохозяйственном производстве), имеющего негомлогичный с пшеницей и отличный от нее хромосомный набор.

Получившие в настоящее время распространение сорта пшеницы есть результат неумолимой и напряженной селекционной работы, длившейся десятилетия и приведшей в конце концов к созданию высокосбалансированной биологической системы. Частичный контроль за этой системой, несомненно, связан с высокой степенью «гармонии», сложившейся между ядром и цитоплазмой мягкой пшеницы. Конечно, введение чужеродной цитоплазмы должно нарушать эту гармонию, поскольку нельзя допустить, что все ядерные гены, за исключением тех, которые контролируют признак мужской фертильности, будут взаимодействовать точно так же с двумя типами цитоплазмы, так различающихся своим происхождением. Тот факт, что основные аномалии относят за счет цитоплазмы *timopheevi*, вовсе не означает, что не будет иметь место снижение приспособляемости к внешним условиям. Сорта мягкой пшеницы, различающиеся прибавкой урожая приблизительно на 50 %, считаются еще нормальными.

Вполне вероятно, что перенос и цитоплазмы *timopheevi*, и генов-восстановителей в значительной степени снизил приспособляемость мягкой пшеницы в результате нарушения гармонии, которая существовала прежде. Средняя урожайность R-линий в некоторых программах гибридизации пшеницы, несмотря на то что они продолжали совершенствоваться, еще ниже, чем у В-линий (табл. 4.8). В то время как у R-линий, несущих цитоплазму

4.8. Относительная урожайность гибридов R- и В-линий (по данным Болаанда, Уэлкотта и Уилсона, Декалба Шанда, Тамуорса)

	Урожайность к семи контролям*		
	1979 г.	1980 г.	1981 г.
Гибриды	96,5 (144)**	104,0 (132)	100,0 (150)
R-Линии	92,7 (82)	99,2 (90)	99,7 (43)
В-Линии	100,7 (164)	105,2 (164)	107,5 (125)

* В качестве семи контрольных сортов использовались на протяжении трех лет сорта Oxley, Kite, Condor, Songlen, Egret, Cook и Banks, а также высокоурожайные промышленные сорта, возделываемые в Новом Южном Уэльсе.

** В скобках — число гибридов R- и В-линий, включенных в ежегодные сравнительные испытания.

timopheevi, существует реальная возможность восстановить «равновесие» ядерно-цитоплазматических взаимодействий при отборе на улучшение урожайности (и комбинационной способности), у В-линий этого добиться непросто. В настоящее время В-линии селекционируют в цитоплазме мягкой пшеницы, а затем беккроссируют в цитоплазму *timopheevi*. Следовательно, компонент мужской стерильности используют для получения гибридов без каких-либо представлений о характеристиках этого специфического ядра в цитоплазме *timopheevi*. Наиболее вероятно, что для получения оптимальных агрономических показателей как у В-линии, так у

гибрида с чужеродной цитоплазмой требуется добиться модификации некоторых ядерных факторов.

Если нарушение, вызванное переносом чужеродной цитоплазмы, частично несет ответственность за невозможность создания конкурентных гибридов, потребуется еще несколько лет, чтобы поправить создавшееся положение. В таком случае придется вести отбор на гармоничное взаимодействие между цитоплазмой *timopheevi* и ядрами клеток мягкой пшеницы, соответствующими тому же уровню агрономических показателей, которые достигнуты у эуцитазмических сортов мягкой пшеницы.

Наличие подобной гармонии необходимо для обеих А- и R-линий.

4.8. Литература

1. Abo-Elenein RA, Ibrahim HA, Sadek MM (1974) Tests of male fertility restoration in some common wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). *Agric Res Rev Egypt* 52:47—54
2. Abo-Elenein RA, Ibrahim HA, Attia SA, Morsi LR (1975) Inheritance of male fertility reaction in some varieties of common wheat (*T. aestivum* L.). *Agric Res Rev Egypt* 53:53—55
3. Apltauerová M, Mikala F, Simova J (1973) Reaction of different cultivars of *Triticum aestivum* L. to cytoplasmic male sterility. *Genet Slechteni* 9(XLVI):201—208
4. Athwal RS, Kimber G (1970) Anther size and pollen longevity in wheat rye addition lines. *Wheat Inf Serv (Kyoto)* 30:30—32
5. Athwal DS, Phul PS, Minocha JL (1967) Genetic male sterility in wheat. *Euphytica* 16:354—360
6. Bahl PN, Maan SS (1973) Chromosomal location of male-fertility restoring genes in six lines of common wheat. *Crop Sci* 13:317—320
7. Barlow KK, Driscoll CJ (1981) Linkage studies involving two chromosomal male-sterility mutants in hexaploid wheat. *Genetics* 98:791—799
8. Bhatt GM (1971) Heterotic performance and combining ability in a diallel cross among spring wheats (*Triticum aestivum* L.). *Aust J Agric Res* 22:359—368
9. Bitzer MJ, Fu SH (1972) Heterosis and combining ability in southern soft red winter wheats. *Crop Sci* 12:35—37
10. Bitzer MJ, Patterson FL, Nyquist WE (1971) Hybrid vigour and gene action in a six-parent diallel cross of soft winter wheat. *Can J Genet Cytol* 13:131—137
11. Briggie LW (1963) Heterosis in wheat — a review. *Crop Sci* 3:407—412
12. Chapman V, Miller TE, Riley R (1976) Equivalence of the A genome of bread wheat with that of *Triticum urartu*. *Genet Res Camb* 27:69—76
13. Clayton PB, Ellis JRS (1976) The genetic influence on preharvest sprouting in male-sterile lines of winter wheat. *Cereal Res Commun* 4:121—125
14. Cregan PB, Busch RH (1978) Heterosis, inbreeding and line performance in crosses of adapted spring wheats. *Crop Sci* 18:247—251
15. Curtis BC, Johnston DR (1969) Hybrid wheat. *Sci Am* 220:21—29
16. Dekaprevich LL, Yashagashvili GG (1972) The wheat cultivar Dolis-Puri 35-4 as a fertility restorer. *Plant Br Abstr* 42:No 4532
17. Doig RI, Done AA, Rogers DF (1975) Pre-harvest sprouting in bread wheat (*Triticum aestivum*) as influenced by cytoplasmic male sterility derived from *T. timopheevi*. *Euphytica* 24:229—232
18. Dorofeev VF, Borodanenko AI (1975) The geographical and specific location of genes for fertility restoration in wheat. *Genetika USSR* 11:5—10
19. Driscoll CJ (1972) XYZ system of producing hybrid wheat. *Crop Sci* 12:516—517

20. Driscoll CJ (1973) A chromosomal male-sterility system of producing hybrid wheat. Proc 4th Int Wheat Genet Symp, Columbia, Mo, pp 669—674
21. Driscoll CJ (1975) Cytogenetic analysis of two chromosomal male-sterility mutants in hexaploid wheat. Aust J Biol Sci 28:413—416
22. Driscoll CJ (1976) Induction and use of chromosomal male sterility in common wheat. In: Filev K (ed) Experimental mutagenesis in plants. Bulgarian Acad Sci, Varna, pp 186—188
23. Driscoll CJ (1977) Registration of Cornerstone male-sterile wheat germplasm. Crop Sci 17:190
24. Driscoll CJ (1981a) Perspectives in chromosome manipulation. In: The manipulation of genetic systems in plant breeding. Philos Trans R Soc London Ser B 292:535—546
25. Driscoll CJ (1981b) New approaches to wheat breeding. In: Evans LT, Peacock WJ (eds) Wheat science—today and tomorrow. Cambridge Univ Press, Cambridge, pp 97—106
26. Driscoll CJ, Barlow KK (1976) Male sterility in plants: induction, isolation and utilization. In: Induced mutations in cross-breeding. IAEA, Vienna, pp 123—131
27. D'Souza L (1970) Untersuchungen über die Eignung des Weizens als Pollenspender bei der Fremdbefruchtung, verglichen mit Roggen, *Triticale* und *Secalotriticum*. Z Pflanzenzüchtg 63:246—269
28. Dvořák J (1980) Homoeology between *Agropyron elongatum* chromosome and *Triticum aestivum* chromosomes. Can J Genet Cytol 18:371—377
29. Edwardson JR (1955) The restoration of fertility to cytoplasmic male sterile corn. Agron J 47:457—461
30. Ellis JRS, Clayton PB (1976) The influence of cross-pollination on pre-harvest sprouting in F1 hybrid wheat seed. Cereal Res Commun 4:127—132
31. Fossati A, Ingold M (1970) A male sterile mutant in *Triticum aestivum*. Wheat Inf Serv (Kyoto) 30:8—10
32. Franckowiak JD, Mann SS, Williams ND (1976) A proposal for hybrid wheat utilizing *Aegilops squarrosa* L. cytoplasm. Crop Sci 16:725—728
33. Fujigaki J, Tsunewaki K (1976) Basic studies on hybrid wheat breeding. VII. Characteristics of the male sterile lines of common wheat cultivars. Jpn J Breed 26:1—8
34. Fukasawa H (1953) Studies on restoration and substitution of nucleus (genome) in *Aegilotriticum*. I. Appearance of male sterile *durum* in substitution crosses. Cytologia 18:167—175
35. Fukasawa H (1959) Nucleus substitution and restoration by means of successive backcrosses in wheat and its related genus *Aegilops*. Jpn J Bot 17:55—91
36. Gerlach WL (1977) N-banded karyotypes of wheat species. Chromosoma 62:49—56
37. Goujon C, Ingold M (1967) Restauration de fertilité de quelques lignées mâle-steriles de blés hexaploïdes. CR Acad Sci 264:334—336
38. Hermesen JGTh (1965) Towards a more efficient utilization of genic male sterility in breeding hybrid barley and wheat. Euphytica 14:221—224
39. Hori T, Tsunewaki K (1969) Basic studies on hybrid wheat breeding. II. Effects of three alien cytoplasm on main quantitative characters of hexaploid wheats. Jpn J Breed 19:425—430
40. Hossain MA, Driscoll CJ (1981) Transfer of Cornerstone male-sterility mutant to tetraploid wheat and hexaploid and octoploid triticales. Can J Genet Cytol 23:493—496
41. Hossain MA, Driscoll CJ (1983) Fertility compensation of Cornerstone male-sterility of wheat by rye. (In press)
42. Hughes WG, Bodden JJ (1977) Single gene restoration of cytoplasmic male sterility in wheat and its implications in the breeding of restorer lines. Theor Appl Genet 50:129—135
43. Imrie BC (1966) Stigma receptivity in cytoplasmic male sterile wheat. Aust J Exp Agric Anim Husb 6:175—178
44. Ingold M (1968) Male sterility and restorer systems in wheat. Euphytica 17: Suppl 1, 69—74

45. Islam AKMR (1980) Identification of wheat-barley addition lines with N-banding of chromosomes. *Chromosoma* 76:365—373
46. Islam AKMR, Shepherd KW, Sparrow DHB (1981) Isolation and characterization of euplasmic wheat-barley chromosome addition lines. *Heredity* 46:161—174
47. Jan CC, Qualset CO, Vogt HE (1974) Chemical induction of sterility in wheat. *Euphytica* 23:78—85
48. Johnson RR, Brown CM (1978) Use of DPX 3778 to produce hybrid wheat seed. *Crop Sci* 18:1026—1028
49. Johnson VA, Schmidt JW (1968) Hybrid wheat. *Adv Agron Acad Press Inc* (New York) 20:199—233
50. Jönsson JO (1976) Pre-harvesting sprouting problems in hybrid wheat breeding. *Cereal Res Commun* 4:115—119
51. Joppa LR, McNeal FH (1969) Pollen fertility restoration by three spring wheats (*Triticum aestivum* L.) of the male sterility induced by *T. timopheevii* cytoplasm. *Crop Sci* 9:839—840
52. Joppa LR, McNeal FH, Welsh JR (1966) Pollen and anther development in cytoplasmic male sterile wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci* 6:296—297
53. Jošt M (1979, 1980, 1981) Results of the first, the second and the third International Wheat Restorer Germplasm Screening Nurseries. *Univ Zagreb, Fac Agric Sci, Zagreb, Yugoslavia. (PIK "Vinkovci")*
54. Jošt M, Milohnic J (1976) Search for new sources of genes for pollen fertility restoration. *Agric Consp Sci* 38:73—77
55. Kihara H (1951) Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations. *Cytologia* 16:117—193
56. Kihara H (1967) Cytoplasmic male sterility in relation to hybrid wheat breeding. *Züchter* 37:86—93
57. Kihara H, Muramatsu M (1955) A supernumerary trivalent chromosome in one substitution wheat strain and its manifestations, I. *Jpn J Genet* 30:173
58. Kihara H, Tsunewaki K (1966) Basis studies on hybrid wheat breeding, carried out at the National Institute of Genetics. *Seiken Zihō* 18:55—63
59. Kihara H, Tsunewaki K (1967) Genetic principles applied to the breeding of crop plants. In: Brink RA (ed) *Heritage from Mendel*. Univ Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, pp 403—418
60. Krupnov VA (1968) Genic male sterility in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Sov Genet* 4:1300—1305
61. Livers RW (1964) Fertility restoration and its inheritance in cytoplasmic male sterile wheat. *Science* 144:420
62. Livers RW, Heyne EG (1968) Hybrid vigour in hard red winter wheat. *Proc 3rd Internat Wheat Genetic Symp, Canberra*, pp 431—436
63. Lucken KA, Maan SS (1967) Effect of genotype and environment on fertility restoration of cytoplasmically male sterile wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agron Abstr* 167:14
64. Maan SS (1973a) Cytoplasmic male sterility and male fertility restoration systems in wheat. *Proc Symp Genet Breed Durum Wheat, Bari (Italy)*, pp 117—138
65. Maan SS (1973b) Cytoplasmic variability in *triticeae*. *Proc 4th Int Wheat Genet Symp, Columbia, Mo*, pp 367—373
66. Maan SS (1973c) Cytoplasmic and cytogenetic relationships among tetraploid *Triticum* species. *Euphytica* 22:287—300
67. Maan SS (1975a) Cytoplasmic variability and speciation in *Triticeae*. In: Wal MK (ed) *Prairie: A multiple view*. Univ North Dakota Press, Grand Forks, North Dakota, pp 255—281
68. Maan SS (1975b) Exclusive preferential transmission of an alien chromosome in common wheat. *Crop Sci* 15:287—292
69. Maan SS (1976a) Cytoplasmic homology between *Aegilops squarrosa* L. and *Ae. cylindrica* Host. *Crop Sci* 16:757—761
70. Maan SS (1976b) Alien chromosome controlling sporophytic sterility in common wheat. *Crop Sci* 16:580—583
71. Maan SS (1978a) Cytoplasmic relationships among the D- and M-genome *Aegilops* species. *Proc 5th Int Wheat Genet Symp, New Delhi*, pp 231—260

72. Maan SS (1978b) Cytoplasmic control of cross-incompatibility and zygotic and sporophytic sterility in interspecific hybrids. Proc VIII Eucarpia Congr, Madrid, Spain, pp 201—214
73. Maan SS (1980) Alteration of sporophytic sterility mechanism in wheat. J Hered 71:75—82
74. Maan SS, Lucken KA (1968) Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in *Triticum* L. I. Effects of aneuploidy. II. Male sterility-fertility restoration systems. Proc 3rd Int Wheat Genet Symp, Canberra, pp 135—140
75. Maan SS, Lucken KA (1970) Interaction of *Triticum boeoticum* cytoplasm and genomes of *T. aestivum* and *T. durum*: Restoration of male fertility and plant vigour. Euphytica 19:498—508
76. Maan SS, Lucken KA (1971) Male-sterile wheat with rye cytoplasm. J Hered 62:353—355
77. Maan SS, Lucken KA (1972) Interacting male sterility-male fertility restoration systems for hybrid wheat research. Crop Sci 12:360—364
78. Mihaljev I (1976a) The influence of some factors on the fertility restoration in cytoplasmic male sterile wheat lines. Agric Consp Sci 38:79—84
79. Mihaljev I (1976b) Testing of common wheat varieties for fertility restoration ability in *T. timopheevi* cytoplasmic male sterile lines. Agric Consp Sci 38:67—72
80. Miller JF, Lucken KA (1976) Hybrid wheat seed production methods for North Dakota. Crop Sci 16:217—221
81. Miller JF, Schmidt JW (1970) Inheritance of genes controlling male fertility in two different lines of wheat. Agron Abstr 1970:23
82. Miller JF, Rogers KJ, Lucken KA (1975) Effect of field production techniques on hybrid wheat seed quality. Crop Sci 15:329—332
83. Miri RK, Amawate JS, Jain HK (1970a) *T. timopheevi* system of cytoplasmic-genetic male sterility and fertility restoration for the development of hybrid wheat. Indian J Genet Plant Breed 30:383—394
84. Miri RK, Amawate JS, Jain HK (1970b) NP839, NP883 and NP880: new sources of fertility restoration in male sterile wheat. Wheat Inf Serv (Kyoto) 31:9—11
85. Mukai Y, Tsunewaki K (1979) Basic studies on hybrid wheat breeding. VIII. A new male sterility-fertility restoration system in common wheat utilising the cytoplasm of *Aegilops kotschy* and *Ae. variabilis*. Theor Appl Genet 54:153—160
86. Mukai Y, Maan SS, Panayotov I, Tsunewaki K (1978) Comparative studies of the nucleus-cytoplasm hybrids of wheat produced by three research groups. Proc 5th Int Wheat Genet Symp, New Delhi, pp 282—292
87. Oehler E, Ingold M (1966) New cases of male-sterility and new restorer source in *T. aestivum*. Wheat Inf Serv (Kyoto) 22:1—3
88. Panayotov I (1980) New cytoplasmic male sterility sources in common wheat: their genetical and breeding considerations. Theor Appl Genet 56:153—160
89. Pugsley AT, Oram RN (1959) Genic male sterility in wheat. Austr Plant Breed Genet Newslett 14:10—11
90. Rai RK (1978) Influence of the male sterility (*Triticum timopheevi* Zhuk. cytoplasm) on F1 seed in common wheat. Proc 5th Int Wheat Genet Symp, New Delhi, pp 299—305
91. Rajki E, Rajki S (1966) Research work on hybrid wheat at Martonvásár. Acta Agron Acad Sci Hung 15:199—214
92. Robertson LD, Curtis BC (1967) Monosomic analysis of fertility-restoration in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Crop Sci 7:493—495
93. Rogers JS, Edwardson JR (1952) The utilisation of cytoplasmic male-sterile inbreds in the production of corn hybrids. Agron J 44:8—13
94. Rooney LW, Gustafson CB, Porter KB (1969) Influence of *Triticum timopheevi* cytoplasm on the quality of wheat (*Triticum aestivum* L.). Crop Sci 9:431—435
95. Rowell PL, Miller DG (1971) Induction of male sterility in wheat with 2-chloroethylphosphonic acid (Ethrel). Crop Sci 11:629—631
96. Rowell PL, Miller DG (1974) Effect of 2-chloroethylphosphonic acid (ethephon) on female fertility of two wheat varieties. Crop Sci 14:31—34

97. Ryu Endo T, Tsunewaki K (1975) Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm. *J Hered* 66:13—18
98. Sage GCM (1972) The inheritance of fertility restoration in male-sterile wheat carrying cytoplasm derived from *Triticum timopheevi*. *Theor Appl Genet* 42:233—243
99. Sasakuma T, Mann SS, Williams ND (1978) EMS-induced male-sterile mutants in euplasmic and alloplasmic common wheat. *Crop Sci* 18:850—853
100. Schmidt JW (1966) Research on male-sterility and male-fertility restoration in wheat. *Seiken Zihô* 18:76
101. Schmidt JW, Johnson VA, Maan SS (1962) Hybrid wheat. *Nebr Exp Stn Q* 9:9
102. Schmidt JW, Johnson VA, Morris MR, Mattern PJ (1971) Cytoplasmic male sterility and fertility restoration. *Seiken Zihô* 22:113—118
103. Sears ER (1966) Nullisomic—tetrasomic combinations in hexaploid wheat. In: Riley R, Lewis KR (eds) *Chromosome manipulations and plant genetics*. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp 29—45
104. Sears ER (1972) Chromosome engineering in wheat. *Stadler Symp* 4:23—38
105. Stephens JC, Holland RF (1954) Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production. *Agron J* 46:20—23
106. Tahir ChM (1970) Distribution of fertility-restoring genes in hexaploid wheats for *Ae. ovata* and *T. timopheevi* cytoplasm. I. *Jpn J Breed* 20:1—6
107. Tahir ChM, Tsunewaki K (1969) Monosomic analysis of *Triticum spelta* var. *duhamelianum*, a fertility restorer for *T. timopheevi* cytoplasm. *Jpn J Genet* 44:1—9
108. Tahir ChM, Tsunewaki K (1971) Distribution of fertility-restoring genes in hexaploid wheats for *Ae. ovata* and *T. timopheevi* cytoplasm. II. *Jpn J Breed* 21:49—51
109. Talaat EH (1969) Chromosomal location of genes controlling pollen fertility restoration in three restorer lines of wheat PhD thesis, North Dakota State Univ, Fargo, North Dakota, p 58102
110. Tsunewaki K (1969) A proposal for the designation of nucleus-substitution lines and fertility-restoring genes in wheat. *Seiken Zihô* 21:27—30
111. Tsunewaki K (1974) Monosomic analysis of two restorers to the *Ae. caudata* and *Ae. umbellulata* cytoplasm. *Jpn J Genet* 49:425—433
112. Tsunewaki K, Mukai Y, Ryu Endo T (1978) On the descent of the cytoplasm of polyploid species in *Triticum* and *Aegilops*. *Proc 5th Int Wheat Genet Symp*, New Delhi, pp 261—281
113. Vries APH De (1971) Flowering biology of wheat, particularly in view of hybrid seed production — a review. *Euphytica* 20:152—170
114. Vries APH De (1972) Some aspects of cross-pollination in wheat (*Triticum aestivum* L.). 1. Pollen concentration in the field as influenced by variety, diurnal pattern, weather conditions and level as compared to the height of the pollen donor. *Euphytica* 21:185—203
115. Walpole PR, Morgan DG (1973) The effects of floret sterilisation on grain number and grain weight in wheat ears. *Ann Bot (London)* 37:1041—1048
116. Washington WJ, Maan SS (1974) Disease reaction of wheat with alien cytoplasm. *Crop Sci* 14:903—905
117. Wells DG, Lay CL (1970) Hybrid vigour in hard red spring wheat crosses. *Crop Sci* 10:220—223
118. Wienhues F (1968) Long-term yield analyses of heterosis in wheat and barley: variability of heterosis, fixation of heterosis. *Euphytica* 17: Suppl 1, 49—62
119. Wilson JA (1962) Dekalb Agric Assoc Inc Contr Annu Wheat Newslett 9:28—29
120. Wilson JA (1968a) Problems in hybrid wheat breeding. *Euphytica* 17: Suppl 1:13—33
121. Wilson JA (1968b) Hybrid wheat developments with *T. timopheevi* Zhuk. derivatives. *Proc 3rd Int Wheat Genet Symp*, Canberra, pp 423—430
122. Wilson JA, Bequette RK (1976) Commercial breeding of southern hard red winter wheat. *Abstr Cereal Foods World* 21:125
123. Wilson JA, Ross WM (1961) Cross-breeding in wheat, *Triticum aestivum*.

- I. Frequency of the pollen restoring character in hybrid wheat having *Aegilops ovata* cytoplasm. Crop Sci 1:191—193
124. Wilson JA, Ross WM (1962) Male sterility intraction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm. Wheat Inf Serv (Kyoto) 14:29
125. Wilson JA, Villegas E (1966) Genetic interactions for the hybridisation of wheat and their effect upon quality. Cereal Sci Today 11:306—309
126. Wilson JA, Wilson JA, Schmidt HJ (1980) Full-dwarf x semi-dwarf hybrid wheats. Proc 3rd Int Wheat Conf, Madrid, Spain, pp 210—214
127. Yen FS, Evans LE, Larter EN (1969) Monosomic analysis of fertility restoration in three restorer lines of wheat. Can J Genet Cytol 11:531—546
128. Young RM (1974) A wheat fertility restoring gene. Austr Plant Breed Genet Newslett 24:69—70
129. Zeller FJ, Baier AC (1973) Substitution des Weizenchromosomenpaares 4A durch das Roggenchromosomenpaar 5R in dem Weißenstephaner Weizenstamm W70a 86 (Blaukorn). Z Pflanzenzüchtg 70:1—10
130. Zeven AC (1967) Transfer and inactivation of male sterility and sources of restorer genes in wheat. Euphytica 16:183—189
131. Zeven AC (1972) Plant density effect on expression of heterosis for yield and its components in wheat and F1 versus F3 yields. Euphytica 21:468—488

ГЕТЕРОЗИС И ПРОИЗВОДСТВО ГИБРИДНЫХ СЕМЯН ЗЛАКОВЫХ КОРМОВЫХ ТРАВ

Г. Кобэб *

5.1. Введение

Лучший способ использования гетерозиса у сельскохозяйственных культур — производство F_1 чистых гибридов, обладающих высокой степенью гетерозиготности. Однако, когда развитие селекции злаковых кормовых трав только начиналось, селекционеры не имели возможности вкладывать слишком много денег и труда. В те времена фермеры еще не могли понять преимуществ, скрытых в сорте, поэтому не были готовы к тому, чтобы покупать дорогостоящие семена кормовых трав. В начале развития селекции злаковых кормовых трав не представлялось возможным копировать удачные селекционные схемы, позволявшие селекционерам, занимающимся кукурузой, создавать высокоурожайные гибридные сорта. Однако, после того как различными авторами был описан метод массового скрещивания, сорта, известные как синтетики, очень легко можно было создать и у трав [33, 63, 66]. Использование массового анализирующего скрещивания давало возможность селекционеру отбирать клоны с хорошей общей комбинационной способностью. Из этих генотипов обычно формируют начальное поколение (Syn_0), а семена любого последующего поколения уже можно продавать фермеру. Однако при применении этого метода используется только небольшая доля гетерозиса. Многие сегодняшние сорта — синтетики. Тем не менее селекционеры и ученые стремились к использованию гетерозиса в более полной мере.

Для осуществления программы по гибридизации необходимы два условия: во-первых, наличие эффекта гетерозиса и, во-вторых, существование реальной возможности для производства гибридных семян в промышленных масштабах без дополнительных финансовых затрат. Очевидно, нелегко измерить гетерозис у злаковых трав и определить параметры для специфических фермерских систем, основанных на его применении. Более того, проявление гетерозиса, распознаваемого фенотипически, зависит от условий среды [6]. Вплоть до сегодняшнего дня многие исследователи вынуждены заниматься установлением гетерозисных эффектов у различных родов и видов кормовых трав. В разделе 5.2 будут изложены некоторые из наиболее важных результатов этой рабо-

* G. Kobabe, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Universität Göttingen, 3400 Göttingen/FRG.

ты. В разделе 5.3 подробно будут описаны более или менее перспективные способы производства семян гибридов первого поколения.

5.2. Гибридная мощность злаковых кормовых трав

Почти у всех возделываемых видов кормовых трав исследовались гетерозисные эффекты, до какой степени у F_1 гибридов может ожидатьсся дополнительный вегетативный рост. Результаты предварительных опытов с ежой сборной (*Dactylis glomerata*) показали, что у этого вида проявление гибридной мощности наблюдается при скрещивании различных сортов. Однако повышение урожайности не сохраняется очень долго. Значительно более высокий урожай удавалось получать лишь только в первые годы после посева. Еще в одном эксперименте потомство F_1 испытывали в различных условиях среды: разреженный посев (в условиях обработки) и посев в смеси с костром безостым и клевером луговым (в условиях задернованности). По всем важнейшим показателям уже в первый год наблюдалось явное улучшение как в условиях задернованного травостоя, так и в условиях пахотной обработки почвы. Однако проявление гибридной мощности в разреженном посеве наиболее ярко выражено. На второй год в условиях пахотной обработки почвы различия между гибридами и материнским родителем становились незначительными, тогда как в условиях задернованного травостоя за 4 года прирост вегетативной массы гибрида постоянно увеличивался и достигал 10—32 % [65]. Полученные данные указывают на то, что на проявление гибридной мощности у ежи сборной, по-видимому, в значительной степени оказывают влияние возраст травостоя, а также условия роста и развития. Эти же выводы были проверены в условиях Австралии, где летом урожайность F_1 гибридов между родителями североевропейского и средиземноморского происхождения была средней между урожайностями последних. Однако зимой эти гибриды в значительной мере превосходили обоих родителей [46].

Фостер [29, 30, 31] занимался изучением гибридной мощности у *Lolium perenne* в условиях Северной Ирландии. Было проведено скрещивание шести родительских сортов различного происхождения. Пятнадцать гибридных популяций F_1 были сформированы двумя способами: в одном случае парные скрещивания дали чистые межсортовые гибридные семена (H_{100}), а в другом — семена двух популяций смешали, а затем высели, и с этого посева теоретически было получено до 50 % семян F_1 (H_{50}). Полученные семена были высели осенью. Часть проростков высаживалась в поле (60×60 см) в условиях отсутствия конкуренции. Другую часть высадили (3×3 см) в рамы, установленные бок о бок в бороздах на глубине 30 см, чтобы имитировать условия задернованного травостоя. В опыте использовались различные типы почв и вносились различные удобрения. Результаты этих обширных

экспериментов с разреженным посевом показали, что в среднем значительной прибавки урожая популяции F_1 не дают, хотя в отдельных случаях и можно было наблюдать, как по общему урожаю вегетативной массы они превосходили родительские формы на 25 и 31 %. Аналогичные результаты были получены и в условиях полузадернованного травостоя. В то же время гибриды H_{100} на разреженном участке характеризовались более высокой урожайностью, чем их родители и соответствующие гибриды H_{50} . Не удалось установить различий между H_{50} и H_{100} в условиях мелкоделяночных опытов с задернованным травостоем. Тем не менее F_1 отдельных межсортовых гибридов все же проявляло гетерозис. Более того, гибриды, по-видимому, более стабильны по продуктивности, чем их негибридные родительские сорта. Эти эксперименты наводят на мысль, что проявление гибридной мощности у *Lolium perenne* зависит от специфических условий и приемов возделывания.

Все же следовало бы, вероятно, с помощью селекционной программы по гибридизации при условии ее выполнения проводить улучшение наиболее важных для фермера признаков. В качестве большей части родительских форм гибридных скрещиваний, проводившихся в экспериментах, упомянутых в литературе, брались в большей или меньшей степени гетерозиготные сорта, популяции или отселектированные линии и клоны.

Но конечно, представляется возможным, когда самонесовместимость оказывается неполной, создавать инбредные линии и у кормовых трав [67]. В Западной Германии посредством повторного искусственного опыления было сформировано множество инбредных линий *Lolium multiflorum*. Позже эти линии скрещивали с различными стерильными клонами. За 5 лет было получено приблизительно 850 потомков F_1 , высевавшихся для оценки продуктивности на маленьких и стандартных делянках в трех повторностях. Несмотря на то что проявление значительных гетерозисных эффектов в условиях посева рядами было очевидным, в целом размах изменчивости гибридной мощности по выходу сухой массы по сравнению с лучшими рыночными сортами оказался недостаточно большим. Недостаточно высокий прирост надземной массы растений, вероятно, обусловлен близким родством генотипов, сформированных исключительно из сортов и линий райграса итальянского. Можно предположить, что все рыночные сорта в большей или меньшей степени имеют родственные связи. Более того, необходимо учитывать, что материнские стерильные растения не были инбредными формами, поэтому все полученные комбинации имели структуру $I_0 \times I_{3-5}$. По всей вероятности, 850 комбинаций недостаточно для определения специфической комбинационной способности [49].

Генетический анализ гетерозиса у *Lolium multiflorum* был проведен несколько лет назад. Помимо других изучались следующие показатели: число генеративных и вегетативных побегов на разных этапах развития, длина, ширина и площадь поверхности

отдельных листьев и сухая масса побегов. В потомстве F_1 по всем измеряемым признакам листьев гетерозис не наблюдался. Однако все количественные показатели побегов и сухой массы растений свидетельствовали о наличии значительной гибридной мощности. На начальных этапах развития растений гибридная мощность, очевидно, обуславливается активностью комбинации благоприятных генов. На более поздних этапах, вероятно, большее значение приобретает неаллельное взаимодействие [26].

Заслуживают внимания не только внутривидовые скрещивания, но также и межвидовые комбинации скрещиваний, которые могут служить средством улучшения урожайности и качественных признаков у кормовых трав. В Германской Демократической Республике было проведено изучение более чем 2000 первых поколений межродовых и межвидовых гибридов *Lolium* и *Festuca*. У некоторых потомств F_1 удалось наблюдать усиление роста вегетативной части растений. Высокие гибридные эффекты также были получены в случаях, когда комбинируемые родительские формы имели различный набор хромосом, как, например:

<i>Festuca pratensis</i>	$2n=14 \times Lolium multiflorum$	$2n=28$
<i>Festuca pratensis</i>	$2n=28 \times Lolium multiflorum$	$2n=28$
<i>Festuca gigantea</i>	$2n=42 \times Festuca arundinacea$	$2n=42$
<i>Lolium multiflorum</i>	$2n=14 \times Festuca pratensis$	$2n=28$
<i>Lolium multiflorum</i>	$2n=14 \times Festuca arundinacea$	$2n=42$

Интересно отметить, что ожидаемые гибридные эффекты у межвидовых комбинаций, как правило, выше, чем таковые у внутривидовых комбинаций [38]. В специальных скрещиваниях между *Festuca pratensis* и *Lolium multiflorum* на второй год лучших F_1 гибридов превосходили по урожайности *Lolium multiflorum* на 40 % [55]. Несколько лет назад были получены сходные результаты [43, 45, 68]. Однако, поскольку производство гибридов первого поколения в то время не получило должного распространения, целью этих ранних исследований было создание нового типа кормовых трав путем отбора после скрещивания некоторых видов и, если необходимо, искусственное восстановление фертильности с помощью удвоения набора хромосом.

У тропических и субтропических видов кормовых трав после комбинаций нескольких родительских генотипов гибридная мощност более выражена, чем у видов, возделываемых в зонах умеренного климата. Например, гетерозис по урожайности кормовой массы у проса африканского (*Pennisetum typhoides*) — давно установленный факт. Гибриды F_1 , полученные при скрещивании инбредных линий, дали на 50 % и выше кормовой массы, чем просо посевное. В других экспериментах такие гибриды превосходили по урожайности соответствующие инбредные линии на 61 %. В среднем рост гибридов у проса африканского, очевидно, связан с гетерозиготностью селекционного материала. Результа-

ты этих экспериментов указывают на то, что эпистаз проявляется тогда, когда гибридная мощность наблюдается у потомства F_1 [11, 13, 17]. Аналогичные данные были получены для видов *Cynodon* (свиного пальчатого), *Paspalum* (гречки заметной) и др. Поскольку биологические особенности некоторых видов позволяют получать гибридные семена F_1 в промышленных масштабах, уже несколько сортов F_1 этих культур, о чем будет упомянуто в следующем разделе, было реализовано.

5.3. Возможные методы производства F_1 гибридов злаковых кормовых трав

Теоретически существует несколько методов получения гибридов первого поколения. Правильный выбор зависит от биологических особенностей и системы размножения видов, включенных в селекционную программу по созданию гибридов. Кормовым травам, используемым селекционерами для получения сорта F_1 и размножения семян в больших масштабах, присущи различные биологические признаки: апомиксис, несовместимость, мужская стерильность и т. д. По-видимому, некоторые из них служат хорошим средством для получения сортов F_1 у кормовых трав.

5.3.1. Апомиксис

Апомиксис обычно включает в себя все существующие формы бесполого размножения. Однако фактически используются лишь две формы: вегетативное размножение и все виды агамоспермии.

5.3.1.1. Вегетативное размножение

Легко получить гибриды при нормальном протекании полового размножения у растений и при возможности быстро размножать их вегетативно. Такая селекционная схема проста: после получения подлинных гибридов, генотипы F_1 должны быть размножены вегетативно. К известным примерам относятся гибриды слоновой травы (*Pennisetum purpureum*), *P. purpureum* $\times$ *P. typhoideum* и гибрид F_1 между *Cynodon transvalensis* и *C. dactylon*, зарегистрированный в 1956 г. [12, 39]. С другой стороны, хотя вегетативное размножение проводить нетрудно, часто оно оказывается более дорогостоящим и менее удобным, чем размножение семенами. Поэтому оно реально осуществимо только там, где генетическое улучшение в значительной степени оправдывает дополнительные материальные затраты.

5.3.1.2. Агамоспермия

Еще одним видом бесполого размножения является агамоспермия. При этом виде размножения семена образуются при отсутствии нормально протекающего процесса оплодотворения, и в

результате генотипы таких семян оказываются идентичными генотипу материнского растения. В тех случаях, когда полового размножения не происходит, улучшение любого вида растений с помощью методов селекции невозможно. Большинство субтропических трав — это облигатные апомикты: *Panicum maximum*, *P. notatum*, *Melinis minutiflora*, *Urochloa mosambicensis* и *Heteropogon contortus* [14].

Тем не менее облигатный апомиксис нарушается [16] при скрещиваниях женских ауотетраплоидных растений гречки заметной (*Paspalum notatum*) с половым типом размножения с мужскими, имеющими общее происхождение, либо у некоторых других родов и видов агамоспермия бывает несовершенной. Следовательно, растения с факультативным апомиксисом могут быть использованы в селекции [1, 3, 4, 22; 23]. Гибридную мощность используют при обычном сборе урожая семян у апомиктических гибридов для постоянного закрепления гетерозиса.

По мнению Харлана [38], в роде *Bothriochloinae* можно легко создать гибридный сорт F_1 , поскольку апомиксис в этом роде преобладает: «Когда подобраны подходящие родительские пары, остается лишь скрестить любой апомикт с факультативным апомиктом или же апомикт с любым растением, размножающимся половым путем, в результате чего можно получить мощные апомиктические гибриды. Восстановить апомиксис почти не представляет затруднений, несмотря на то, что у гибридов, полученных с участием многих родительских пар, наблюдается тенденция к стерильности или низкой завязываемости семян». Перед гибридизацией обязательно следует проводить кастрацию факультативных апомиктов, а опылять необходимо большое число колосков. В другом апомиктическом роде, например *Paspalum notatum*, агамоспермия — рецессивный признак [16]. В таких случаях для получения апомиктического гибрида, удовлетворяющего поставленным условиям, требуется провести большее число скрещиваний и отборов.

Поскольку у кормовых трав существует множество типов апомиктических систем, первым шагом в выполнении селекционной программы по созданию гибридов должно стать всестороннее исследование этого комплекса. Большинство апомиктических типов трав — полиплоиды, поэтому наследование агамоспермии не подчиняется простому правилу наследования признаков [35, 36, 37, 39]. За последние годы было предпринято несколько удачных попыток использовать агамоспермию для закрепления гетерозисного эффекта у апомиктических гибридов *Eragrostis* [64], *Poa* [57], *Panicum* [60], *Andropogon* [58], *Pennisetum* [61] и *Cenchrus* [5].

5.3.2. Несовместимость

У многих видов *Gramineae* несовместимость препятствует самооплодотворению. Инглэнд [27] описывает метод, основанный на использовании такой системы. У *Festuca pratensis* генетический

контроль самонесовместимости осуществляется, вероятно, двумя независимо наследуемыми и мультиаллельными локусами (S и Z) [49, 51]. У *Lolium perenne*, по-видимому, существует не менее двух локусов, контролирующих признак несовместимости [41]. Ввиду того что механизм несовместимости далек от совершенства, при самоопылении можно получить небольшое количество жизнеспособных семян. В потомстве генотипа $S_1S_2Z_1Z_2$, образовавшегося в результате самоопыления, произойдет расщепление на 9 различных генотипов (табл. 5.1). От этого поколения I_1 возникнет популяция A_1 .

5.1. Распределение частот генотипов в поколении I_1 и его потомстве A_1 (по [27], с изменениями)

Женский генотип I_1	Частота I_1	Частота генотипов поколения A_1 внутри каждого женского генотипа I_1				
		$S_1S_1Z_1Z_1$	$S_1S_2Z_1Z_1$	$S_1S_2Z_1Z_2$	$S_1S_2Z_2Z_2$	$S_2S_2Z_1Z_2$
$S_1S_1Z_1Z_1$	1/16	1/3	1/3	1/3		
$S_1S_1Z_1Z_2$	1/8		1/4	1/2	1/4	
$S_1S_1Z_2Z_2$	1/16	1/3		1/3	1/3	
$S_1S_2Z_1Z_1$	1/8	1/4		1/2		1/4
$S_1S_2Z_1Z_2$	1/4					
$S_1S_2Z_2Z_2$	1/8	1/4		1/2		1/4
$S_2S_2Z_1Z_1$	1/16		1/3	1/3		1/3
$S_2S_2Z_1Z_2$	1/8		1/4	1/2	1/4	
$S_2S_2Z_2Z_2$	1/16			1/3	1/3	1/3
Общая частота генотипов поколения A_1 , взвешенных по родительским частотам I_1		0,139	0,139	0,444	0,139	0,139

Девять различных генотипов можно разделить на три группы: гетерозиготные по обоим локусам (hom^0), гомозиготные по одному локусу (hom^1) и, наконец, гомозиготные по обоим локусам (hom^2). На практике ожидается, что уже в поколении A_2 частота генов стабилизируется ($0,5 hom^0$ и $0,5 hom^1$). Однако, когда в расщеплении участвуют четыре локуса, равновесие составляет $0 hom^4$, $0,16 hom^3$, $0,40 hom^2$, $0,34 hom^1$ и $0,10 hom^0$; подобная же ситуация складывается и в поколении A_3 . Поскольку каждая из генотипических групп совместима с некоторой порцией пыльцы из своей популяции, получить 100 %-ные гибридные семена становится невозможным. Тем не менее так называемая «внутрипопуляционная совместимость» может быть точно рассчитана, а доля аутбредных семян, образовавшихся в таких популяциях, может быть предсказана заранее. Для двух локусов эта доля составляет 0,83, для трех — 0,72 и для четырех — 0,64. Если участвует восемь локусов, ответственных за предотвращение самоопыления, эта величина становится почти равной таковой у популяций, не имеющих системы несовместимости.

После совместного высева двух соответствующих родительских популяций, отобранных для получения семян F_1 , определенная доля убранных с поля семян будет негибридной. Предполагается, что из этих семян будут развиваться лишь слабые растения, которые вскоре после прорастания погибнут. Тем не менее размножить инбредные линии hom^0 , необходимые для формирования популяции A , нелегко. Способы изоляции при этом должны быть идеальными, иначе любое чужеродное пыльцевое зерно, попавшее в зону изоляции (ввиду того, что эти самостерильные растения в любом случае предпочтут пыльцу из другого источника), оплодотворит инбредные особи.

Родительские клоны *Cynodon* с высокой степенью самонесовместимости можно размножать без больших материальных затрат. Позднее их объединяют в поле при посеве чередующимися полосами. Все семена, убранные с этого поля, могут быть проданы как чистые гибридные семена F_1 [9, 12]. Такой гибрид гречки заметной (*Paspalum*) уже был зарегистрирован в 1958 г. [42]. Для того чтобы получить в большом количестве гибридные семена *Phalaris*, Мак-Уильямс [52] использовал самонесовместимость, объединив два отобранных клона.

5.3.3. Мужская стерильность

Предложение об использовании мужской стерильности в выведении гибридов кормовых трав кажется очень заманчивым и служит своего рода вызовом для ученых. Феномен мужской стерильности нельзя считать какой-то редкой ботанической аномалией. Напротив, трудно назвать такую сельскохозяйственную культуру, у которой бы отсутствовала мужская стерильность или этот признак нельзя было бы индуцировать скрещиванием или с применением мутагенов. Эта аномалия, возникающая в соцветиях высших растений, обнаружена также и у нескольких видов злаков — ежи сборной (*Dactylis*) [20, 28, 53], тимофеевки (*Phleum*) [44, 62], овсяницы (*Festuca*) [7], райграса (*Lolium*) [7, 56, 70], суданской травы (*Sorghum*) [24], проса африканского (*Pennisetum typh.*) [10] и т. д.

Если имеется два генотипа, обладающих высокой специфической комбинационной способностью, необходимо, чтобы одна родительская форма была стерильной, а другая — фертильной. Затем обе родительские формы следует высадить в поле чередующимися полосами. После цветения фертильные растения-опылители должны быть скошены. Затем все семена, образовавшиеся на стерильных генотипах, убирают. Из них формируется подлинный сорт F_1 . Эти стерильные растения необходимо размножать в условиях изоляции с помощью закрепителя стерильности, т. е. генотипа, дающего чистое с мужской стерильностью потомство при скрещивании со стерильным растением. Это теоретически, а как обстоит дело на практике?

В 1965 г. Кристи и др. [21] рассчитали посевную площадь, необходимую для получения гибридов с использованием мужской стерильности, сравнив это с традиционными методами селекции синтетиков. Они предложили способы получения двойных и простых гибридов с помощью вегетативно размноженных клонов, а также инбредных линий, размноженных семенами. Необходимым условием для выполнения такого рода селекционных схем является наличие цитоплазматически наследуемой мужской стерильности. Если планируется создание двойных гибридов, то нужно иметь, по крайней мере, один ядерный ген, способный восстанавливать фертильность. В то же время, для получения простых гибридов нет необходимости в этом особом генетическом факторе, поскольку фермеры заинтересованы не в семенах, а в выходе зеленой массы кормовых злаковых трав.

Общепринято, что признак мужской стерильности во многих случаях обусловлен нарушениями нормального взаимодействия между цитоплазмой и ядерными генами при отсутствии тесного родства между ними. Поэтому, если в природе не удастся обнаружить растение с мужской стерильностью, следует предпринять попытки к созданию такого признака искусственно посредством скрещивания различных видов, как, например, у суданской травы [24]. После проведения различных анализирующих скрещиваний можно убедиться в том, что от одного до трех генов взаимодействуют с цитоплазмой. Иногда стерильность модифицируется экологическими факторами. Когда стало очевидным, что при использовании гибридов урожай семян *Sorghum* заметно увеличивается, внимание селекционеров было направлено на выведение двух разновидностей этой культуры: для скормливания зеленой массы и для заготовки корма. В результате уже в 1961 г. был выпущен для промышленного использования гибридный сорт суданской травы [25].

Не исключено, что подобная ситуация может сложиться и с просом африканским (*Pennisetum typhoides*). Поскольку это растение также перспективно для использования в качестве кормовой культуры, восстанавливать фертильность у него необходимо только тогда, когда его следует убирать на зерно. Впервые цитоплазматическая мужская стерильность была обнаружена у проса африканского зимой 1955/56 г. в штате Джорджия (США) [10]. Позднее удалось выявить дополнительные источники цитоплазматической мужской стерильности, возникающей в результате взаимодействия цитоплазматического фактора и ядерного рецессивного гена *ms*; каждый из этих источников несет соответствующий ген [15].

Селекционная работа с гибридами проса африканского проходила достаточно быстро. Через 10 лет после того, как было установлено, что мужская стерильность у этой культуры контролируется цитоплазматическими генами, в Индии удалось создать для промышленного возделывания гибрид, идущий на зерно. В результате проведенных экспериментов были получены гибри-

ды, которые также могут использоваться на корм. Эта задача легковыполнима, поскольку просо африканское удовлетворяет всем требованиям, необходимым для успешного осуществления селекционной программы по созданию гибридов [17].

Менее обнадеживающим оказалось практическое использование мужской стерильности у кормовых многолетних злаковых трав, имеющих важное хозяйственное значение в зонах умеренного климата, таких, как Европа. Несмотря на то что почти у всех видов трав, возделываемых в этом регионе, удалось обнаружить стерильные растения, только у *Lolium* была предпринята серьезная попытка получить зарегистрированный гибридный сорт.

У ежи сборной (*Dactylis glomerata*) мужская стерильность известна с 1931 г. [28]. Позднее, при систематических отборах, было обнаружено больше растений с мужской стерильностью [21]. Опытные гибридные образцы были получены от скрещивания клонов с мужской стерильностью с различными генотипами, взятыми в качестве опылителей [20]. Майерс [53] обнаружил, что у ежи сборной мужская стерильность контролируется одним цитоплазматическим фактором и одним доминантным геном. Поскольку это тетраплоидный вид, выраженность признака мужской стерильности у него различна, что, по всей вероятности, обусловлено числом доминантных аллелей в генотипе. Квадриплексные, триплексные и дуплексные типы стерильны, нуллиплексный фертилен, в случае симплексного типа растение либо стерильно, либо фертильно.

При изучении четырех отобранных клонов у тимофеевки луговой (*Phleum pratense*) было отмечено, что один или два рецессивных гена ответственные за проявление мужской стерильности [62]. При обработке семян химическими мутагенами можно индуцировать мужскую стерильность у ежи сборной. В поколениях M_3 в среднем удавалось получать 63 % растений с мужской стерильностью. Вполне вероятно, что искусственно индуцированная мужская стерильность контролируется цитоплазмой и двумя рецессивными аллелями одного соответствующего гена [50].

Более обнадеживающие результаты ожидаются у райграса (*Lolium* ssp.). Ницше [56] в Венгрии обнаружил у плевела многоцветкового (*Lolium multiflorum*) растение с мужской стерильностью, которое позже использовал для нескольких скрещиваний с райграсом пастбищным (*Lolium perenne*); это позволило утверждать, что мужская стерильность также обусловлена действием цитоплазматического фактора. Ряд ядерных генов, взаимодействующих между собой, точно пока неизвестен. Более того, как было показано у других видов, проявление признака мужской стерильности у *Lolium* зависит от условий окружающей среды [59]. В настоящее время успешно ведется научно-исследовательская работа, цель которой — разработка и осуществление надежной селекционной программы по созданию гибридов F_1 (Connolly, 1981, личное сообщение, [34] и др.).

У райграса пастбищного легко обнаружить стерильные расте-



Рис. 7. Производство гибридных семян F_1 у *Lolium* при посеве чередующимися полосами. (Фото С. У. Koehler.)

ния [49]. Эти генотипы затем можно быстро размножить вегетативно, особенно если растения постоянно скашивать до цветения. Тем не менее еще неизвестно, существует ли реальная возможность в будущем создать у этого вида подходящую линию-закрепитель. Предварительные результаты можно объяснить взаимодействием цитоплазматического фактора и одного главного рецессивного гена. Это позволяет надеяться, что все же будет получена линия, способная закреплять признак мужской стерильности.

Очевидно, что с растениями с мужской стерильностью *Lolium perenne* работать легче, чем с клонами райграса пастбищного. Недавно один голландский селекционер после обнаружения линии-закрепителя зарегистрировал настоящий гибрид F_1 из рода *Lolium*, полученный на основе мужской стерильности. В данном случае гибрид получен от скрещивания райграса пастбищного (родительская форма с мужской стерильностью) и плевела многоцветкового (опылитель). Эти родительские формы высевают чередующимися полосами (рис. 7) в поле. Совпадения сроков цветения удастся добиться с помощью специально разработанной системы скашивания трав ранней весной [2]. Пока еще нет полной уверенности, что при необходимости промышленного возделывания этих кормовых трав окажется возможным точный контроль признака мужской стерильности. В тех случаях, когда это не удастся, будет существовать риск проявления непостоянства

изменчивости, что, очевидно, на более продолжительный период времени будет препятствием для регистрации гибрида. Кроме того, дополнительные матеральные затраты селекционеров придется уже отнести за счет семеновода. Но, может быть, такой гибридный сорт имеет премиальную надбавку за «новизну».

Индукцирование мужской стерильности у кормовых трав с помощью химических препаратов пока не дало успешных результатов [30, 69]. Не исключена возможность, что будет найден надежный гаметоцид, что позволит селекционерам искусственно проводить кастрацию материнского материала.

Во избежание вышеупомянутых затруднений мы рассмотрим использование мужской стерильности для получения синтетиков, у которых несколько генотипов с хорошей комбинационной способностью объединяют в исходную форму *Syn*₀. Некоторые из этих генотипов должны быть стерильными. При выполнении определенных условий (особенно при наличии цитоплазматического типа наследования признака мужской стерильности) гетерозиготность семян, проданных фермеру, возможно, окажется более высокой, что приводит к проявлению несколько большей мощности растений, обусловленной гетерозисом по сравнению с традиционными синтетиками [47, 48].

5.3.4. Полугибриды

Некоторые из описанных методов имеют один главный недостаток. Объем работы, проделанной до того, как семеновод получит семена F_1 , довольно велик. Это приводит к значительному росту затрат на производство семян по сравнению с таковыми у обычных сортов и, следовательно, большая часть прибылей от гибридного сорта будет потеряна. Поэтому предложено получать гибридные семена при совместном высеве двух популяций, потомство которых после скрещивания проявляет гибридную мощность [8, 29, 31, 32, 54]. Эти популяции могут быть размножены в условиях изоляции общепринятым способом. Далее смесь семян от двух родительских форм высевают в поле в соотношении 1:1, где в естественных условиях происходит случайное перекрестное опыление. Семеновод никогда не заметит, что он выращивает растения, которые дадут гибридные семена. Тем не менее доля гибридных семян составит не более 50 %. Оставшаяся часть приходится на потомства родительских популяций. Чем в большей степени совпадают сроки цветения объединенных родительских форм, тем выше процент гибридов. Несмотря на кажущуюся простоту этой схемы, предложенной Фостером [30, 32] (а затраты при этом не выше тех, которые идут на создание традиционных синтетических сортов), собрать урожай семян, гибридных на 100 %, не представляется возможным. Однако это не следует расценивать как недостаток. Поскольку гибриды F_1 значительно сильнее, чем ослабленное потомство родительских форм, последние на ранней стадии своего развития после посева окажутся

угнетенными и до формирования травостоя большая часть негибридных растений элиминирует. Таким образом, 50 %-ная гибридная смесь семян (полугибрид) вырастет и даст урожай наравне со 100 %-ным гибридным сортом F_1 . Аналогичное явление удавалось наблюдать в отдельных родах многолетних кормовых злаковых трав [8, 18, 19].

Другим способом увеличения числа гибридных семян является использование различий в их размерах. Если анализ семян покажет, что гибридные семена злаковых трав больше по величине и тяжелее по массе, чем нормальные, то появится реальная возможность изменить соотношение гибридные/негибридные семена простым механическим разделением на фракции. Таким способом можно быстро удалять более легкие и мелкие внутримультипопуляционные компоненты. Более того, было показано, что у злаковых трав существует изменчивость по восприимчивости к гербицидам [72]. В дальнейшем предполагается получить гербицид, способный избирательно уничтожать потомства родительских популяций и оставлять только настоящие гибридные растения.

Несмотря на то что предлагаемая схема объединения двух популяций в виде смеси при исполнении совсем не кажется трудной, в ее адрес были сделаны серьезные замечания [71]. Очевидно, между 50 %-ным гибридным сортом F_1 и F_2 синтетика не существует различий. Взаимозаменяемым является только потомство, используемое для размножения. Средние показатели продуктивности полугибрида и синтетика, по-видимому, будут равны, что объясняется законами популяционной генетики. Если у диплоидного организма не происходит взаимодействия генов, одного поколения случайного скрещивания достаточно, чтобы достичь равновесия частот генотипов по отношению к любому единичному гену. Однако, если за проявление гибридной мощности ответственны генные взаимодействия, то вероятность повышения мощности в последующих поколениях синтетиков будет выше, чем у первого поколения полугибридов. Тем не менее у полиплоидов средняя урожайность в первом поколении может оказаться выше, поскольку у них для достижения равновесия генов требуется более одного поколения. Во всяком случае, не удастся доказать теоретически, что 50 %-ные гибридные сорта F_1 обладают заметным превосходством по сравнению с синтетиками, создаваемыми традиционными методами. В любом случае только результаты экспериментов могут показать, какой из этих двух методов использования гетерозисных эффектов в селекции кормовых трав окажется наилучшим.

5.4. Заключение

Несомненно, что кормовым злаковым травам присуще явление гетерозиса. Так, например, у растений, выращенных в разреженных условиях, более отчетливо проявляется гибридная мощность, чем у возделываемых в условиях конкуренции сплошного травост

стоя. Кроме того, степень увеличения прироста вегетативной массы растений зависит от степени гетерозиготности гибридов. В то время как производство гибридных семян у некоторых тропических и субтропических видов не доставляет затруднений, виды, возделываемые в зонах умеренного климата, все еще создают препятствия в осуществлении селекционных программ по созданию гибридов. Причина этого заключается и в том, что продуктивность сортов умеренных широт высока, а любой новый гибридный сорт привлечет внимание фермера только тогда, когда процент прибавки урожая этой новинки окажется значительно выше. Вероятно, гибриды F_1 попадают на рынок, когда в одном сорте важнее объединить ценные признаки двух родителей (видов) (например, высокую урожайность и устойчивость), чем повышать выход сухой массы.

Однако биологические свойства, используемые на практике для облегчения производства гибридных семян, пока еще не удается контролировать; также недопустимо, чтобы селекционные программы по созданию F_1 гибридов требовали бы продолжительного времени для их выполнения. Не следует упускать из виду и такой важнейший фактор, как стоимость семян. Любой фермер не согласится переплачивать за семена нового сорта, если прибыль от него не будет больше, чем от сортов, находящихся в данный момент на рынке. В этом и заключается проблема для селекционеров, согласившихся с Майерсом и решивших разработать смелую селекционную программу с целью лучшего использования гетерозиса в отличие от программ, применяемых при производстве обычных синтетических сортов.

5.5 Литература

1. Akerberg E, Nygren A (1959) *Poa pratensis, trivialis, palustris, compressa* und verwandte Arten. In: Kappert H, Rudolf W (eds) Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd IV, 2 Aufl. Parey, Berlin Hamburg, S 392—418
2. Anonym (1980) 55e beschrijvende rassenlijst voor landbouwgewassen. Wageningen, p 94
3. Bashaw EC (1962) Apomixis and sexuality in buffelgrass. *Crop Sci* 2:412—417
4. Bashaw EC (1974) The potential of apomictic mechanism in grass breeding. *Proc 12th Int Grassl Congr*, vol III, part 2, pp 698—704
5. Bashaw EC, Hovin AW, Holt EC (1970) Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding. *Proc 11th Int Grassl Congr*, pp 245—248
6. Breése EL, Hayward MD (1972) The genetic basis of present methods in forage crops. *Euphytica* 21:324—336
7. Burkert D, Schlenker R (1975) Pollensterilität bei *Lolium perenne* L und *Festuca pratensis* Huds. *Wiss Z Univ Rostock, Math Naturwiss* 24(7): 845—850
8. Burton GW (1948) The performance of various mixtures of hybrid and parent inbred pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *J Am Soc Agron* 40:908
9. Burton GW (1956) Utilization of heterosis in pasture plant breeding. *Proc 7th Int Grassl Congr*, pp 439—449
10. Burton GW (1958) Cytoplasmic male sterility in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Agron J* 50:230

11. Burton GW (1962) Registration of varieties of other grasses. *Crop Sci* 2:355—356
12. Burton GW (1965) Breeding better bermudagrasses. *Proc 9th Int Grassl Congr*, vol I, pp 93—96
13. Burton GW (1968) Heterosis and heterozygosis in pearl millet forage production. *Crop Sci* 8:229—230.
14. Burton GW (1970) Breeding subtropical species for increased animal production. *Proc 11th Int Grassl Congr*, pp A56—A63
15. Burton GW, Athwal DS (1967) Two additional sources of cytoplasmic male sterility in pearl millet and their relationship to Tift 23A. *Crop Sci* 7:209—211
16. Burton GW, Forbes I (1960) The genetics and manipulation of obligate apomixis in common bahia grass (*Paspalum notatum* Flugge). *Proc 8th Int Grassl Congr*, pp 66—71
17. Burton GW, Powell JB (1968) Pearl millet breeding and cytogenetics. *Adv in Agron* 20:49—89
18. Burton GW, Sprague GF (1961) Use of hybrid vigour in plant improvement. In: Hodgson RE (ed) *Germ plasm resources*. Publ Am Assoc Adv Sci 66, p 191
19. Charles AH (1964) Differential survival of cultivars of *Lolium*, *Dactylis*, and *Phleum*. *J Br Grassl Soc* 16:69
20. Christie BR (1973) Production of hybrid seed in grasses under isolation cages. *Can J Plant Sci* 53:135—136
21. Christie BR, Gamble EE, Tossel WE (1965) Using male sterility to produce grass hybrids. *Proc 9th Int Grassl Congr*, vol I, pp 195—199
22. Clausen J (1952) New bluegrass by combining and rearranging genomes of contrasting *Poa* species. *Proc 6th Int Grassl Congr*, vol I, pp 216—221
23. Clausen J (1961) Introgression facilitated by apomixis in polyploid *Poas*. *Euphytica* 10:87—94
24. Craigmiles JP (1961) The development, maintenance and utilization of cytoplasmic male-sterility for hybrid sudangrass seed production. *Crop Sci* 1:150—152
25. Craigmiles JP (1966) Utilization of heterosis in sudan-grass breeding. *Proc 10th Int Grassl Congr*, pp 801—803
26. Emara YA, Edwards KJR (1971) Developmental studies of heterosis and non-allelic interactions in *Lolium multiflorum*. *Heredity* 26:195—202
27. England FJW (1976) A possible method for the production of F_1 hybrid forage grasses. In: *Heterosis in plantbreeding*, Budapest. *Proc 7th Congr Eucarpia*, pp 169—172
28. Filion WG, Christie BR (1966) The mechanism of male sterility in a clone of orchard grass (*Dactylis glomerata*). *Crop Sci* 6:345—347
29. Foster CA (1971a) Interpopulational and intervarietal hybridization in *Lolium perenne* breeding: heterosis under non-competitive conditions. *J Agric Sci* 76:107—130
30. Foster CA (1971b) A study of the theoretical expectation of F_1 hybridity resulting from bulk interpopulational hybridization in herbage grasses. *J Agric Sci* 76:295—300
31. Foster CA (1971c) Interpopulational and intervarietal hybrids in *Lolium perenne*; heterosis under simulated sward conditions. *J Agric Sci* 76:401—410
32. Foster CA (1973) Prospects for the development of F_1 hybrid varieties of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and other herbage grasses. *J Agric Sci* 81:33—47
33. Frandsen HN (1940) Some breeding experiments with timothy. *Imp Agric Bur Joint Publ* 3:80—92
34. Gaue I (1980) Ms-based hybrid breeding in *Lolium perenne* L. *Proc 13th Int Grassl Congr*, vol I pp 435—437
35. Gröber K, Matzk F, Zacharias M (1974) Untersuchungen zur Entwicklung der apomiktischen Fortpflanzungsweise bei Futtergrasern. I. Art- und Gattungskreuzungen. *Kulturpflanze* 22:159—180
36. Gröber K, Matzk F, Zacharias M (1976) Untersuchungen zur Entwicklung der apomiktischen Fortpflanzungsweise bei Futtergräsern. I. Hybrideffekt und Fertilität von Art- und Gattungsbastarden. *Kulturpflanze* 24:349—364

37. Gröber K, Matzk F, Zacharias M (1978) Untersuchungen zur Entwicklung der apomiktischen Fortpflanzungsweise bei Futtergräsern. III. Beziehungen zwischen apomiktischer bzw. amphimiktischer Samenausbildung, vegetativer Leistung und Chromosomenzahl bei *Poa pratensis* L. Kulturpflanze 26:303—327
38. Gröber K, Matzk F, Zacharias M (1980) Hybrid effect and fertility in the F_1 generation of interspecific and intergeneric hybrids of *Lolium* and *Festuca*. Proc 13th Int Grassl Congr, vol I, pp 341—344
39. Harlan JR (1965) The use of apomixis in the improvement of tropical and subtropical grasses. Proc 9th Int Grassl Congr, vol I, pp 191—193
40. Hayman DL (1956) The genetical control of incompatibility in *Phalaris coerulescens*. Des Austr J Biol Sci 9:321—331
41. Hayward MD, Wright AJ (1971) The genetic control of incompatibility in *Lolium perenne* L. Genetica 42:414—421
42. Hein MA (1958) Registration of varieties and strains of grasses. Agron J 50:399—402
43. Hertzsch W (1961) Gattungskreuzungen zwischen den Gattungen *Festuca* und *Lolium*. C. Die F_1 -Bastarde, ihr Verhalten und ihr Aussehen. Z Pflanzenzüchtung 45:345—360
44. Jenkin TJ (1931) Imp Bur Plant Gen, Herb PlantBull 3:5—34
45. Jenkin TJ (1959) The ryegrasses (*Lolium* L.). In: Kappert H, Rudolf W (eds) Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd VII, 2 Aufl, Parey, Berlin Hamburg, pp 435—452
46. Knight R (1970) The seasonal growth of parents, hybrid and backcross generations in *Dactylis glomerata* L. Proc 11th Int Grassl Congr, pp 289—293
47. Kobabe G (1976) Problems of F_1 breeding in *Lolium multiflorum* Lam. Rep Meet Fodder Grass Sect Eucarpia, Roskilde, pp 43—45
48. Kobabe G (1978) Der Einfluß männlich steriler Genotypen auf den Heterozygoten-Anteil in synthetischen Sorten. Z Pflanzenzüchtung 81:149—158
49. Kobabe G (1982) Untersuchungen an Experimentalhybriden bei Weissem Weidelgras (*Lolium multiflorum* Lam.). Z Pflanzenzüchtung 88:265—277
50. Kuleshov G, Kremnina A, Korovina V (1980) Particularities regarding the manifestation of cytoplasmic male sterility in *Dactylis glomerata* L. Proc 13th Int Grassl Congr, pp 427—430
51. Lundquist A (1961) Self incompatibility in *Festuca pratensis* Huds. Hereditas 47:542—562
52. McWilliams JR (1974) Interspecific hybridization in *Phalaris*. Proc 12th Int Grassl Congr, vol III, pp 901—906
53. Myers WM (1946) Effects of cytoplasm and gene dosage on expression of male sterility in *Dactylis glomerata*. Genetics 31:225—226
54. Myers WM (1960) New development in forage crop breeding. Proc 8th Int Grassl Congr, pp 7—11
55. Netzband K, Wacker G (1980) Results of interspecific and intergeneric hybridization of *Lolium* L. and *Festuca* L. Proc 13th Int Grassl Congr, vol I, pp 345—347
56. Nitzsche W (1971) Cytoplasmatische männliche Sterilität bei Weidelgras (*Lolium* ssp.). Z Pflanzenzüchtung 65:206—220
57. Nitzsche W (1981) Interspecific hybrids between apomictic forms of *Poa palustris* L. x *Poa pratensis* L. Summaries of papers. Proc 14th Int Grassl Congr, p 41
58. Okoli BE, Olorode O (1981) Hybridization in *Andropogon gayanus*-A. *tectorum* (Gramineae) complex: Potential for pasture improvement. Summaries of papers. Proc 14th Int Grassl Congr, p 54
59. Rudloff E (1980) Investigation of male sterility in *Lolium perenne* L. as influenced by environmental conditions. Proc 13th Int Grassl Congr, vol I, pp 431—433
60. Savidan YH (1981) Genetics and utilization of apomixis for the improvement of guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.). Summaries of papers. Proc 14th Int Grassl Congr, p 53
61. Taliaferro CM, Bashaw ES (1966) Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. Crop Sci 6:473—476

62. Townley-Smith TF (1969) Inheritance and cytological studies of male sterility in timothy (*Phleum pratense* L.). Forage notes, Ottawa 14, No 1, p 11
63. Tysdal HM, Kiesselbach TA, Westover HL (1942) Alfalfa breed. Coll Agric Univ Nebraska, Agric Exp Stn Res Bull 124:1—46
64. Voigt PW, Burson BL (1981) Breeding of apomictic *Eragrostis curvula*. Summaries of papers. Proc 14th Int Grassl Congr, p 44
65. Voshchinin PA, Tomarjova VA (1966) Hybrid vigour as influenced by age and growth conditions. Proc 10th Int Grassl Congr, pp 723—749
66. Wellensiek SJ (1952) The theoretical basis of the polycross test. Euphytica 1:15—19
67. Wexelsen H (1952) The use of inbreeding in forage crop. Proc 6th Int Grassl Congr, vol I, pp 299—305
68. Wit F (1959) Hybrids of ryegrass and meadow fescue and their value for grass breeding. Euphytica 8:1—12
69. Wit F (1960) Chemically induced male sterility, a new tool in plant breeding? Euphytica 9:1—9
70. Wit F (1973) Cytoplasmic male sterility in ryegrasses (*Lolium* ssp.) detected after intergeneric hybridization. Euphytica 23:31—38
71. Wright AJ (1972) A theoretical appraisal of relative merits of 50 % hybrid and synthetic varieties of grasses. J Agric Sci 79:245—247
72. Wright CE (1966) Some implications of genotype-herbicide interactions in the breeding of *Lolium perenne*. Euphytica 15:229—238

Глава 6

ГЕТЕРОЗИС ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР

О. Х. Пирсон *

6.1. Введение

Проявление гибридной мощности у растений отмечается уже давно. Вероятно, первыми предложили использовать ее у овощных культур, в частности у огурца, Хэйес и Джонс [57]. Товарные гибриды баклажана F_1 использовались в Японии еще до 1935 г. [71]. Очевидные преимущества использования гибридной кукурузы в начале 20-х гг. способствовали быстрому разворачиванию исследований на других культурах. Однако способы применения их в полевых условиях впервые были предложены в 1932 г. с использованием системы самонесовместимости у капусты (Пирсон, 1932) и в 1943 г. с использованием механизма цитоплазматической мужской стерильности у лука [69]. Программы использования сексуализации в производстве гибридов были разработаны на шпинате (однодомная форма), огурце (генетический контроль), тыкве (реакция на химические препараты) и моркови (цитоплазматическая мужская стерильность). Были предприняты попытки идентификации и количественной оценки гетерозиса — процента прироста по сравнению со среднеродительской величиной и экономически эффективного выхода продукции. Развитие представлений относительно ценности родительских комбинаций послужили основой для подбора родительских форм. Результаты исследований, проводимых с одной и той же культурой, часто различаются, особенно когда они анализируются по гетерозисным эффектам. Объясняется это количеством, идентичностью и эффективностью систем множественных генов, изменяющихся в сортах, используемых в качестве родительских форм. Диаллельный анализ можно использовать для обнаружения местонахождения источников желательных аддитивных факторов, а также для поиска более эффективных гибридов.

У многих сельскохозяйственных культур аддитивные эффекты, по-видимому, имеют большое значение, а исследователи подчеркивают, что можно рассчитывать на выделение лучших линий, используемых в качестве родительских форм или сортов. Использование гетерозиса обеспечивает выгодное производство сельскохозяйственных культур по приемлемым ценам. Патерниани [107] попытался дать объяснение этому явлению.

* О. Н. Pearson. Shire 440-1, Forest Home Drive, Ithaca, NY 14850/USA.

6.1.1. Компоненты урожая

Оценка компонентов урожая у овощных культур в значительной степени субъективна. У капусты кочаны убирают, когда они достигнут состояния спелости и станут пригодными для кулинарных целей. Если кочаны не убраны, они растрескиваются и продолжают наращивать массу. Перцы часто убирают на стадии зеленой спелости, однако, если их оставить в поле до красной спелости, позднее это приводит к снижению числа завязываемых плодов. Баклажаны также убирают до наступления созревания. У огурцов, используемых для засолки или маринования, наибольшую ценность представляют молодые плоды, поэтому себестоимость этой культуры может быть обратно пропорциональна ее массе.

Плоды дыни мускатной непригодны для рынка, если перерастут более чем наполовину. Только у дыни, арбуза и тыквы крупноплодной полная спелость равноценна экономически эффективному выходу продукции. Часто наравне с признанием сорта имеет значение внешний вид плода: размеры, его выравненность и однородность, окраска, поверхность, плотность мякоти и вкус в отличие от экономически эффективного выхода продукции зерновых культур, где урожай на корню достигает полной зрелости и вклад каждого растения определяется по установленному стандарту.

Геометрическое выражение урожайности — функциональная зависимость нескольких параметров [141]. Так, если масса каждого плода и их число возрастают на 10 %, то гетерозис по урожайности составит 21 %, а в сочетании с повышением скороспелости у раннеспелых культур — 27 % и более. Последнее чрезвычайно важно, так как цены в начале сезона выше, чем обычно.

Также нельзя упускать из виду еще один важный компонент — гетерозис, выраженный в развитии корневой системы растений. Некоторая часть потенциального урожая может испытывать нехватку воды и минеральных веществ до тех пор, пока их количество и эффективность поступления не будут соответствовать гетерозисному эффекту вегетативных и генеративных органов растения. Как было отмечено ранее, гибриды в меньшей степени подвержены изменчивости под действием экологических факторов за счет гомеостаза, тем не менее более высокий процент плодов, непригодных для рынка, полученных у женских гибридов огурца, может оказаться результатом нарушения равновесия.

6.1.2. Производство гибридных семян

В таблице 6.1. приведены посевные площади (в га), общая урожайность семян гибридов и стандартных овощных культур, производившихся в Соединенных Штатах в 1979 и 1980 гг. и цена с надбавкой (гибрид/стандарт) гибридных семян. Надбавка за гибридные семена может быть значительной: у дыни и перца

6.1. Семенная продуктивность овощных культур (по данным Совета по сельскохозяйственной отчетности и статистике МСХ США)

Вид, тип	Посевная площадь, га		Продуктивность, т		Среднее, %	Цена с надбавкой за 1 кг, \$
	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.		
Брокколи						
Гибридный сорт	139,2	208,0	42,3	76,5	62	0,15
Стандартный сорт	29,5	41,3	39,2	34,7		
Капуста кочанная						
Гибридный сорт	148,1	353,7	63,9	126,9	27	0,14
Стандартный сорт	149,3	320,9	180	336,7		
Капуста цветная						
Гибридный сорт	14,6	14,9	0,9	5,4	4	0,09
Стандартный сорт	108,9	182,1	57,6	94,5		
Морковь						
Гибридный сорт	160,3	474,7	22,5	123,8	5	0,09
Стандартный сорт	160,3	3158,2	73,4	2659,1		
Огурец						
Гибридный сорт	1217,7	951,0	553,9	357,3	41	0,13
Стандартный сорт	1488,5	939,3	810	481,9		
Дыня						
Гибридный сорт	1,6	2,0	0,4	0,5	—	0,44
Стандартный сорт	1482,8	942,5	576	353,3		
Тыква обыкновенная						
Гибридный сорт	628,1	577,5	402,3	328,5	58	0,06
Стандартный сорт	386,1	339,5	286,7	238,9		
Тыква крупноплодная						
Гибридный сорт	20,2	21,4	5,9	9,5	7	0,07
Стандартный сорт	209,6	184,9	103,9	81,0		
Кабачок						
Гибридный сорт	13,8	1,6	6,8	0,7	5	0,13
Стандартный сорт	146,9	128,3	80,1	62,1		
Арбуз						
Гибридный сорт	8,09	40,5	0,09	0,2	—	0,33
Стандартный сорт	4561,8	4159,9	1301,4	1188,5		
Шпинат						
Гибридный сорт	798,4	553,2	1847,7	1133,1	81	0,003
Стандартный сорт	256,2	139,2	453,2	222,3		

она выше в 15—20 раз, а у шпината она незначительна — 15—20 %. Однако при дополнительных затратах в расчете на 1 га надбавка всего в 2—3 раза больше, чем при пересадке рассады или применении дополнительных уборочных машин. Это уменьшает себестоимость продукции, в особенности если культура скороспелая или по ряду показателей дорогостоящая. В таких случаях все дополнительные вложения приносят прибыль. При выращивании урожая любой культуры материальные затраты на производство семян одни из самых низких.

Семеноводческие фирмы получают прибыль от использования гибридов двумя путями: (1) норма прибыли от культуры, выращиваемой на семена, выше, но, (2) что более важно, агрономи-

ческие показатели патентованного гибрида уникальны, поэтому любой высокоурожайный гибридный сорт испытывает незначительную конкуренцию, даже если он не запатентован. Существует целый ряд возможных комбинаций скрещиваний, поэтому, чтобы получить желаемый тип (существует множество источников генетического материала у стандартных сортов, включая устойчивость к болезням и насекомым-вредителям), затрачивается много усилий на получение гибридов F_1 . Умелое использование различных форм полового размножения, позволяющее получать семена в промышленных масштабах, по-прежнему эффективно. Однако было показано, что ветроопыляемый шпинат представляет собой наиболее подходящую хозяйственно ценную гибридную разновидность.

Семена гибридных перца и баклажана получают при кастрации и искусственном опылении.

6.2. Спаржа (*Asparagus officinalis*)

6.2.1. Введение

Спаржа овощная (*Asparagus officinalis* L., $n=10$) — двудомное многолетнее растение. Возможности контроля за происхождением родительских форм этой культуры с целью производства гибридных сортов изучаются с 1941 г. Данные об урожайности накапливаются медленно, поскольку для ускорения требуется, по крайней мере, 2 года. Максимальной продуктивности растения достигают не раньше четвертого года. Растения в рассаднике будут давать побеги и семена на протяжении 10—20 лет.

6.2.2. Половой диморфизм

Результаты исследований показали, что мужские растения образуют больше, но более мелких и несколько более раннеспелых побегов и с большей общей массой, чем женские [46, 118] (табл. 6.2).

Это объясняют различием в распределении запасных питательных веществ, которые у мужских растений откладываются в мясистых подземных стеблях и корнях, а у женских они разделяются между запасающими корнями и продуктивностью плодов у семян. Эффективный выход продукции у этой культуры осуществляется за счет формирования стеблей, побегов, появляющихся по мере возобновления роста и развития весной и срезаемых до раскрытия чешуй верхушечных почек. Уборка урожая при этом длится несколько недель. Накопившиеся в стеблях и корнях запасные питательные вещества оттекают, а в конце сезона пополняются за счет фотосинтеза облиственных побегов [10]. Таким образом, из-за оттока питательных веществ, идущих на формирование семян, на следующий год снижается урожайность. В то время как нередко

6.2. Характеристика мужских и женских растений спаржи овощной посадки 1961 г. [46]

Показатель		1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965 г.	Среднее
Данные полевых наблюдений						
Число стеблей	♂	6,8	5,0	5,2		5,7
	♀	4,9	3,6	3,7		4,0
Средний диаметр, мм	♂	10,1	10,8	9,4		10,1
	♀	11,1	11,9	9,5		10,8
Число побегов	♂		4,0	14,8	9,7	9,5
	♀		2,9	10,0	6,0	6,3
Средняя масса побега, г	♂		27,7	23,1	29,0	26,1
	♀		29,9	26,0	31,6	28,8
Продуктивность, г	♂		111,0	341,0	278,0	243,0
	♀		88,0	253,0	188,0	176,0

дополнительную оплату назначают за гигантские побеги, снижение валовой продуктивности женских растений может привести к уменьшению спроса.

6.2.3. Гетерозис

Ричардсон и Карренс [115] провели 18 скрещиваний между тремя женскими и шестью мужскими растениями и пришли к выводу, что у полученных гибридов наблюдается увеличение мощности. Все же лучшие комбинации скрещиваний удается выявлять главным образом при испытании потомства. Таким образом, проявление гетерозиса находится в непосредственной зависимости от выбора родительских форм. Наблюдаемая при этом существенная инбредная депрессия [63] приводит к снижению урожайности на 45 % по сравнению со стандартными сортами. Восстановление урожайности достигалось путем проведения соответствующих скрещиваний между этими линиями, однако получаемые гибриды не превышали по продуктивности лучший товарный сорт Waltham Washington. Была установлена корреляция между урожайностью, числом ($r=0,94$) и размером побегов ($r=0,66$), а также ранним развитием побегов ($r=0,65$).

Было показано [153], что пять лучших гибридов за 7 лет испытаний превосходили по урожайности на 64—149 % товарный сорт (табл. 6.3). Результаты, полученные этими авторами, показывают, что гетерозис в наибольшей степени проявляется в течение первых 4 лет. Чтобы сохранить успехи, достигнутые при гибридизации, с помощью двойного скрещивания было получено четыре гибрида. Бенсон и Такатори [10] обнаружили наибольшее проявление гетерозиса по ростовым показателям на ранних этапах развития, что, в свою очередь, способствует повышению прироста биомассы облиственных побегов спаржи, ведущему к синтезу запасных питательных веществ в корнях. Общая продуктив-

6.3. Ежегодная урожайность лучших комбинаций скрещиваний между двумя растениями (в % к урожаю контрольного товарного сорта) [153]

Год	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
Скрещивание							
63	426	271	248	266	277	207	194
52	400	223	229	237	210	205	201
59	359	250	191	164	167	174	151
48	338	169	190	197	147	140	138
18	334	253	276	223	163	150	133
Контроль, кг/10 м ²	0,49	1,70	2,91	3,36	4,37	4,25	4,75

ность гибридных растений, обладающих одинаковой фотосинтезирующей листовой поверхностью, по выходу сухой массы была выше, чем у свободноопыляемых, что свидетельствует о различном уровне продуктивности фотосинтеза. Авторы предположили, что существует несколько механизмов, осуществляющих этот процесс. Соотношение женских и мужских растений у разных гибридов [81] устанавливается по размерам побегов, урожайности на различных этапах уборки, а также от сезона к сезону. Каждый гибрид является единственным в своем роде, поэтому для выявления лучших комбинаций скрещивания необходимо проводить анализ показателей продуктивности. Гибрид Jersey Centennial получен в результате скрещивания растения сорта Mary Washington, отобранного по гибридной мощности из посадок 35-летнего возраста в качестве женского родителя, с 15-летним растением того же сорта [40]. По данным, полученным за 8 лет в штатах

6.4а. Средняя урожайность различных сортов спаржи овощной за 8 лет, штат Нью-Джерси [40]

Гибрид	Первые 2 недели уборки урожая				Валовой урожай	
	диаметр побегов					
	гигантские, >1,6 см		товарные, >1,0 см		товарные, >1,0 см	
	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%
Mary Washington	194	100	497	100	2376	100
Jersey Centennial	349	180	744	150	3282	138

6.4б. Средняя урожайность различных сортов спаржи овощной, штат Мичиган (диаметр побегов > 1,0 см), кг/га [40]

	1969—1976 гг.	1973—1976 гг.	1976 г.
Mary Washington	1346	1547	1747
Jersey Centennial	1485	1917	2463

Нью-Джерси и Мичиган (табл. 6.4), повышение урожайности по сравнению с родительским сортом составило 40 % и более, особенно у крупных побегов гибридов в начальные периоды уборки. Зарегистрирован еще один гибрид UC 157, полученный от скрещивания между 2 калифорнийскими отборами — UC 500 и UC 309 [9]. Поскольку имеет место сильная инбредная депрессия, а гибриды между инбредными формами обычно незначительно превосходят сорта по урожайности, становится очевидным, что гибриды между лучшими растениями, выбранными в производственных посевах и размноженными вегетативно для получения семян, могут дать лучшие комбинации скрещиваний, чем гибриды между традиционными инбредными линиями.

6.2.4. Определение пола

Спаржа овощная — двудомное растение с приблизительно одинаковым соотношением мужских и женских растений в любой популяции. Некоторые мужские растения имеют и тычиночные, и обоеполые цветки, образующие по 50 или более плодов [143]. Такая система обозначается $X-Y$ [116], а мужские растения гетерогаметного пола — *Mt*. Мужские растения проявляют склонность к образованию гермафродитных цветков, что, по-видимому, контролируют минорные гены аутосом. Снип [143] также наблюдал у спаржи наследуемую тенденцию к формированию андромonoэцийных растений. Самоопыление таких растений дает соотношение 3 ♂ : 1 ♀. Гомозиготные мужские растения *MM* можно идентифицировать, скрещивая их с женскими. Если потомства состоят полностью из мужских растений, то их родительскими формами были *MM*. По мере развития культуры пыльников [81] можно непосредственно получать растения *Mt* и *MM*, а используя сверхмужские особи (*MM*), производить гибридные семена, т. е. получать полностью мужские растения с более мелкими побегами, но дающие более ранние и высокие урожаи.

6.2.5. Клональное размножение

При производстве гибридных семян размножение родительских форм проводят укоренением проростков, полученных из культуры ткани почек [171]. Эта методика, использованная Эллисоном, Бенсоном и Тевинином, состоит в следующем: создаются асептические культуры ткани побегов, образующих растеньица, побеги которых делят на фрагменты с одной почкой для получения посадочного материала. Побеги из посадочного материала делят на фрагменты с одной боковой почкой. Лучшие растения получают из фрагментов с нижними почками на мощных побегах разветвленных проростков. Фрагменты в горизонтальном положении высаживают на глубину 1—2 мм в среду для корнеобразования. Для получения полностью развитых проростков требуется около 10 недель, затем их пересаживают в 7 вегетационных сосудов

Джиффи, а позже — в теплицу с почвенной смесью. По данным Янга [171], за 200 чел.-дней в году можно получить 70 000 растений.

6.2.6. Производство семян

В начале сезона на семенных участках можно убирать урожай товарных побегов, что не отразится на семенной продуктивности. После уборки урожая побеги удлиняются, ветвятся и образуют кладодии. Опыление осуществляется главным образом за счет медоносных пчел, поэтому во избежание засорения семенные участки должны быть в достаточной степени изолированы.

Цветки формируются в первый год, однако рассчитывать на получение значительного урожая до полного укоренения растений нельзя.

Капустные культуры

6.3. *Brassica oleracea* L., $n=9$

6.3.1. Введение

Из большой группы капустных культур капуста кочанная — наиболее распространенная. В эти группы также входят капуста цветная и брокколи. Капуста брюссельская, капуста кормовая и кольраби относятся к ботаническим разновидностям. Они свободно скрещиваются друг с другом, их геномы очень сходны, а отличаются главным образом элементами, контролирующими строение растений. Отличительные признаки каждого вида закреплены давлением отбора от случайного или принудительного перекрестного опыления, поэтому в пределах каждого вида можно ожидать единообразия. По всей вероятности, это связано с существованием каких-то локусов, поскольку одну форму можно превратить в другую только путем двух или трех беккроссов.

В полевых условиях эффективное самоопыление затруднено, а правилом является случайное или непреднамеренное скрещивание, поэтому любой сорт свободноопыляемой капусты кочанной обладает высокой степенью гетерозиготности. В результате затрудненного самоопыления происходит инбридинг (опыление внутри бутонов), приводящий к заметной потере жизненной силы, поэтому инбредные линии становятся менее конкурентоспособными.

6.3.2. Проявление гетерозиса у *B. oleracea*

При скрещиваниях между типичными формами гетерозис проявляется по нескольким признакам, причем чем больше отклонение от нормы, тем сильнее ответная реакция [74]. Однако цена с надбавкой за гибридные семена оправдывается по следующим показателям: раннеспелость, одинаковые сроки созревания, поз-

воляющие за короткий срок и при более низких затратах механизированным способом собрать весь урожай; выравненность кочанов упрощает процесс переработки продукции и упаковки; контроль за формой, цветом наружных и внутренних листьев, длина кочерыжки, плотность кочана и т. п. Короткие наружные листья позволяют увеличить плотность посадки в полевых условиях и, таким образом, получать прибавку урожая на единицу площади, но не прироста массы отдельного растения. Как правило, устойчивость к болезням и насекомым-вредителям легче и быстрее передается любому гибриду, если эти признаки обусловлены доминантными генами.

У большинства культур из рода *Brassica* большие размеры нежелательны, в особенности если растение используется потребителем в качестве овощей. Однако в Австралии очень крупные кочаны капусты пользуются спросом, поскольку их продают потребителю частями. В то время как гетерозис по признаку раннеспелости является устойчивым внутри этой группы, доминирование таких качественных признаков, как размер продукта, пригодного к употреблению, форма и расчленение растения на части, обычно является уникальными в своем роде у различных сортов, и, следовательно, простая рекомбинация желательных доминантных признаков у гибрида часто будет оправдывать затраченные материальные расходы.

6.3.3. Гетерозис капусты кочанной

По-видимому, у этой культуры гетерозис проявляется в результате действия доминантных генов, ответственных за размеры и темпы роста и развития растения, а также взаимодействия генов. По существу, урожайность — это функция размеров кочана и количества кочанов на единицу посевной площади. У сельскохозяйственных стандартных сортов капусты кочанной образование кочанов — закрепленный признак. Все растения будут образовывать кочаны, но у линий, обладающих сильной изменчивостью, как было показано Сворапом и др. [150], этот признак будет доминантным.

Так, чистая масса кочана более крупных размеров является основным показателем урожайности, свидетельствующим о наличии сверхдоминирования. Гибриды, полученные от скрещивания между линиями капусты кочанной сорта Copenhagen Market, на протяжении четырех поколений инбридинга при полевых сравнительных испытаниях превосходили родительские формы по раннеспелости и выходу общей массы растений [108, 110]. При скрещивании неродственных линий или обычных родительских форм на протяжении трех-четырех поколений инбридинга обнаруживался 25—40 %-ный гетерозис по массе кочана по сравнению со средним родителем. Однако при скрещивании близкородственных линий гетерозис был незначительным или не наблюдался. При некоторых скрещиваниях между неродственными линиями

наблюдался гетерозис по массе кочана, высоте растений и срокам созревания по сравнению с лучшим родителем. Такие признаки, как форма кочана, длина кочерыжки и число наружных листьев, по-видимому, носили аддитивный характер наследования.

Для измерения фракционирования растения капусты кочанной Саммерс и Хонма [148] вывели формулу индекса продуктивности:

Общая масса некроющих листьев + Масса стебля

Масса кочана

При сравнении этих индексов раннеспелых сортов Babyhead (0,35) и Badger Ballhead (0,48) с сортами Red Danish и Chieftain Savoy, индекс продуктивности двух последних оказался равным 1,35. Когда же эти позднеспелые сорта скрестили с раннеспелыми, идущими на зелень, направление доминирования, описанного выше Сворапом, полностью изменилось. Такой признак, как и малый размер кочана, стал доминантным, так же как и позднеспелость. Авторы высказали предположение, что, возможно, существует два пути наследования признака крупнокочанности. Аналогично были обнаружены различные типы наследования признака, массы некроющих листьев и стебля. При скрещивании капусты огородной и краснокочанной признак крупнолистности оказался доминантным, однако результаты скрещиваний капуста на зелень × капуста на зелень показали аддитивный характер наследования этих двух признаков.

Эти же авторы установили, что порядок созревания растений, созревающих летом, отличен от порядка созревания растений, созревающих осенью. Сезонные различия в сроках созревания объясняли большим влиянием специфической комбинационной способности в начале сезона [99]. Однако в поздних посевах более важное значение имеет общая комбинационная способность. Они также выявили наличие общей комбинационной способности по признаку раннеспелости и специфической комбинационной способности по такому признаку, как масса кочана.

Если более раннее созревание гибрида обусловлено доминированием с некоторыми аддитивными генными эффектами, гибрид, полученный при скрещивании ранне- и позднеспелого сорта, будет более раннеспелым, чем эти две родительские формы в среднем. Чианг [26] пришел к заключению, что гетерозис, проявляющийся по признакам степени спелости и урожайности, обусловлен накоплением доминантных генов, что подтверждается значительной аддитивной реакцией. По признаку размера кочана может наблюдаться сверхдоминирование. По данным Чианга, форма кочана, очевидно, контролируется как доминантным, так и аддитивными генами. По полярному диаметру кочана имеется две группы генов с аддитивными эффектами; по латеральному — три группы генов. Длина кочерыжки контролируется двумя не полностью доминантными генами.

На основании данных 3-летних сравнительных испытаний стандартного сорта Winningstadt с 35 гибридами, характеризую-

щимися варьированием сроков созревания, Мерфи [97] установил, что два гибрида со сходными сроками созревания — Harvest Queen и Market Prize — превосходили стандартные сорта по урожайности в среднем на 42 и 61 % соответственно, были ниже его по выходу сухой массы, но могли долго оставаться в поле, что не отражалось на урожае. Проведенные в Риджтауне (пров. Онтарио, Канада) в 1980 и 1981 гг. испытания на урожайность ранних рыночных сортов капусты кочанной показали, что у четырех гибридов по сравнению с тремя сортами в среднем прирост урожайности составил 12—15 % (табл. 6.5). Результаты испытаний, проведенных в 1966—1980 гг. в штате Нью-Йорк, показали (табл. 6.6), что стандартный сорт капусты кормовой Glory [61], теперь вышедший из употребления, давал более крупные и более тяжелые кочаны, чем гибриды [7]. Однако значительное снижение товарных урожаев из-за большого количества растрескивающихся или неплотных кочанов происходит в результате варьирования сроков созревания.

6.5. Координационные испытания раннеспелых сортов капусты кочанной [94]

Сорт	1980 г.		1981 г.	
	урожайность, т/га	средняя масса кочана, кг	урожайность, т/га	средняя масса кочана, кг
Earliana	22,6	1,24	17,5	0,91
Tucana	23,4	1,28	26,8	1,24
Princess	32,1	1,73	37,4	1,69
Alaska	31,5	1,18	18,6	0,95
Среднее гибрида	27,4	1,35	25,1	1,20
Early Green Ball	23,8	1,30	20,2	0,93
Early Marvell	23,6	1,40	25,4	1,15
Emerland Acre	25,4	1,30	19,7	0,98
Среднее сорта	24,3	1,33	21,8	1,02
Гетерозис, %	12		15	

6.6. Результаты сортоиспытаний капусты кормовой [7]

	Средняя масса кочана, кг		Выход товарной продукции, %		Выход товарной продукции с 10 растений, кг	
	25.09	7.10	25.09	7.10	25.09	7.10
Дата уборки урожая	25.09	7.10	25.09	7.10	25.09	7.10
6 гибридов	4,1	—	7,9	—	33,8	—
4 гибрида	—	4,6	—	2,0	—	43,7
Glory 61	5,4	6,1	32,9	33,3	14,7	15,8

6.3.4. Гетерозис капусты цветной

Существует две распространенные формы цветной капусты — яровая и озимая. До 1860 г. их относили к позднеосеннему или озимому типу, гетерогенному по несовместимости, обнаруживаю-

щему инбредную депрессию. Для образования соцветий необходим, по крайней мере, небольшой период яровизации. Были получены яровые типы, стабилизированные с помощью гомозиготного баланса [164], обнаруживающие в малой степени или совсем не обнаруживающие инбредной депрессии и почти полностью совместимые. Таким образом, ожидается, что отношения доминирования между этими двумя формами будут различаться. Большинство исследований явления гетерозиса было проведено в Индии. Ученые установили, что такие признаки, как высокая скороспелость и масса соцветий, а также число листьев по своему характеру являются доминирующими, тогда как размер листьев в значительной степени обусловлен аддитивными эффектами [106, 123, 149].

Уоттс [163] показал, что раннеспелость у яровых типов коррелирует с меньшим числом листьев, необходимых до начала образования соцветий, а также что при скрещивании яровых и озимых типов доминирование зависит от сроков высадки рассады.

6.3.5. Гетерозис брокколи

Брокколи — одна из разновидностей капусты цветной, поэтому можно предположить, что в значительной степени она обладает сходной с ней системой наследования. Так, у гибридов кочаны созревают раньше, они несколько крупнее, более компактны, а растения выше. Борхес [20] установил наличие тесной связи ($r=0,86$) между средним значением массы сердцевинки кочана F_1 и средним родительским значением серии скрещиваний 21 популяции F_1 , хотя у 13 из 21 популяции в среднем масса сердцевинки была на 36 % больше. Крупнокочанные инбредные линии при скрещиваниях давали гибриды с очень крупными кочанами. От скрещивания обеих родительских форм с выравненными сроками созревания получены гибриды с выравненными сроками созревания. От скрещивания обеих родительских форм с варьирующими сроками созревания получали гибриды с таким же признаком. От скрещивания одной инбредной формы с выравненными сроками созревания с несколькими инбредными формами, характеризующимися варьированием сроков созревания, были получены гибриды с выравненными сроками созревания. Борхес обнаружил также, что гибриды были более скороспелыми, чем средний родитель, а гибриды, полученные при скрещивании ранней и позднеспелых форм, созревали наравне с более скороспелой родительской формой.

Результаты двухлетних испытаний пяти гибридов с четырьмя или пятью сортами, проведенных в штате Арканзас (США) [93], показали, что при весенних и осенних сроках уборки урожая наблюдается 40—90 %-ный гетерозис по урожайности. Лучший гибрид превосходил по урожайности лучший сорт на 9—86 %, но это не всегда была одна и та же сравниваемая пара, подтверж-

дающая влияние изменчивости факторов окружающей среды. По средней массе кочана также был обнаружен 26—58 %-ный гетерозис.

Легг и Саузер [80] при изучении межсортовых гибридов 10 сортов установили наличие стойкого доминирования, выраженно-го в большей высоте растений, сроках созревания и плотности кочана. Однако гетерозис отсутствовал по размеру кочана или диаметру стебля. На основании этих данных авторы пришли к выводу, что преимущества гибридов незначительны. Несколько ранее Легг и Липперт [78] сделали заключение, что обычное давление отбора будет эффективным как при улучшении линий брокколи, так и при получении гибридов, за исключением признака скороспелости. Тем не менее спрос на гибридную брокколи поднялся высоко, уже свыше 60 % семян, производимых в США в 1979—1980 гг., были гибридными. Данные о превосходстве некоторых распространенных гибридов по сравнению со свободноопыляемыми формами представлены в таблице 6.7.

6.7. Показатели урожайности брокколи в испытаниях 1979 и 1981 гг. [93]

	1979 г.				1981 г.			
	урожайность, кг/га		средняя масса кочана, кг		урожайность, кг/га		средняя масса кочана, кг	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
5 гибридов	5125	5361	0,31	0,25	6005	6993	0,18	0,25
4 сорта	3505	3492	0,20	0,19				
5 сортов					4289	3684	0,14	0,17
Средний гетерозис, %	46,2	53,5	58	33	40,0	89,9	26	51
Лучший F_1								
Лучший сорт	86	9	87	10	58	45	11	29

6.3.6. Самонесовместимость как основа производства гибридных семян

Самонесовместимость — механизм, обеспечивающий изоляцию каждого растения. Это означает, что пыльца данного растения не способна оплодотворять яйцеклетки этого же растения, хотя и вызывает оплодотворение большинства яйцеклеток других растений того же сорта самонесовместимости — гаметофитная и спорофитная. Гаметофитная форма контролируется физиологическим состоянием пыльцевого зерна. У любого гетерозиготного растения каждое пыльцевое зерно несет тот или иной аллель несовместимости, распределившийся в мейозе, а степенью проявления такого аллеля является скорость роста пыльцевой трубки в ткани столбика пестика. При спорофитной самонесовместимости все пыльцевые зерна растения ведут себя одинаково, поскольку реак-

ция происходит между оболочкой (спорофитной) пыльцевого зерна и сосочком рыльца и проявляется в торможении прорастания пыльцевого зерна. Использование таких перекрестных комбинаций для получения гибридов на производственных полях были предложены еще в 1932 г. (Pearson, 1932). Однако товарные гибриды не удавалось получить вплоть до 1952 г., поскольку природа сложных взаимодействий, которые будут описаны ниже, была еще неизвестна.

Спорофитная несовместимость является действующей системой в роде *Brassica*. Известно около 50 аллелей несовместимости, S-аллелей. В хромосоме они занимают один локус. Аллели S₂, S₃ и S₁₅ наиболее распространены. В полевых условиях почти каждое растение гетерозиготно по этому локусу. Эффективность различных S-аллелей заключается в препятствовании прорастанию пыльцы. Она изменяется в широких пределах — от полного подавления до практически полной неэффективности, проявляющейся у самофертильных растений. Важное значение имеет сортовой генофонд. У капусты кочанной S-аллели оказываются эффективными в предотвращении самооплодотворения, однако у яровой цветной капусты присутствие тех же самых аллелей обеспечивает высокие уровни самооплодотворения. Сходным оказывается действие этих аллелей у капусты кочанной, озимой цветной капусты, таких форм индийской цветной капусты, как Pusa Katki [60]. Барьер несовместимости при самоопылении встречается у диплоидных видов родов *Brassica* и *Raphanus*. Однако у амфидиплоидов *B. napus*, *B. juncea* и *B. carinata*, характеризующихся высокой степенью самосовместимости, он неэффективен.

6.3.7. Механизм самонесовместимости у *Brassica*

Действие системы S-аллелей отличается большой сложностью. Каждое растение, выращенное из семян, полученных от свободного опыления, как правило, гетерозиготно по этому локусу для любых двух из приблизительно 50 S-аллелей. У таких гетерозигот эти аллели по своему действию колеблются от доминантных (сильных) до рецессивных (слабых). По фенотипу два аллеля могут быть кодоминантными или же взаимодействовать разными путями. Два других сильных аллеля также могут взаимодействовать, приводя к взаимному ослаблению так, что оба оказываются слабовыраженными. У гомозигот, как правило, все аллели приводят к проявлению несовместимости, хотя у рецессивных аллелей реакция выражена слабее.

Экзина пыльцевого зерна формируется из тапетума — спорофитной ткани. Пыльцевые зерна содержат все ферменты, необходимые для прорастания, и при попадании на рыльце пестика реакция несовместимости проявляется через 10 мин. Сосочки рыльца покрываются частично высохшим белковым секретом. Химическая реакция между экзиной пыльцевого зерна и белком рыльца регулирует прорастание (совместимость) или непрораста-

ние (несовместимость) пыльцы. Этот белок, по-видимому, выделяется перед самым цветением, поскольку нанесение собственной пыльцы на рыльца бутонов, открытых вручную, приводит к завязыванию семян. Такая методика, известная под названием «опыление в бутонах» — стандартный способ самоопыления и поддержания самонесовместимых родителей при производстве гибридных семян.

6.3.8. Получение гомозиготных самонесовместимых родительских линий

Почти каждое свободноопыляемое растение капусты кочанной гетерозиготно по S локусу, содержащему S-аллели различной степени эффективности, поэтому необходимо выделить эффективные гомозиготные самонесовместимые линии. Первый этап включает получение семян при самоопылении (поколение I_1) от растения I_0 при опылении в бутонах с одновременным испытанием на наличие несовместимости. Все цветки в соцветии подвергаются самоопылению: самопроизвольно открытые с увядшими лепестками и с искусственно открытыми бутонами (3—4 дня до цветения). Этикетка с указанной датой поможет отделить часть соцветия с самопроизвольно открытыми цветками от бутонов, открытых искусственно. На стадии созревания семян приблизительно через 60 дней подсчитывают количество семян на опыленный цветок для каждой части соцветия. На проявление эффективных аллелей указывает наличие менее одного семени на стручок от самопроизвольно открывающихся цветков. При этом наблюдается более чем 50 %-ное завязывание семяпочек от бутонов (10—12 семян в каждом). Растения, отобранные из потомства I_1 , следует прояровизировать и вновь провести отбор на несовместимость вышеупомянутым способом. Потомства отдельных растений (поколение I_2) выращивают в полевых условиях, где повторно проводят отбор по наиболее характерным признакам.

Затем 10—15 растений каждого отобранного потомства подвергаются дальнейшему отбору на опыление. Половина всех линий I_2 , выращенных в поле, будет гомозиготной по одному или другому из первоначально присутствующих S-аллелей. В пределах данного аллеля растения внутри такого потомства окажутся перекрестнонесовместимыми. Гомозиготные самонесовместимые потомства I_2 можно выявить путем контролируемого перекрестного опыления, что является трудоемким процессом, или опылением свободно раскрывающихся цветков смесью пыльцы, взятой с каждого растения семьи. Кастрация необязательна, поскольку степень завязывания семян зависит от качества собственной пыльцы или пыльцы сибса. Полное потомство одной особи считается гомозиготным, если из этой смеси пыльцы ни на одном из растений не завязались семена или их завязалось очень мало. Для оценки качества продукции, проведения тестов на комбинационную способность и на получение гибридов с помощью пере-

крестного опыления это половое потомство можно размножать опылением в бутонах. Данная методика раскрывает потенциальные возможности линии как родительской формы для получения семян. Способность завязывать семена в комбинации с другими инбредными линиями в качестве источников пыльцы можно проверить при опылении свободно раскрывающихся цветков. Диксон и Уоллейс [32] описали примеры использования селекционных программ, включающих оценку агрономических показателей капусты кочанной.

Более быстрый и точный метод описан Уоллейсом [162]. Несовместимость можно выявить при наблюдении за ростом пыльцевых трубок в столбике пестика с помощью ультрафиолетового (UV) микроскопа. Эффективность личных *S*-аллелей при ингибировании прорастания пыльцы изменяется в значительной мере, специфические пары *S*-аллелей взаимодействуют во всем диапазоне — от полной несовместимости до полной совместимости, поэтому выявить особенности прорастания пыльцы под микроскопом крайне важно. Главное преимущество этого метода заключается в том, что анализ на несовместимость проводят за 48 ч, тогда как оценку завязывания семян — за 60 дней. Короткий 48-часовой период испытаний позволяет проводить повторные или новые опыления для выявления реакции несовместимости. Основное достоинство этих методик заключается в идентификации обеих гомозигот *S*-аллелей в поколении I_1 , т. е. на целое поколение, или на год, раньше, чем это достигается при использовании методов, описанных ранее.

Уоллейс рекомендует применять балльную шкалу для оценки степени проникновения пыльцевой трубки в ткани столбика пестика: 0=0 пыльцевых трубок, проросших в ткани столбика пестика; 1=1—2 трубки; 2=3—5 трубок; 3=6—9 трубок; 4=10—14 трубок; 5=15—20 трубок; 6=21—50 трубок; 7=50—100 трубок и 8=100 и более трубок. Вероятно, на практике любая потенциальная родительская форма, дающая семена, имеющая более 2 баллов, будет подвергаться значительной инбредной депрессии при получении гибридных семян в стрессовых условиях. Последующее преимущество состоит в том, что в поколении I_2 можно проводить отбор на наиболее значительное проявление несовместимости среди растений I_1 , гомозиготных по каждому *S*-аллелю. Применение этого метода позволит сократить на 1 или 2 года процесс идентификации *S*-аллелей и получения гомозиготных линий, а также дать оценку эффективности их взаимодействия с остальными и, таким образом, определить их эффективность как потенциальных опылителей.

Очень важно, чтобы семенной родитель имел сильный (повидимому, доминантный) *S*-аллель, поскольку в экологических условиях полевых производственных посевов (колебания в обеспеченности водой или экстремальные температуры) своя пыльца может функционировать и способствовать образованию семян от самоопыленных растений или сибсов. Недостаточное количество

пыльцы у опылителя может также способствовать самоопылению. Каждый цветок будет опыляться собственной пылью с каждым посещением ее переносчика, а система S-аллелей должна определить подходящую функциональноспособную пыльцу. В случае же недостаточного количества пыльцы матроклинии, по-видимому, может оказаться движущей силой процесса развития семени из неоплодотворенной семянки, вызванного неполным опылением.

Генотипы различаются по склонности к матроклинии, при контролируемых опылениях такие семена могут встречаться в соотношении 1 семя на 100 цветков [37]. Эти зародыши редко гаплоидны, а такие растения будут инбредными [86]. Они обычно обнаруживают инбредную депрессию, легко определяются; однако они могут засорять партии семян. Результаты испытаний, проведенных в Нью-Йорке, показали, что из 17 партий гибридных семян кормовой капусты 16 содержали от 1 до 18 % инбредных растений [7].

При выращивании рассадой или в разреженных полевых посевах эти растения более слабые, медленно развиваются и могут элиминироваться. Однако при точном высеве присутствие даже 5 % инбредных особей может привести к снижению урожайности. Предварительное испытание семян, позволяющее выбраковывать партии, содержащие слишком много инбредных, ведет к значительному повышению стоимости семян. Инбредные растения можно распознать визуально по проросткам, полученным от любой партии семян, или же, если родители гибридов различаются по изоферментам кислой фосфатазы, с помощью электрофореза отдельных семян можно определить засоренные партии [170].

В качестве определенного опылителя можно взять либо тщательно выбранную линию, в которой поддерживается свободное опыление, и, таким образом, несущую несколько S-аллелей, либо инбредную линию. В первом случае возникает мало затруднений, за исключением стремления добиться зацветания одновременно с семенным родителем. У инбредной линии, используемой в качестве мужского родителя, необходимо учитывать действие S-аллеля, которое может быть неэффективным, способствующим лишь размножению линии в условиях изоляции при свободном опылении, или очень эффективным, как, например, у семенного родителя. В случае реципрокного скрещивания семена, полученные от него также будут гибридными и урожай со всего поля можно убирать как одно целое. Однако лучше убирать урожай семян с каждой родительской линии в отдельности. Но, поскольку каждая линия гомозиготна, у всего поколения будет один и тот же генотип $S_a S_b$ и растения будут проявлять одинаковую степень само- и внутрисемейной несовместимости, а также повышенную мощность по сравнению с уровнем инбридинга. Такие простые гибриды могут быть использованы в качестве семенных родителей для трех- и четырехлинейных гибридов, как это делается в некоторых странах. Выявления несовместимости с помощью ультрафиолетовой микроскопии позволяет быстро отбирать сестрин-

ские генотипы $S_a S_a$ и $S_b S_b$ на максимальную эффективность трех- и четырехлинейных гибридов. Если несовместимую инбредную линию собираются использовать в качестве опылителя, то следует определить характер взаимодействия, наличие доминирования против рецессивности и(или) взаимного ослабления двух S -аллелей. Формы проявления доминирования, кодоминирования, рецессивности и взаимного ослабления позволяют провести несколько скрещиваний между растениями, но опыление может пройти успешно в одном направлении и безуспешно — в другом. Подробно эти взаимодействия описаны Уоллейсом [162].

6.3.9. Потенциальные возможности систем с мужской стерильностью

Известны различные формы с ядерной мужской стерильностью, однако их нельзя использовать непосредственно, поскольку после цветения и опыления можно выбраковать только 50 % растений с мужской фертильностью. В настоящее время разрабатываются методы клонального размножения растений с мужской стерильностью в производственных посевах семенных родителей.

При межвидовом скрещивании *B. nigra* × *B. oleracea* [111], а также при межродовом скрещивании путем переноса генома *B. oleracea* в мужскую стерильную цитоплазму *Raphanus sativus* [5] были получены формы с цитоплазматической мужской стерильностью. В первом случае была получена лепестковидная форма с плодниковой формой внутренней мутовки тычинок, но без нектарников, способная к образованию семян. Опыление зависит от медоносных пчел, отказывающихся посещать цветки без пыльцы и нектара. Гены — закрепители стерильности для этой системы встречаются нечасто.

Материал на основе цитоплазмы *Raphanus* фактически представлен рудиментарным типом пыльников — нормально развивающимися лепестками, сморщенными и недоразвитыми пыльниками и полной способностью к завязыванию семян. Значение нектарников до конца еще не выяснено. Так, некоторые линии, по-видимому, имеют достаточное количество нектара для привлечения пчел, и все же такая система в конечном итоге может оказаться полезной. Также было показано, что все представители рода *Brassica* являются закрепителями системы ЦМС. Восстановители стерильности обнаружены только у раннеспелых сортов редиса [17]. Использование этой системы у масличных культур семейства крестоцветных более сложно, однако Хейну [58] удалось из раннеспелых сортов редиса перенести в группу *B. napus* гены — восстановители фертильности. Автор полагает, что здесь присутствуют два комплементарных гена — восстановителя фертильности — Rf_1 и Rf_2 . Причем ген Rf_1 тесно сцеплен с одним из двух комплементарных генов, контролирующих признак белой окраски венчика, — W_1 и W_2 . Растения с восстановленной мужской фертильностью будут иметь цветки с белой окраской венчика. Так-

же были выявлены различия в размерах цветков. Цветки, достигшие максимальных размеров, имели действующие нектарники, запах которых привлекал пчел.

Молодые растения с цитоплазмой редиса, выращиваемые при низких температурах, имеют бледно-зеленые листья, содержащие мало или очень мало хлоропластов по сравнению с листьями нормальных растений. Эти растения позднее приобретают нормальную окраску, что, очевидно, не оказывает неблагоприятного влияния на их дальнейший рост. Предполагают также, что этот недостаток можно исправить выбором повторяющихся родителей.

6.3.10. Производство гибридных семян

Зоны промышленного производства семян кочанной капусты в Соединенных Штатах Америки сосредоточены на Тихоокеанском побережье. Основная зона расположена на северо-западе штата Вашингтон, главным образом в Маунт-Верноне. Зимы здесь мягкие, минимальная температура воздуха колеблется в пределах от 0 до -5°C . После апреля выпадает мало осадков, поэтому семена можно заготавливать и высушивать прямо в поле. Рассадку выращивают в рассадниках, в июле или августе высаживают в поле следующим образом: один ряд опылителя на четыре ряда семенного родителя. Поскольку проростки инбредны и растут медленно, на стадии мягких кочанов у них наступает период покоя. В конце февраля или марте возобновляется вегетационный период, поэтому верхушки кочанов нужно обязательно срезать, чтобы вызвать удлинение семяносец. Крайне важно совпадение сроков цветения обоих родителей, что лучше всего достигается генетическим путем. Отставание на несколько дней от сроков цветения можно исправить путем прищипки верхушек более раннего родителя, однако для этого потребуются дополнительные затраты.

Другие основные зоны промышленного производства семян капусты находятся в центральных и прибрежных долинах штата Калифорния и в долине Уилламетт в штате Орегон. Лимитирующим фактором в южных районах является степень яровизации. Температура в период покоя должна быть достаточно низкой, чтобы обеспечить выравненное стрелкование цветоносов.

Гибриды брокколи получают аналогичным путем, за редким исключением, когда необходим период яровизации, а также когда семена высевают непосредственно в грунт. Их производят в прибрежных районах летом при умеренных суточных температурах $18-25^{\circ}\text{C}$ и без осадков. При производстве семян крестоцветных соответствующее колебание температуры и отсутствие осадков во время цветения и в период завязывания и образования семян — главные необходимые условия окружающей среды.

Семенные фонды инбредных семенных родительских форм приходится создавать вручную (опыление в бутонах). Затраты на семена при опылении в бутонах, по данным 1980 г., составляют более 1000 долларов за 1 кг.

6.4. Морковь (*Daucus carota*)

6.4.1. Введение

Данные о наличии гетерозиса у моркови (*Daucus carota* L. $n=9$) были представлены Аксельсоном [1] (табл. 6.8), Боннетом [18] (табл. 6.9), а также Боннетом и Пеко [19] (табл. 6.10). Согласно полученным данным, гетерозис достигает 25—30 % при получении товарных урожаев, хотя по данным Аксельсона, сред-

6.8. Гетерозис гибридов F_1 моркови по сравнению с родительскими сортами Regulus II и Regulus Imperial [1], %

Гибрид	Относительный урожай на корню	Гетерозис валового сбора	Выход товарной продукции	Товарность
M-3	106	42,6	28,2	80,6
M-21	61	53,4	31,9	76,2
M-29	94	25,8	22,9	81,3
M-37	105	44,4	37,2	69,9
M-38	92	40,1	21,3	63,7
M-43	100	55,4	42,0	67,3

6.9. Результаты испытаний 15 опытных гибридов, пяти сортов, двух лучших гибридов и одного селекционного сорта моркови [18]

	Число растений на 1 м	Выход товарной продукции, т/га	Средняя масса корнеплодов, г	Выборка, %
15 гибридов F_1	28,7	41,63	97,4	6,6
5 сортов	34,0	40,04	84,8	11,3
F_1 74-02	29,0	53,48	116,0	1,2
F_1 Tamcar	30,0	48,54	103,4	4,0
Touchon	35,0	44,04	84,6	8,7

6.10. Сравнительные показатели гибрида 73-02 и двух сортов моркови [19]

	Выход товарной продукции, т/га		Выборка (по массе)		Оценка качества (1 балл — плохое, 5 баллов — хорошее), балла
Дата уборки урожая	06.23	07.22	06.23	07.22	
F_1 73-02	108	122	2	2	3,8
Touchon	65	94	20	6	2,8
Nantes	81	100	7	8	2,7

ний гетерозис валового сбора урожая составил 43 %. Данные о компонентах урожая отсутствуют, за исключением результатов, полученных Бангой [4], согласно которым к компонентам урожая относятся число взаимоопыляемых растений с единицы посевной площади, их процентное соотношение, средняя масса корнеплодов, а также длина и форма корнеплода, которые являются наиболее надежными показателями продуктивности.

6.4.2. Проявление гетерозиса

Морковь различных сортов имеет самые разнообразные размер и форму корнеплодов, небольшой тонкий Amsterdam Forcing, переходящий в короткий толстый Chantenay, затем в более длинный и массивный у Danvers, а заканчивается кормовыми сортами, например White Belgium. У ценных столовых сортов выделяют такие признаки, как оранжевая окраска корнеплода, сходная окраска кортикального слоя и ксилемы, отсутствие вторичных корней, гладкая кожица, определенное соотношение длины и диаметра корнеплода, низкое содержание масел, придающих приятный запах. У этой культуры имеет место значительный инбридинг [19], самоопыления почти не происходит [158], поэтому все товарные свободноопыляемые сорта моркови являются гибридными. Улучшение сортов идет по пути сохранения значительных особенностей на стадии роста и качественных показателей в небольшой популяции элитных особей, в основном гомозиготных по этим признакам. Мазуркевич [89] установил, что в значительной степени отселектированные признаки, такие, как размер и форма корнеплода у 40 популяций S_1 сорта Perfekcja, имели количественный характер наследования, что подтверждается наличием непрерывной изменчивости с низким уровнем наследования (30—50 %) и генетической изменчивости 8—14 %, но другие признаки, менее отселектированные (соотношение кортикального слоя и сердцевины) имели степень наследуемости 71—79 % и более высокую генетическую изменчивость (31—35 %).

При изучении процесса поглощения элементов почвенного питания Кестлер и др. [73] провели сравнительные испытания стандартного сорта Imperator 58 и гибрида Orlando Gold (табл. 6.11). Выход общей массы листьев или корнеплодов у гибрида

6.11. Результаты сравнительных испытаний сорта Imperator 58 и гибрида Orlando Gold [73]

	Общая масса корнеплодов, т/га	Соотношение корнеплодь листья	Корнеплоды товарного размера, %
Imperator 58	191,7	3,1	28
Orlando Gold	173,7	5,9	64

был больше, чем у сорта, однако 64 % корнеплодов гибрида имели товарный размер по сравнению с 28 % сорта, соответственно гибрид Orlando Gold дал 45 т корнеплодов надлежащего размера, а сорт Imperator — 58—21 т. Результаты изучения процесса поглощения питательных веществ растениями показали, что у гибрида использование доступных элементов минерального питания более эффективно.

6.4.3. Взаимодействие экологических факторов

Почва — среда, очень изменчивая по механическому составу, степени водоснабжения и аэрации и т. д., а поскольку в ней выращивается съедобная часть растения, проявление многих отличительных морфологических признаков корнеплодов будет различным. Даукер и др. [35] показали, что реакция растений на различные типы почв и взаимодействия генотип — среда имеют большое значение, следовательно, любую эффективную селекционную программу можно выполнить в одном географическом пункте, соблюдая различные сроки посева, различную плотность посадки и различные сезоны по годам. Манн и Мак-Гилливри [87] установили, что различия в появлении всходов всего в несколько дней приведут к значительным различиям в образовании корнеплодов. Даукер [34] установил корреляцию между сроками появления всходов и конечными размерами корнеплодов. Он обнаружил также, что линии и семьи различаются по степени всхожести семян, и высказал предположение, что проверка опытных гибридных комбинаций или выбраковка потенциальных сортов с наследуемым уменьшением степени всхожести должны проводиться до начала полевых испытаний. Он же установил наличие наследуемых различий в устойчивости к низким температурам при прорастании семян, а также существование в 2 раза больших наследуемых различий по срокам появления 50 % всходов. Автор предполагает, что особенности прорастания, по-видимому, являются главным фактором укоренения растений в полевых условиях, что впоследствии приведет к получению выравненной культуры.

6.4.4. Системы с цитоплазматической мужской стерильностью

6.4.4.1. Типы цитоплазмы

Открытие Уэлчем и Гримболлом [166] у сорта Tendersweet формы с цитоплазматической мужской стерильностью предоставило возможность для получения гибридов по схеме, известной для лука и кукурузы. Эта форма имеет пыльники бурой окраски, выходящие за пределы цветков, но пыльца в пыльниках не развивается и остается на стадии микроспор. В 1953 г. Х. М. Манджер (по [157]) обнаружил у дикого вида лепестковидную форму

пыльников. У этой формы при антиклинальных делениях клеток на начальных этапах развития пыльники становятся похожими на лепестки [38] и, таким образом, свободно раскрывающиеся цветки были определены как лепестковидные. Стабилизировать систему ЦМС — взаимодействие генов у формы с бурыми пыльниками трудно, так как появляются частично фертильные растения, а на проявление рассматриваемого признака влияет чувствительность растений к экологическим условиям [55]. По-видимому, лепестковидная форма более стабильна, поэтому ее обычно используют при производстве гибридных семян [44].

Различные типы цитоплазмы по-разному реагируют на системы восстановителей. Стерильность у формы с бурыми пыльниками контролируется двумя комплементарными рецессивными генами, взаимодействующими с цитоплазмой; у лепестковидного типа она контролируется двумя доминантными генами, взаимодействующими с другой цитоплазмой. Типы цитоплазмы несходны, так как при скрещивании с закрепителями стерильности противоположной формы стерильные растения с бурыми пыльниками образуют только форму с бурыми пыльниками, а стерильные растения с лепестковидными пыльниками дают только лепестковидную форму [92]. Рецессивный признак бурых пыльников встречается у многих линий. Однако значительно реже встречаются лепестковидная доминантность [19]. На урожайность тип цитоплазмы влияния не оказывает (табл. 6.12).

6.12. Сравнительные показатели изогенных линий и гибридов, полученных при скрещивании этих линий с общим испытываемым родителем [18]

	Число растений на 1 м	Выход товарной продукции, т/га	Средняя масса, г	Выборка, %
Линии				
с бурыми пыльниками	46,7	30,93	63,6	19,4
с лепестковидными пыльниками	41,4	27,23	70,1	19,7
Гибриды				
с бурыми пыльниками	50,0	98,71	62,6	3,8
с лепестковидными пыльниками	50,0	99,33	62,1	2,4

6.4.4.2. Условия для направленного переноса пыльцы

Получение инбредных линий достаточной мощности для их дальнейшего размножения осложняется инбредной депрессией. Эту проблему можно преодолеть чередованием поколений самоопыления и свободного опыления в условиях строгой изоляции [19]. Но это лишь одна из трудностей, возникающих при производстве гибридных семян. Для нормального опыления требуются насекомые — переносчики пыльцы, и хотя в штате Юта иденти-

фицировано 334 вида из 71 класса насекомых, посещающих цветки моркови [15], Хаутори и др. [56] показали, что мелкие насекомые в незначительной степени способствуют завязыванию семян, а популяции из восьми медоносных пчел на 1 м² достаточно для хорошего завязывания семян у моркови.

Однако медоносные пчелы предпочитают посещать определенные цветки. Несмотря на то что на стерильных цветках пыльца отсутствует, на поверхности завязи выделяется нектар. Окраска венчика изменяется от белой до светло-зеленой. Пчелы предпочитают посещать цветки, цвет венчика которых не изменяется [44]. Было проведено сравнительное изучение и других факторов, таких, как запах, химический состав нектара, уровень отраженного ультрафиолетового излучения, коррелирующего с выделением нектара, и действие отдельных аттрактантов [43]. Все эти факторы в определенной степени связаны с посещением пчелами, однако самым важным, по-видимому, было сходство в окраске венчика. Поскольку в изучаемом материале стерильные растения были выше фертильных, высота растений может играть роль фактора. Авторы пришли к заключению, что необходимо поддерживать посещение цветков пчелами, а при создании родительских форм для получения гибридных семян появление цветков, выделение нектара и появление запаха должны совпадать по срокам с появлением опылителей.

6.4.5. Производство гибридных семян

Промышленное производство гибридной моркови получило распространение с 1969 г. Семеноводство в США неритмично, доля производимых гибридных семян менее 10 % по сравнению с общим производством семян в стране в 1979—1980 гг. Зоны семеноводства сосредоточены главным образом в межгорных штатах и в штате Калифорния. Морковь—двулетняя культура, поэтому корнеплоды на зиму обычно помещают в хранилище, чтобы избежать потерь. В условиях штата Калифорния корнеплоды можно оставлять на зиму прямо в поле, в результате производство гибридов возрастает. Коэффициент размножения ниже, чем у остальных гибридов культур. Урожай семян составляют лишь третью часть от стандартных сортов, однако цена на гибридные семена обычно в 4 раза выше, чем на семена свободноопыляемых сортов.

Бахчевые культуры

6.5. Огурец (*Cucumis sativus*)

6.5.1. Введение

Возделываемые виды сем. Cucurbitaceae обладают четко выраженной сексуализацией, которой можно управлять при произ-

водстве гибридов F_1 . Методы генетического контролирования пола у огурца (*Cucumis sativus* L., $n=7$) были описаны Галуном [47].

Очевидно, гибридные огурец и тыква привлекают фермеров. Тем не менее проявление гетерозиса по урожайности зрелых плодов этих культур редко принимали во внимание, за исключением культур, идущих на салат. Поскольку плоды убирают недозревшими, такие показатели, как скороспелость, число плодов, стандартные размеры и форма плода, красивая окраска, плотность текстуры и др., играют важную роль. Наличие доминантных генов, контролирующих признак устойчивости к болезням и насекомым-вредителям, облегчает создание многочисленных устойчивых сортов.

6.5.2. Компоненты гетерозиса огурца

Проведение сравнительных полевых испытаний этой культуры на продуктивность затруднено, так как плоды быстро увеличиваются в размерах, а сравнение сортов, различающихся степенью спелости, способствует более ранней и быстрой механизированной уборке урожая. Элз и Мак-Сэй [41] показали, что оценка по количеству убранных плодов наиболее точно определяет урожайность. Данные по ручной уборке урожая свидетельствуют о 35—40 % -ном гетерозисе у огурца (табл. 6.13). Урожай огурцов на

6.13. Показатели урожайности сортов и селекционных линий корнишона при ручной уборке, ц/га [22]

	Bald Knob					Hope				
Класс	I	II	III	IV	Общая	I	II	III	IV	Общая
3 сорта	20,1	95,1	61,5	35,8	212,5	39,2	116,4	81,7	40,3	277,6
6 наименований гибридов	30,2	116,4	91,8	58,2	296,6	49,2	143,2	86,2	45,9	324,5
17 опытных гибридов	29,1	106,3	94,0	60,4	289,8	41,4	107,4	78,3	41,4	268,5
Гетерозис, %										
6 наименований гибридов	—	—	—	—	40	—	—	—	—	11
17 опытных гибридов	—	—	—	—	34	—	—	—	—	—4

салат убирают при достижении плодами максимального размера, что сильно истощает растения. Компоненты гетерозиса по урожайности включают не только наличие большого числа женских цветков, но также и более интенсивный вегетативный рост. Данные об изучении компонентов гетерозиса у огурца салатных типов отсутствуют, однако были получены свободноопыляемые сорта, такие, как Straight 8 и Marketer, обладающие склонностью к образованию женских цветков. Сортам Niagara и Marketmore уда-

лось передать устойчивость к вирусу мозаики огурца (ВМО) и возбудителю хламидоспориоза (оливковой пятнистости) плодов огурца, поэтому валовые урожаи заметно возросли. Данные по урожайности огурца в штатах Флорида (табл. 6.14) и Нью-Йорк (табл. 6.15), а также Южных объединенных станций (табл. 6.16) показывают, что от адаптированных гибридов можно получить приблизительно 20—30 % -ную прибавку.

6.14. Оценка сортов салатного огурца (штат Флорида), ц/га [142]

	За первые две недели				Валовой сбор			
	высшего качества		товарные		высшего качества		товарные	
	1975 г.	1976 г.	1975 г.	1976 г.	1975 г.	1976 г.	1975 г.	1976 г.
4 сорта	4,1	10,6	25,4	59,9	47,0	117,5	114,1	177,9
5 гиноэцийных гибридов	25,6	52,5	41,4	76,2	66,7	161,1	141,1	258,5
3 одноплодных гибрида	10,7	37,4	23,4	71,7	49,1	124,2	102,9	230,5

6.15. Урожай сортов салатного огурца, число плодов на делянку (Munger, 1980, неопубликованные данные)

	Сроки уборки урожая				Выборка, %
	19 августа	25 августа	2 сентября	10 сентября	
4 сорта	3	56	171	270	7
4 гибрида	50	147	371	522	13,5
Гетерозис	—	162	117	93	—

У огурца гетерозис, как правило, проявляется в увеличении числа плодов и скороспелости. При скрещивании раннеспелого сорта корнишона Мипси с различными салатными сортами огурца Хатчинс [61] доказал наличие гетерозиса по этим показателям. Шульте [124], анализируя результаты диаллельных скрещиваний 64 сортов из 12 стран, пришел к заключению, что степень гетерозиса, проявляющегося в числе плодов на растении, отражает удаленность между родительскими формами, основанную, скорее, на хронологическом разделении в эволюционном разрезе, чем на географическом или экологическом происхождении. Такое увеличение он считал аналогичным гетерозису, проявляющемуся при скрещивании инбредных форм. На основании данных диаллельного скрещивания по схеме 7×7 Якубова-Новикова [65] показала, что число женских цветков на растении увеличивается с возрастанием числа доминантных генов, а также, что среди неаллельных генов иногда наблюдается эпистаз. Было показано [66], что об-

6.16. Результаты испытаний салатных сортов огурца. Средний урожай по 10 зонам зарегистрированных гибридов салатного сорта огурца по сравнению со стандартным сортом Poinsett, ц/га (Robbins, 1979, неопубликованные данные)

Сорт	1974 г.		1975 г.	
	пригодные для продажи	высшего качества, %	пригодные для продажи	высшего качества, %
Poinsett	199	64	243	61
Victory	256	69	309	54
Sprint	268	64	299	56
Slicerite	—	—	262	63
Slice Master	—	—	—	—
<i>Средний урожай, ц</i>				
Сорт	73	52	361	220
Гибриды	106	71	431	248
Гетерозис, %	31	36	19	13

Продолжение табл. 6.16

Сорт	1976 г.		1977 г.		1978 г.	
	пригодные для продажи	высшего качества, %	пригодные для продажи	высшего качества, %	пригодные для продажи	высшего качества, %
Poinsett	342	46	346	59	317	52
Victory	417	47	403	56	—	—
Sprint	424	41	414	57	406	47
Slicerite	—	—	369	53	—	—
Slice Master	349	50	406	54	—	—
<i>Средний урожай, ц</i>						
Сорт	509	234	514	303	471	244
Гибриды	590	270	591	328	603	282
Гетерозис, %	16	16	15	7	28	16

щая листовая поверхность оказывает незначительное влияние на урожайность, в то время как определяющими являются соотношения женских и мужских цветков и продолжительность развития, коррелирующие с длиной главного стебля. Автором было показано, что в отдельных случаях повышение интенсивности фотосинтеза, обусловленное, по-видимому, полным или неполным доминированием, а также аддитивными эффектами, сказывается на повышении урожайности. Ткаченко [160] установил, что повышение уровня регуляторов роста влияет на скорость клеточного деления и содержание каталазы у гетерозисных гибридов. По данным Брежнева [23], комбинации гетерозиса могут быть предсказаны при наблюдении за ростом культуры дрожжей на среде, приготов-

ленной из смеси экстрактов двух родительских линий. Усиленный рост дрожжей говорит о наличии негетерозисной комбинации.

На основании результатов диаллельного анализа Ом и др. [104] установили гетерозис у огурца по раннему сбору плодов, валовому урожаю и общему числу плодов на растение. Ранний урожай главным образом обусловлен аддитивными эффектами. Было показано [48], что три гибрида, выращиваемые в камерах при двух разных температурах, чувствительны к изменению температуры (табл. 6.17). Авторы показали, что проявление гетеро-

6.17. Гетерозис по выходу сырой массы (в % к среднему показателю родителя или в % к лучшему родителю) трех сортов корнишонов

Сорт	Фаза трех листьев			Фаза цветения		
	корневая система	надземная часть	общее	корневая система	надземная часть	общее
Высокая температура (30—20 °C)						
Liberty	36(18)	14(7)	20(10)	25(10)	13(10)	16(0)
Calypso	30(23)	7(0)	14(7)	7(3)	6(4)	6(3)
Explorer	5(0)	5(0,8)	5(4,6)	16(12)	7(4)	7,5(9)
Низкая температура (27—14 °C)						
Liberty	61(47)	28(14)	37(25)	19(2)	13(9)	14(7)
Calypso	10(—5)	0,02 (—0,01)	4(—2)	11(8)	3(1)	5(2)
Explorer	5(1)	0,03(0,2)	3(3)	12(7)	1(—3)	3(—1,4)
Родословная: Liberty SMR 18×NC41; Calypso Gy 14×Addis; Explorer Gy 3×Chip-per.						

зиса по выходу зеленой массы наиболее очевидно в фазе трех листьев, чем в фазе цветения и в особенности по массе корней. В значительной степени гибриды различались по реакции на изменение температуры (сорт Liberty намного превосходил Calypso или Explorer), особенно на понижение, что согласуется с данными опытов, проводившихся в полевых условиях.

Был проведен опыт с использованием гибридов, полученных от восьми сортов из 49 при сравнении 11 поколений (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 , BC_1 , BC_2 , $BC_{1 \times 1}$, $BC_{1 \times 2}$, $BC_{2 \times 1}$, $BC_{2 \times 2}$) в условиях быстрой уборки урожая в двух пунктах, измерялись масса плодов и индекс плодоношения. Гетерозис рассчитывался как прибавка урожая в процентах по сравнению с оценкой среднего показателя родителя (табл. 6.18). На основании полученных результатов было сделано заключение, что именно кумулятивным действием независимых локусов с частичным доминированием можно объяснить различия, связанные с несколькими уровнями гетерозиготности. Результаты исследования шести гибридов по четырем признакам можно было

6.18. Прирост массы плодов на делянке, числа плодов на делянке и средней массы плода, %

Гетерозиготность, %	Масса плодов на делянке			Число плодов на делянке		Средняя масса плода		Индекс плодоношения	
		Clinton	Method	Clinton	Method	Clinton	Method	Clinton	Method
Родитель	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BC ₁ ×1									
BC ₂ ×2	25	10,9	7,8	0,9	6,7	10,1	0,2	2,6	5,5
F ₃									
BC ₁									
BC ₂	50	33,8	28,3	10,2	17,8	24,3	11,7	11,7	16,6
F ₂									
BC ₁ ×2									
BC ₂ ×1	75	36,7	43,9	10,0	23,7	28,2	17,7	10,4	18,5
F ₁	100	59,3	70,0	14,0	34,9	47,5	25,6	18,2	33,3

бы объяснить как аддитивное доминирование, действующее у большинства гибридов, как уже было показано при наличии существенных доминантных эффектов на гетерозис [50] (табл. 6.19). При этом имело место слабое взаимодействие доминирование — среда, однако существование более сильного взаимодействия аддитивный эффект — среда свидетельствует о необходимости проводить подбор родительских пар в различных экологических условиях, чтобы обеспечить более высокий уровень гомеостаза.

6.19. Гетерозис по средним показателям урожайности у гибридов огурца от шести скрещиваний, % [50]

Показатель	Скрещивание					
	NC M20× ×Tiny Dill	Addis× ×NC M20	NC PG× ×SMR 18	NC M21× ×NC PG	Addis× ×SMR 18	NC 8A× ×NC M12

Масса плода						
растение	50,65*	73,37*	139,15*	78,2*	—9,10*	93,10*
Число плодов						
растение	6,41	12,95	37,01*	40,55*	—5,42	48,51*
Средняя масса плода	43,00*	57,75	79,70*	29,71*	—5,28	30,94*
Индекс плодоношения	19,33**	28,17*	34,40*	30,00*	—2,60	48,57*

* Значимо на 1 %-ном уровне.

** Значимо на 5 %-ном уровне.

Повышение числа плодов — показатель проявления гетерозиса, а их число, приемлемое для использования, служит экономическим критерием. У корнишонов плоды неправильной формы,

образовавшиеся в результате неполного опыления, механических повреждений или задержки в развитии, обычно выбраковываются. У салатных сортов, выращиваемых до максимальных размеров, непригодными для продажи являются асимметричные плоды с плохой окраской. Плоды сортируются на высшего качества, товарные и бракованные. Было показано, что гибриды обоих типов дают в 2 раза больше бракованных плодов, чем свободноопыляемые сорта: корнишоны от 7—10 до 15—20 %, салатные огурцы 10—25, гибриды до 20—25 %. Поскольку рассмотренные гибриды гетерозиготны по гену гиноэции (Ff), большинство сформировавшихся цветков являются женскими, что приводит к образованию слишком большого количества плодов по сравнению с нормальными растениями, из-за чего некоторые плоды задерживаются в росте или недоразвиваются, в результате такие растения образуют бракованные или нестандартные плоды.

6.5.3. Проявление пола

Огурец — типичное однодомное растение. На одном растении мужских цветков образуется в 15—30 раз больше, чем женских. Частота образования и тип цветков контролируются генетически. Галун [47] описал генетику проявления пола у огурца, а также использование различных форм при производстве гибридных семян. У огурца существует пять типов проявления пола [119]:

$+/+$ F/F	Гиноэцийный	Все цветки женские	$MMFF$
m/m F/F	Гермафродитный	Все цветки обоеполые	$mmFF$
$+/+$ $+/+$	Моноэцийный	Цветки мужские и женские	$MMff$
m/m $+/+$	Андромоноэцийный	Цветки обоеполые и мужские	$mmff$
$- -aa$	Андрозцийный	Все цветки мужские	$- - aa$

Обозначенные главные гены модифицируются при проявлении пола генетическим фоном сорта и экологическими условиями: низкими освещенностью и температурой, приводящими к более высокому соотношению в пользу женских цветков; высокой освещенностью или длинным днем и высокой температурой, способствующими развитию мужских цветков. Для производства гибридных семян растения семенной родительской линии должны формировать только женские цветки. При первых попытках получать гибридные семена посевом в междурядьях моноэцийных сортов с использованием таких генетических маркеров, как размер листа для определения источника пыльцы, выход гибридов составлял 30—50 %.

6.5.3.1. Гиноэцийный тип

В Корее была получена высокогиноэцийная линия Shogoin (PI 220860), позволявшая получать семена F_1 в полевых условиях. Однако проявление гиноэции модифицируется генетическим фо-

ном: у Shogoin у основания стебля формировался случайный мужской цветок, в результате чего удавалось закрепить данный признак. Этот сорт служит основой для получения гиноэцийных линий, используемых при производстве гибридных семян в США.

6.5.3.2. Индукция образования мужских цветков

Проблему размножения гиноэцийных растений не удавалось решить до тех пор, пока Петерсон и Андер [113] не установили, что опрыскивание гиббереллином (ГК) АЗ проростков с листьями 4 см в диаметре вызывает формирование мужских цветков. Результаты последующих работ показали, что эффективнее ГК 4/7 [114], однако нитрат серебра (AgNO_3) намного превосходит действие ГК [161].

У культурного огурца цветки в период развития более чувствительны к экзогенным химическим веществам. Высокие концентрации этилена способствуют формированию у огурца, дыни и тыквы пестичных цветков, а у арбуза усиливают образование мужских цветков [121]. Ауксин регулирует накопление этилена в растениях. Как правило, гиббереллин способствует развитию мужских признаков. По своему действию на различных участках или на пути метаболизма он является антагонистом этилена. AVG ингибирует синтез этилена, а AgNO_3 и CO_2 могут косвенно влиять на синтез этилена, но могут и препятствовать его действию в тканях растений.

Использование гиббереллина для индукции образования мужских цветков в течение нескольких поколений привело к сдвигу у гиноэцийной линии в сторону моноэцийного типа, что обусловлено переходом к дифференциации или накоплением минорных генов, ведущим к «преобладающе женским» растениям. Последние в полевых условиях оказываются менее устойчивыми и образуют значительное количество пыльцы. Это, в свою очередь, снижает процент выхода гибридов у культуры на семена. У товарных культур создание инбредных форм продолжает оставаться проблемой.

Однако при использовании AgNO_3 при размножении родительских линий можно надеяться на улучшение положения. Факторы окружающей среды существенно влияют на проявление пола [47, 100]. Длинный день и высокие температуры благоприятствуют развитию у растений мужских цветков, а производственные посевы возделываются именно в таких условиях (штаты Колорадо, Орегон, Калифорния). Задачи семеноводства в полевых условиях отличаются от таковых при производстве семян в небольших масштабах для тепличных типов. Чтобы обеспечить опыление гиноэцийной гибридной культуры, выращиваемой для рынка, приблизительно 10 % семян моноэцийного сорта, отобранных в соответствии с фенотипическими признаками гибрида, обычно смешивают с семенами гиноэцийного гибрида. Возможно включение в сорт гена партенокарпии.

6.5.3.3. Получение гиноэцийных линий с использованием комплементарных гермафродитных закрепителей

Метод получения гиноэцийных семенных родителей был предложен Кубики [77]. Он заключается в скрещивании гиноэцийной линии $+/+F/F$ или $MMFF$ и андромоноэцийной линии $m/m/+/+$ или $mtff$, после чего через несколько поколений беккроссов гермафродитный тип $m/mF/F$ приобретает устойчивость. Затем этот тип будет скрещен с гиноэцийной линией, взятой в качестве женского родителя гибрида. При использовании гиноэцийной линии в качестве повторного родителя при беккроссе в последующих поколениях будут выделены гиноэцийные и гермафродитные изогенные линии. При их скрещивании можно получить 100 % гиноэцийных растений, которые можно использовать как семенные родительские формы. В период уборки урожая такие признаки, как форма плода и его окраска, можно использовать для определения типа растения: плоды гермафродитных растений короткие и крапчатые, что обусловлено плейотропностью; наоборот, плоды гиноэцийных растений длиннее и выравненные по окраске. Малки и Пайк [95] разработали такую же систему с использованием линии TAMU 950, полученной на основе сорта Crystal Apple.

6.5.4. Производство гибридных семян

Районы производства семян огурца сосредоточены в центральной долине штата Калифорния, в штатах Орегон и Колорадо. Огурец предпочитает жаркую погоду. В штате Калифорния рассаду высаживают в конце июня после озимых зерновых. Как правило, высаживают четыре ряда семенного родителя на один ряд опылителя, который убирают с поля после завязывания семян.

Решающим этапом является размножение гиноэцийного семенного родителя. Гомозиготные гиноэцийные линии получают в питомнике и обрабатывают ГК или нитратом серебра, индуцирующими образование мужских цветков. Потомство этих линий испытывают в полевых условиях, чтобы подтвердить у них наличие гомозиготности. Затем гомозиготные линии высаживают на изолированных участках или изоляционных камерах, а когда всходы достигнут соответствующего размера, отдельные ряды опрыскивают химическим препаратом, индуцирующим образование мужских цветков. Насекомые-опылители должны присутствовать в достаточном количестве. Засорение от моноэцийного сорта приведет к губительным последствиям. На этом этапе следует обращать внимание на все подробности.

6.6. Дыня (*Cucumis melo*)

6.6.1. Введение

Первые сообщения о гетерозисе у дыни (*Cucumis melo* L., $n=12$) относились к признаку раннеспелости. Растение это андромоноэцийное. Липперт и Легг [84] показали, что его следует

рассматривать как самоопыляемую культуру. Уровень перекрестного опыления в полевых условиях характеризуется чрезвычайной изменчивостью в зависимости от микроклимата и колеблется от 20—35 % [167] практически до 0 [64]. По данным Скотта [126], после 4—7 поколений самоопыления не наблюдаются инбредная депрессия и гетерозис по средней массе плодов или урожайности. Однако Спасов [145] установил, что гибриды от скрещиваний между сортами, различающимися по происхождению или биологическим признакам, были не только раннеспелыми, но и имели более высокие урожаи (в 3 раза).

6.6.2. Компоненты гетерозиса дыни мускатной

Бон и Дэвис [16] предложили разделить период роста на ювенильный — от посева до раскрытия первого пестичного цветка — и созревание — от цветения и опыления до созревания первого плода. В течение ювенильного периода гибриды между сходными типами обнаруживали доминирование, между типами канталупа и Honey Ball имел место гетерозис, однако у типов канталупа и кассаба подобные эффекты не наблюдались. Авторы объясняют это явление действием различных генов в различные фазы ювенильного периода.

Более раннее созревание, по-видимому, главное преимущество для использования гибридной дыни. Было показано (Chadha and Nandpurī, 1978), что раннеспелость является доминантным признаком и контролируется тремя группами генов.

Доминирование по контролю продолжительности периода созревания не было установлено. У одних гибридов он был длиннее, относительно других же были только предположения, что период созревания может быть короче [16]. При изучении полного периода роста неожиданные результаты дали комбинации стадий роста, например сочетание раннего цветения с более продолжительным периодом созревания. Авторы пришли к заключению, что, скорее, следует предполагать наличие доминирования, чем гетерозиса.

Кубики [75] провел сравнительный анализ F_1 и F_2 гибрида, полученного при скрещивании *C. melo agrestis* с *C. melo vulgaris* сорта Грибовский с родительскими формами. Грибовский относится к раннеспелым, товарным, сортам. *C. melo agrestis* — мелкоплодный сорт, не использующийся в товарном производстве. Поэтому сравнение проводилось по множеству противоположных признаков. Был выявлен значительный гетерозис у родителя более крупного размера по следующим признакам: число стеблей и их длина, размер листа, количество сформировавшихся женских и мужских цветков, продуктивность растения, но в основном не отличался от среднего родительского показателя по срокам появления первого цветка, развития плодов и созревания первых плодов. По мнению автора, гетерозис обусловлен взаимодействием особых генов, поэтому при скрещивании сорта Грибовский (низ-

кая степень ветвления, высокие темпы роста) с *agrestis* (высокая степень ветвления, низкие темпы роста) был получен гибрид с высокой степенью ветвления, высокими темпами роста. Аналогичным образом Грибовский (немного плодов) в сочетании с *agrestis* (много мелких плодов) давал F_1 со средним числом крупных плодов, общая масса которых значительно превышала массу плодов лучшего родителя.

Липперт и Легг [83, 84] при анализе серий диаллельных скрещиваний 10 сортов и 45 комбинаций скрещиваний F_1 между ними выявили 3 %-ный гетерозис по раннеспелости. Наблюдался значительный гетерозис в период между уборкой первого и третьего созревания плодов по массе первых трех плодов с одного растения, уровню растворимых веществ и форме плода (табл. 6.20). Как на общую, так и на специфическую комбинационную

6.20. Сравнение компонентов урожая по результатам 45 скрещиваний между 10 сортами дыни мускатной в трех географических пунктах [84]

Среднее	Сроки появления первого цветка, дни	Число дней между первым и третьим созреванием плодов	Масса первых 3 плодов, г	Масса всех плодов на растении, г	Общее число плодов на растении	Число ранних плодов
10 родителей	110,7	7,4	1028	9772	12,0	3,6
45 гибридов	106,9	9,1	1112	11415	13,1	4,3
Гетерозис	-3,4*	22,6**	8,2*	16,8*	9,6	19,0

Сравнение качественных показателей по результатам 45 скрещиваний между 10 сортами дыни в трех географических пунктах [83]

Среднее	Мякоть, %	Толщина кожицы, см	Растворимые сухие вещества, %	Индекс сорта
10 родителей	42,87	3,77	11,47	1,15
45 гибридов	42,45	3,44	12,31	1,17
Гетерозис	-1,0	-8,8	+7,3*	+1,7*

* Значимо на 1 %-ном уровне.

** Значимо на 5 %-ном уровне.

способность влияли сроки первой уборки урожая, масса первых трех плодов, однако для остальных признаков, по-видимому, более важную роль играла общая комбинационная способность.

Авторы высказали предположение, что результаты диаллельного анализа можно использовать для распознавания лучших родителей, из которых будет сформирован синтетик с широкой генетической основой, обладающий хозяйственно ценными признаками. Из него, в свою очередь, будут получены инбредные линии.

Взаимодействие общая комбинационная способность — географический пункт и аддитивные эффекты играют более важную роль, чем неаддитивные, поэтому отбор следует проводить в различных экологических условиях. Было показано, что у дыни не проявляется инбредной депрессии, следовательно, ее можно считать самоопыляющейся культурой, а стандартные сорта с ценными признаками можно изолировать.

Манджер [96] указывает на преимущества гибридных дынь и методы получения гибридов путем искусственного опыления с использованием сохраненной пыльцы, наносимой на рыльца пестиков цветков, кастрированных после полудня до наступления цветения. При этом предполагается завязывание семян на 20 %. Фостер [45] показал, что при скрещивании в полевых условиях с применением в качестве маркера гена неопушенности можно получить 30—35 % гибридных семян F_1 при использовании в качестве семенных родителей линии с андромоноэцией и 60 % гибридных семян при использовании линий с моноэцией. Поскольку неопушенные всходы легко выбраковать при завышенных нормах высева и выбраковке, возможно получение удовлетворительных и хорошо укоренившихся гибридов F_1 .

6.6.3. Проявление пола

Сексуализация у дыни напоминает таковую у огурца, однако ее генетическая регуляция осуществляется несколько иначе [120].

<i>Aagg</i>	Гиномоноэцийный	Все цветки женские (несколько обоеполых)
<i>aagg</i>	Гермафродитный	Все цветки обоеполые
<i>aaGG</i>	Андромоноэцийный	Обоеполые и мужские цветки
<i>AAGG</i>	Моноэцийный	Женские и мужские цветки

Группа стандартных плодовых сортов относится к андромоноэционным. Перенос моноэцийных или гиномоноэцийных факторов вызывает удлинение завязи, что приводит к возникновению плодов овальной формы. Обусловлено это, по-видимому, наличием тесносцепленных генов, а не плейотропией. Со временем удалось получить моноэцийные сорта с округлой формой плода.

Гиномоноэцийный тип обусловлен действием модификаторов, повышающих степень проявления женских признаков до почти полной гиноэции. Такая линия была получена на основе скрещивания моноэцийная форма × гермафродитная форма [120]. Эффект использования сексуализации при производстве семян достигается либо увеличением числа женских цветков, обрабатывая растения этрелом или аларом [13, 85, 122], как это делается на семенных участках тыквы, либо путем создания семенного фонда гиноэцийных растений, стимулируя $AgNO_3$ образование мужских цветков на растениях высокогиноэцийной линии, как было описано для огурца. Несмотря на то что эндогенный этилен регулирует проявление пола у обоих видов, пути метаболизма для такого типа регуляции, по-видимому, другие, так как применение гибберелли-

на на дыне неэффективно [121]. Использование нитрата свинца в концентрации 100—200 мг/кг [105] приводит к образованию приблизительно 12 обоеполых цветков на первых 20 узлах растения женского типа. Это растение можно подвергнуть самоопылению или сестринскому скрещиванию для получения семян.

Кубики [76] описал метод получения 100 %-ной гиноэцийной линии от скрещивания гермафродитной (*aagg*) линии с моноэцийной (*AAGG*) и выделения гиноэцийного (*Aagg*) и гермафродитного типов (*aagg*), скрещивание которых даст все гиноэцийные растения (*Aagg*). Автор показал, что для передачи этим линиям хозяйственно ценных признаков потребуются продолжительная и сложная селекционная программа.

6.7. Тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo*)

6.7.1. Компоненты гетерозиса тыквы обыкновенной

У тыквы обыкновенной (*Cucurbita pepo* L., $n=20$) гетерозис преимущественно выражается в числе плодов на растении и раннеспелости (Curtis, 1939). В литературе нет данных по изучению доминирования, сверхдоминирования или аддитивных эффектов у тыквы. Однако на основании имеющихся результатов было высказано предположение, что сверхдоминирование обуславливает раннеспелость. Кертис [29] показал наличие 114 %-ного гетерозиса по урожайности ранних плодов по сравнению со средним родительским и 87 %-ного по сравнению с лучшим родителем (табл. 6.21). Также он отмечает у F_2 87 %-ный гетерозис в начале сезона уборки, в конце же продуктивность F_1 повысилась на 16 %, а F_2 — на 10 % по сравнению со средней продуктивностью родителей.

Результаты сравнительных полевых испытаний [42] тыквы обыкновенной желтоплодного типа показали, что девять товарных

6.21. Гетерозис тыквы обыкновенной [29]

Родительские формы	Число ранних плодов		Общее число плодов	
	Mt Carmel	Windsor	Mt Carmel	Windsor
Ранний сорт	240	164	3116	2384
Сопп № 10	190	234	2162	1716
Гибрид				
F_1	405	483	2921	2514
F_2	417	357	2898	2243
Гетерозис, %				
F_1	88	142	12	22
F_2	93	79	10	9
F_1		114		16
F_2		87		10

гибридов F_1 по показателям раннего урожая превосходят три стандартных сорта на 46 % и по показателям валового сбора — на 19 %. В сравнительных испытаниях 12 товарных гибридов F_1 зеленоплодного типа (цаккини) по показателям раннего урожая обнаружили в среднем прибавку на 20 %, а по показателям валового сбора — на 24 % (табл. 6.22). При сравнении лучшего гибрида F_1 с лучшим стандартным сортом прибавка по показателям раннего урожая в группе желтого типа составила 52 %, а по показателям валового сбора — 22 %. В группе зеленоплодного типа они были соответственно 61 и 41 %.

6.22. Результаты ранних и валовых урожаев сортов и гибридов тыквы обыкновенной желтоплодного и зеленоплодного типов, полученные при повторных испытаниях (штат Флорида), ц/га [42]

Зеленоплодные типы, осень 1977 г.			Желтоплодные типы, весна 1978 г.		
	ранний урожай	валовой урожай		ранний урожай	валовой урожай
12 гибридов	107,0	299,3	9 гибридов	99,9	275,3
2 сорта	89,0	241,7	3 сорта	68,3	230,5
Гетерозис, %	20	24		46	19
Диапазон варьирования	11—84	11—56		18—82	0—45

Таким образом, можно предположить, что у тыквы обыкновенной имеют место гетерозис по раннеспелости и ощутимое увеличение валового урожая.

Хейбер [54] показал, что у сортов Table Queen или Ascop, пригодных для хранения, не наблюдается инбредная депрессия, но линии, отобранные и подвергнутые искусственному опылению на протяжении пяти поколений, превосходили по урожайности родительские сорта.

6.7.2. Химическая регуляция пола и производство гибридных семян

В 1980 г. производство гибридов F_1 тыквы обыкновенной составляло 56 % от общего производства семян тыквы в США. У семенных родителей в течение нескольких лет удаляли нераскрывшиеся мужские цветки с интервалами в 2—3 дня в период раннего цветения. Женские цветки, раскрывающиеся позднее, не образовывали зрелых семян. Добиться полного удаления цветков было трудно, что приводило к засорению урожаев семян.

Этилен является химическим регулятором пола у тыквенных [13], а обработка молодых растений в фазу двух листьев этиленом ингибирует образование мужских цветков на 2—3 недели, поэтому можно легко получать гибридные семена тыквы обыкновенной в промышленных масштабах. Для полного ингибирования мужской репродуктивной сферы на стадии завязывания плодов Шеннон

и Робинсон [127] рекомендуют проводить две обработки в фазу двух — четырех листьев в концентрации 600 мг/кг.

В производственных питомниках обычно закладывают по два ряда семенного родителя на один ряд опылителя, а после завязывания семян растения-опылители в рядах удаляют с поля. Потребительская стоимость гибридных семян превышает примерно в 2 раза потребительскую стоимость семян стандартных сортов.

6.8. Тыква крупноплодная (*Cucurbita maxima*)

6.8.1. Компоненты урожая и гетерозис

У тыквы крупноплодной (*Cucurbita maxima* Duch. и *Cucurbita moschata* Duch., $n=20$) Башнелл [24] провел сравнительный анализ типов Hubbard, инбредных в четырех поколениях, и гибридов, полученных при скрещивании между некоторыми из этих инбредных линий. По сравнению со средним родителем наблюдалось 7 %-ное увеличение средней массы плодов и 5 %-ное повышение продуктивности на одно растение. Автор показал, что в данном случае урожайность нельзя рассматривать в качестве основного показателя, поскольку линия № 20, самая низкоурожайная и мелкоплодная, была единственно признанной на товарном рынке, вероятно, из-за ее раннеспелости.

Хатчинс и Кростон [62] сравнили результаты скрещивания от восьми сортов с общей родительской формой — инбредной линией Green Gold (табл. 6.23). Авторы установили, что в среднем гетерозис составлял 68 % по общей продуктивности растения, 78 % — по продуктивности зрелых плодов на растение, 24 % — по средней массе плода и 3 % — по числу плодов на растение. Первые пестичные цветки раскрывались у этих гибридов на 2—3 дня раньше.

6.8.2. Производство гибридных семян

Существует ограниченное количество товарных гибридов F_1 тыквы крупноплодной. Габитус тыквы разнообразен, поэтому контроль за проявлением пола в полевых условиях затруднен. Обработка этрелом производится, как у тыквы обыкновенной. Она эффективна у сорта Butternut вида *C. moschata* [27]. Однако регуляция проявления пола у *C. maxima* еще плохо изучена. У вида *C. maxima* наблюдается проявление генетической мужской стерильности [125], поэтому 50 % фертильных особей, появившихся при расщеплении признака, можно выбраковывать, пока плети относительно невелики. У стерильных мужских цветков андроей не развивается, и селекционер может легко различить эти две формы. Производство гибридных семян тыквы крупноплодной в 1980 г. в США составило около 10 % от общего производства семян.

6.23. Результаты сравнительных испытаний тылов крупноплодной при скрещивании контрольной линии с инбридными линиями восьмью сортам

Инбридная линия Green GoldX	Продуктивность растения, кг				Средняя масса плода, кг		Число плодов на расте- нии		Число дней до появле- ния первого женского цветка	
	всех плодов		зрелых плодов		средний показатель родителей	F ₁	средний показатель родителей	F ₁	средний показатель родителей	F ₁
	средний показатель родителей	F ₁	средний показатель родителей	F ₁						
Banana	15,3	23,6	13,5	19,8	2,4	3,1	8,3	8,4	58,8	58,7
Banana	16,2	24,1	14,8	19,7	2,5	3,4	8,2	8,3	60,3	56,1
Arikana	10,9	24,8	8,9	22,6	1,8	3,2	7,6	8,7	53,9	52,4
Blue Hubbard	13,9	26,8	11,9	26,8	2,9	3,3	7,6	8,0	64,1	61,7
Delicious	11,7	25,3	9,7	24,0	2,8	3,4	7,1	7,5	56,1	55,4
Banquet	13,7	22,2	11,4	20,0	2,3	2,8	8,0	8,7	60,5	58,0
Kitchenette	19,0	23,4	16,3	21,9	1,9	2,4	11,3	10,3	60,4	57,8
Mam, Chile	27,2	39,7	23,4	36,6	4,8	5,0	8,7	8,4	58,8	59,4
New Brighton	11,7	25,3	9,7	24,0	2,8	3,4	7,1	7,5	56,1	55,4
Hubbard										
Средний гетерозис		68		78		24		3		—3

Семейство пасленовые

6.9. Баклажан (*Solanum melongena*)

6.9.1. Введение

Родина баклажана (*Solanum melongena* L., $n=12$) — Индия и Китай, где он является одной из основных овощных культур. Также широко распространен он в странах Южной Европы, в Новом Свете — в меньшей степени [21]. По этой причине большая часть результатов изучения особенностей размножения этой культуры поступает из районов ее наибольшего распространения: Индии, Италии и Японии. На возможности промышленного использования гибридов F_1 указывал Какизаки [72], ссылаясь на данные, полученные в 1923—1926 гг. об урожайности гибридов по сравнению со стандартными сортами. Гибриды проявляли 51 %-ный и 76 %-ный гетерозис. В этот период Сайтамаяская сельскохозяйственная опытная станция обеспечивала производство семян F_1 , достаточное для ежегодного посева на площади около 0,5 га. Поступали также дополнительные гибридные семена от фермеров.

Автор показал, что в большей степени гетерозис проявляется у гибридов, полученных от скрещиваний между разнообразными родительскими формами, несущими в совокупности множество благоприятных факторов роста.

6.9.2. Компоненты урожая

Структура урожая обусловлена несколькими ростовыми признаками — размером растения, числом первичных ветвей, плодов на растении, дней до начала цветения и средней массой плода. Группой ученых из Индии было проведено изучение характера наследования (табл. 6.24) этих признаков. В литературе нет данных о наличии сверхдоминирования для каждого из признаков. Было показано, что важную роль играют аддитивные и неаддитивные эффекты. Результаты шести подобных исследований приведены в таблице 6.25. Дхарм выдвинул предположение [31], что существует, по крайней мере, один из трех действующих факторов, ответственных за каждый из признаков, изученных на специфическую комбинационную способность. Также он показал, что некоторые сорта, например Mukta-Kechi (по продуктивности растения) или Aaka-Kusamakar (по числу плодов на растение) имеют хорошую общую комбинационную способность по упомянутым признакам.

В штате Техас в период осеннего и весеннего сева было проведено изучение [2, 3] родительских форм, F_1 , F_2 и гибридов, полученных при беккроссах от скрещивания между позднеспелыми сортами Black Beauty и PI 169651 с удлиненными плодами. Авторы показали, что гетерозис отсутствует по признаку высоты расте-

6.24. Результаты анализа вариансы и оценок наследуемости по различным компонентам урожая баклажана

Система	Высота растения	Число дней до цветения	Число плодов на растение	Продуктивность	Экспериментальный материал	Литературный источник
ОКС**	2411*	52528*	2497*	14,58*	Диаллель 7×7	
СКС***	327*	6203*	1139*	21,98*		[139]
ОКС	105*	8,76	219,47*	21925*	Диаллель 5×5	[112]
СКС	89*	23,27*	1,91	51626*		
Наследуемость, %	44	53	81	68		
ОКС	484*	179*	439*	3,16*	20 родительских форм	[140]
СКС	218*	80*	65*	1,75*	90 гибридов F ₁ 90 гибридов F ₂	
Оценки наследуемости, %						
ОКС	72,4	57,2	77,0	59,5	2 родительские формы	[39]
СКС	34,6	33,1	38,1	16,2		

* Достоверная на 1%-ном уровне.
 ** ОКС—общая комбинационная способность.
 *** СКС—специфическая комбинационная способность.

ния или числа дней до цветения; по вегетативной продуктивности — небольшой, или совсем отсутствует. Однако очевидный гетерозис наблюдался по валовому сбору урожая и продуктивности с растения.

Типы баклажана различаются по многим показателям от небольшого габитуса до крупного и высокого, от ранне- до поздне-спелости; плоды от шарообразной до удлиненной и тонкой формы; окраска кожицы колеблется от черно-синей, зеленой, красной до белой. Изменчивы также и национальные вкусы, определяющие спрос на баклажаны, а также колебания рыночного спроса. Такое положение имеет место и в странах Востока: здесь предпочитают типы баклажана с небольшими, удлиненными плодами; на американском рынке пользуются спросом крупные плоды овальной формы.

Почти все исследователи подчеркивают, что любая селекционная программа, направленная на выработку плодов желаемой формы у данного типа, может быть успешно реализована, трансгрессивные отборы на повышение продуктивности и мощности растений осуществляются также и у других культур семейства Solanaceae. Однако, поскольку продуктивность определяется двумя показателями — числом и массой плодов, проявляющих гетерозис примерно на 50 %, использование гибридов можно считать оправданным. Тем не менее было показано [31], что не все комбинации скрещивания окажутся ценными, поскольку ожидается проявление и специфической комбинационной способности, к тому же число генов, контролирующих признаки, по-видимому, колеб-

Система	Высота растения	Число боковых побегов	Число дней до цветения	Масса плода	Длина плода	Число плодов на растение	Продуктивность	Литературный источник
Размах варьирования	0,7—23	7,7—39		4,3—48		13—54	4,4—106	[138]
	Доминирование		Доминирование	Доминирование			Доминирование	[140]
	Неаддитивность	Аддитивность	Неаддитивность	Неаддитивность	Аддитивность	Аддитивность	Неаддитивность	
Гетерозис, %	61	146	13		Неаддитивность	Неаддитивность		
Тип	СКС*	СКС	СКС			105	97	
Гетерозис, %	11—23	25—38				СКС	СКС	[31]
Тип	Аддитивность				Аддитивность		66—494 Аддитивность	[112]
	Неаддитивность	Неаддитивность	Неаддитивность				Неаддитивность	[102]
Гетерозис, %				14		75	64	
Гетерозис, %	11	61				21	33	[159]

Экспериментальный материал—[138]: 7 сортов, 20 гибридов F_1 ; [140]: 20 родительских форм, 90 гибридов F_1 , 90 гибридов F_2 ; [31]: 9 сортов; [112]: диалель 5X5; [102]: 2 сорта, [159]: 5 сортов, 18 гибридов F_1 .

* СКС—специфическая комбинационная способность.

лется от одного до трех. Силветти и Брунелли [133] выдвинули предположение, что почти все исследуемые признаки имеют многофакторный характер наследования и высокую наследуемость и будут реагировать на отбор при улучшении сортов.

6.9.3. Производство гибридных семян

Производство гибридных семян требует очень больших затрат труда. Скрещивание неродственных форм в естественных условиях происходит редко. Цветки у баклажана относительно крупные, тычинки образуют конус, пыльца высвобождается через поры на верхушках пяти сросшихся пыльников. Шмель повисает на конусе и раскачивает цветок, стряхивая пыльцу себе на брюшко, чем и осуществляется осуществление естественного перекрестного опыления. Насекомые-опылители никогда не посещают кастрированные цветки. Таким образом искусственное опыление проводить относительно просто. Пыльники удаляют за день до начала цветения, именно в этот период рыльца пестиков восприимчивы к приему пыльцы.

По-видимому, зоны производства гибридных семян баклажана сосредоточены в Чили, Италии, Японии и на Тайване. Такое предположение основывается на количестве семян, импортированных в 1980 г. в Соединенные Штаты Америки. Однако баклажан в США — культура второстепенная; гибриды в основном высевают на приусадебных участках и в небольших плодовоовощных хозяйствах.

6.10. Перец горький (*Capsicum annuum*)

6.10.1. Введение

Из двух основных возделываемых видов перцев самым распространенным является *Capsicum annuum* L. ($n=12$). Вид *C. frutescens* распространен в Африке, он характеризуется высоким содержанием капсаицина, придающего плодам жгучий вкус.

В США он представлен сортом Tobasco. Эти два вида могут быть подвергнуты перекрестному опылению, только если вид *C. frutescens* будет семенной родительской формой.

Сорта *C. annuum* характеризуются многообразием морфологических признаков: высоты растений, размеров плодов, сроков цветения, индекса формы плода, его окраски, вкусовых качеств и т. п. Плоды мелкоплодных, тонкокожих, урожайных типов перца со жгучим вкусом используют либо для приготовления горячего соуса, либо высушивают и перемалывают для использования в качестве специй. Горький молотый столовый перец готовят из очень острых типов, на зеленые салаты идут сладкие овощные перцы главным образом из Восточной Европы.

6.10.2. Компоненты урожая

Интерес к гибридизации острых горьких типов сосредоточен на определении наследуемости признаков, различных компонентов урожая и механизма их действия в селекционных программах по улучшению сортов. Результаты некоторых исследований [79, 82, 134, 137] (табл. 6.26) показали, что контроль большинства

6.26. Компоненты гетерозиса, анализ варьансы и наследуемости у горьких перцев

Система	Высота растения	Число боковых побегов	Длина плода	Ширина плода	Число плодов на растении	Продуктивность на растение	Средняя масса плода	Общее содержание каротина	Литературный источник
ОКС***, %	79	72	61	77	84	79			
СКС**	88	76	20	25	84	40			[134]
ОКС, %	99	96	99	95	99	99			[137]
СКС	47	25	76	87	3	7			
Наследуемость, %	67	78	88	91	77	73	74	82	[79]
ОКС			11500*	1025*	22910*	576	59*	134*	[82]
СКС			131*.	15	224	575	0,7	9	
Гетерозис			7,31*	2,93	—0,02	27,4*	8,7	3,9	

Примечание. Экспериментальный материал—[134]: 2 инбредные линии; [137]: 8 сортов, 28 гибридов F_1 ; [76]: 2 сорта, 79 гибридов F_2 ; [82]: диаллель 9×9 .

- * Достоверно на 1%-ном уровне значимости.
- ** Достоверно на 5%-ном уровне значимости.
- *** ОКС—общая комбинационная способность.
- ** СКС—специфическая комбинационная способность.

признаков общей комбинационной способности (аддитивные эффекты) является полигенным. Было показано [134, 135, 137], что у перца имеет место высокая специфическая комбинационная способность, влияющая на урожайность и число плодов на растение. Авторы [135] сделали предположение, что гибриды F_1 можно с успехом использовать для повышения урожайности. Значение этой культуры невелико, так как стоимость гибридных семян — главное препятствие для их использования.

Сорта сладкого перца с плодами колоколовидной формы, а также удлинёнными коническими, пригодными для жарения, характеризуются главным образом недостаточно развитыми железами на семяносе, выделяющими капсаицин. Благодаря этому признаку вышеупомянутые типы широко используются для приготовления салатов. Типы с острым вкусом плодов действительно существуют у *C. annuum*, как, например, сорт Сауеппе, поэтому при производстве семян следует соблюдать осторожность, чтобы не передать этот признак какому-либо сорту сладкого перца.

Сравнительные полевые испытания гибридных комбинаций и приспособленных к местным условиям сортов, относящихся к тому же типу, выявили наличие почти 35 %-ного гетерозиса по валовому урожаю. В испытаниях, проведенных в Риджтауне (провинция Онтарио) [94] (табл. 6.27), т. е. в зоне, пригодной для промышленного возделывания этой культуры, четыре из пяти гибридов дали приблизительно одинаковый урожай — 31—37 т/га,

6.27. Результаты испытаний гибридов и сортов перца [94]

	Урожайность, т/га	Длина плода, см	Средняя масса, г		Урожайность, т/га	Длина плода, см	Средняя масса, г
Гибриды				Свободноопыляемые сорта			
Green Boy	28,24	8,0	140	Staddon Select	35,60	8,5	155
Belle Boy	31,57	9,0	175	Midway	25,85	9,0	190
Hybelle	34,51	9,0	140	KRG 3	21,80	9,0	175
Lady Belle	37,36	9,0	175	Среднее	27,75		
Big Bertha	35,06	11,0	200	Гетерозис, %	20		
Среднее	33,35						

тогда как урожай местного сорта составил 35,6 т/га. Урожай двух сортов — Midway и KPG 3 — одного типа, но полученный в других климатических зонах, в среднем составил около 24 т/га. Это еще раз подтверждает, что урожай — сложный параметр, отражающий влияние на конечный продукт целого ряда систем, а общая комбинационная способность или аддитивные эффекты, проходящие через местные условия среды, могут накапливаться как эффективная и стабильная система роста и, по-видимому, комбинироваться в гибриде.

Перцы, предназначенные для быстрой продажи, должны иметь определенный товарный вид: выравненность по форме плодов, часто имеющих толстые стенки; четыре доли; массу более 150 г; темную однородную зеленую или ярко-красную окраску, придающую сильный блеск. Важнейший показатель здесь — скороспелость, поскольку большую роль играет разница в ценах. В результате эффективный выход продукции связан, по-видимому, не только с простым накоплением углеводов. Данные, полученные учеными из Израиля, где экспортный рынок представлен продукцией высшего качества, говорят в пользу этого предположения. В то время как гибриды обнаруживали 9 %-ную прибавку по валовому урожаю, они были на 75 % лучше по качеству экспортируемого продукта и на 195 % лучше по урожаю первых трех сборов, пригодному для экспорта [132].

Было показано, что у сладких перцев гетерозис имеет место по признакам высоты растений, срокам цветения, массе плодов, их качеству, раннему урожаю и валовому сбору. Гилл и др. [52] на основе диаллеля 6×6 установили наличие значительной общей и специфической комбинационной способности по срокам цветения, числу плодов на растение, размерам плодов ранней и валовой продуктивности на растение, а также, то что степень генетического разнообразия родительских форм прямо пропорциональна диапазону проявляющегося гетерозиса. Существуют данные [27], которые показывают прибавку раннего урожая на 108 % и валового урожая — на 14 %. Были получены данные [152] о наличии сверхдоминирования по высоте растений, количеству плодов на растение и валовому сбору. Авторы выдвинули предположение, что 2 гена контролируют признак высоты растений, 5 генов — средней массы плода, 31 ген — ранней урожайности и 25 генов — валовую урожайность, причем все с низким значением наследуемости. Дикил и др. [33] выявили 28—47 %-ный гетерозис по продуктивности гибридов от скрещиваний сортов разных экологических групп, различающихся по ростовым признакам.

Гетерозис на урожайность — результат взаимодействия различных компонентов: размера растения, раннего цветения, средней массы плода и числа плодов на растение, а также мощности растения. Бетлах [11] установил, что гетерозис прежде всего обусловлен числом плодов на растение, коррелирующих со средней массой плода. В редких случаях прибавка урожая обусловлена только средней массой плода. Гилл и др. [53] показали, что изменение урожайности более чем на 50 % объясняется числом плодов на растении (табл. 6.28). Бетлах и Фридрих [12] на осно-

6.28. Генотипические корреляции у сладкого перца [53]

Показатель	Ранний урожай	Размер плодов	Число плодов на растение	Число дней до цветения
Валовой урожай	—0,011	—0,144	—0,709*	—0,032
Ранний урожай		—0,179	—0,012	—0,461
Размер плодов			—0,194	0,045
Число плодов на растение				0,079

* Достоверно на 1%-ном уровне значимости.

вании данных по приросту сухой массы листовых дисков установили, что между интенсивностью фотосинтеза в начальные фазы развития и продуктивностью растения не существует очевидной коррелятивной связи. Было показано [51], что на стадии формирования бутонов наблюдается увеличение сухой массы на 58 % и массы корней — на 100 %, по-видимому, в результате ускоренного роста при более раннем созревании урожая. Были получены данные [147] об увеличении поверхности листа у гибридов по сравне-

нию с родительскими формами главным образом в начале плодообразования.

Большинство признаков, по-видимому, имеет аддитивный характер наследования, а поскольку существует множество форм с желательными признаками при подборе соответствующих родительских форм, относительно легко получить гибрид F_1 . Был получен сорт Poznan Sweet, созданный на основе тройного скрещивания Susser $\times$ (D103 $\times$ Sivria 600). Этот сорт давал такие же урожаи, как и гибриды F_1 . Проведя диаллельный тест 6×6 , Силветти и Джованелли (1976 г.) пришли к заключению, что отбор по признакам, обнаруживающим высокие аддитивные эффекты, можно использовать при улучшении сортов, однако в некоторых случаях, по-видимому, удобнее получать гибриды F_1 . Ограниченное проявление гетерозиса по различным факторам, влияющим на урожайность, например 10 % — по числу цветков и 10 % — по увеличению массы плода, можно перевести в 21 %-ный гетерозис по урожайности (см. табл. 6.27).

Нельзя рассчитывать, что все гибридные комбинации будут проявлять гетерозис. Это возможно только при скрещивании близкородственных типов или неродственных сортов [33]. По некоторым ценным признакам гетерозис может не проявляться. Перцы богаты аскорбиновой кислотой, однако было показано [11, 151], что гены, ответственные за снижение концентрации кислоты, являются не полностью доминантными. Общее содержание каротина, в частности, у горького перца обусловлено общей комбинационной способностью. Не была выявлена [90] зависимость между содержанием в плодах сухого вещества и капсаицина, несмотря на то что по этим факторам был обнаружен гетерозис. Маркова и Попова [88] установили, что у гибридов встречаются новые белки, не обнаруженные ранее. Так, при скрещивании родительских форм с 18 и 19 полосами в электрофореze был получен гибрид с 21 полосой, а при скрещивании родительских форм с 17 и 18 полосами получили гибрид с 19 полосами.

6.10.3. Производство гибридных семян

Перцы, как правило, самоопыляющиеся растения. Однако при низкой степени самоопыления наблюдается также и незначительное перекрестное опыление. Было обнаружено [103], что в потомстве отдельные растения, рецессивные по нескольким генам, выращенные в центре блока 6×10 м с доминантными признаками, подвергались перекрестному опылению: четыре сорта — 10—15 %, а два других — 23 и 31 %. В аналогичном тесте [136] горькие перцы обнаружили 35—38 % скрещиваний, а Даскалов [30] установил 46—67 %-ное завязывание семян у форм с мужской стерильностью. Цветки были без запаха, но имели нектар. Эти цветки иногда посещают медоносные пчелы, если остальные растения их не привлекают. Возможно, что и другие насекомые, например

одиночные пчелы, играют некоторую роль, в особенности при географических различиях, в изменении степени ауткроссинга.

По мнению американских фермеров, кастрация и искусственное опыление стали обычными технологическими приемами, а зоны семеноводства гибридов F_1 сосредоточены на Тайване, в Южной Корее и Гватемале.

Кастрации можно избежать при использовании форм с мужской стерильностью. Такие формы в некоторой степени согласно поступившим сведениям используют французские селекционеры. Известно, по крайней мере, три неаллельных гена мужской стерильности [128]. Существуют данные о попытке использования далапона для кастрации [59].

У сортов *Сауепе*, *California Wonder* и межвидовых гибридов были выделены формы с цитоплазматической мужской стерильностью [101]. Шифрисс и Френкель [129] обнаружили систему ЦМС у двух форм горького перца, носителей только генов — восстановителей фертильности, для которых сладкие типы *Yolo Y*, *Naharia* и *Vinedale* служили смесями, позволяющими выделять закрепители стерильности и восстановители фертильности. Несколько позже Шифрисс и Гьюри [131] сообщили, что эта ЦМС в некоторых генетических фонах была высоконестабильна, приводя к 28—62 %-ному самоопылению у форм с ЦМС сортов *Zohar* и *Yolo Y*.

Использование форм с мужской стерильностью в семеноводстве гибридов пока не достигло промышленных масштабов. По данным Шифриса и Гьюри [130], полевые испытания семенной продуктивности гибридов на основе форм ЦМС дали хорошие результаты, когда растения с ЦМС смешивались с опылителями. Таким образом, себестоимость гибридных семян, импортируемых даже из стран с дешевым ручным трудом в Соединенные Штаты Америки, оказывается в 15—20 раз выше, чем себестоимость семян обычных свободноопыляемых сортов.

6.11. Шпинат (*Spinacia oleracea*)

6.11.1. Введение

Гетерозис шпината (*Spinacia oleracea* L., $n=6$) изучал Николайзен [98]. В отдельных случаях в течение трехлетних опытов ему удалось получить значительные прибавки урожая по сравнению с материнским родителем. Автор пришел к заключению, что степень гетерозиса обусловлена различным действием генетических факторов в нескольких комбинациях, условия возделывания культуры оказывают влияние на его проявление. Томпсон [156] исследовал пути получения гибридов шпината и их продуктивность. Сравнив 12 гибридов с тремя сортами и восемью инбредными линиями, автор представил данные, показавшие наличие приблизительно 20 %-ной прибавки урожая у гибридов и почти 4 %-ной депрессии по урожаю, вызванной инбридингом (табл. 6.29). В то же время Джонс и др. [70] в США передали в про-

6.29. Результаты сравнительных испытаний гибридов, сортов и инбредных линий шпината по продуктивности за два периода уборки урожая [156]

	Продуктивность: средняя масса растения, г			Продуктивность: средняя масса растения, г	
	первая уборка урожая	вторая уборка урожая		первая уборка урожая	вторая уборка урожая
12 гибридов	49,0	122,6	Гетерозис, %		
3 сорта	40,8	106,7	Гибрид/сорт	20,1	16,3
8 инбредных линий	39,9	98,9	Гибрид/инбредная линия	22,6	23,5
			Сорт/инбредная линия	2,1	6,2

изводство первый промышленный гибрид шпината и опубликовали результаты испытаний, проведенных в штатах Техас и Арканзас, согласно которым у шпината с морщинистыми листьями имел место более чем 60 %-ный гетерозис (табл. 6.30). Уэбб и Томас [165] сделали обзор по истории получения гибридного шпината.

6.30. Показатели урожайности гибрида Early Hybrid 7 и конкурсных сортов шпината огородного в штатах Техас и Арканзас (4—6 повторностей), т/га [70]

	Техас		Арканзас		Техас	
	урожайность	гетерозис, %	урожайность	гетерозис, %	урожайность	гетерозис, %
Гибрид Е-7	5,8	—	5,9	—	4,0	—
3 сорта (форма с морщинистыми листьями)	3,5	66	3,7	59	—	—
1 Viroflay	5,2	13	—	—	2,5	61

Гибриды шпината получили быстрое признание у фермеров, выращивающих продукцию для товарного рынка. Данные по урожайности, полученные в результате сравнительных испытаний со стандартными сортами, немногочисленны. Результаты испытаний, проведенных в штате Арканзас [169], свидетельствовали о наличии у типов шпината с гладкими или полуморщинистыми листьями почти 20—25 %-ного гетерозиса (табл. 6.31). По данным Уиганса и др. [168], гибриды и стандартные сорта реагировали одинаково — давали прибавки урожая при дополнительном внесении азотных удобрений.

6.31. Показатели урожайности и гетерозиса трех форм шпината в штате Арканзас, т/га [169]

	С морщинистыми листьями		С полуморщинистыми листьями		С гладкими листьями	
	урожай- ность	гетерозис, %	урожай- ность	гетерозис, %	урожай- ность	гетерозис, %
Стандарт						
Dixie	2,7					
Chesapeake			2,1			
Resisto					2,5	
Гибрид						
623	2,8	1				
7R			2,7	26		
424					2,9	18

6.11.2. Компоненты урожая

Имеется мало данных о компонентах урожая шпината огородного. Пригодный для продажи на рынке урожай этой культуры включает черешки и листья растений, находящихся на стадии розетки. При изучении изменчивости размеров листьев Сривастава и др. [146] установили наличие генетических и фенотипических коррелятивных связей между этими параметрами и урожайностью шпината. Как и предполагалось, высокая корреляция существует по признакам длины и ширины листа, но в то же время и значительная отрицательная корреляция по числу листьев. Не была выявлена корреляция между содержанием щавелевой кислоты и урожайностью или типом листьев. На основании результатов диаллельных скрещиваний по схеме 5×5 , где учитывался размер листьев и урожайность, было показано, что по признаку размера листьев средний гетерозис практически отсутствовал, а по урожайности составил 29 % [14]. Было сделано заключение, что признак размера листьев контролируется группой малых генов с аддитивными эффектами, а по признаку прироста урожая имеет место неполное доминирование. Было показано [6], что площадь листа и его масса коррелируют с массой растения и что отбор, основанный на визуальной оценке, будет эффективным.

6.11.3. Сексуализация

Шпинат относится к однодомным растениям. Однако границы проявления пола колеблются от почти абсолютного присутствия на растении женских цветков до почти абсолютного присутствия на растении мужских цветков. Это — ветроопыляемые растения. Томпсон [154] установил, что 20—97 % скрещиваний между однодомными инбредными линиями обусловлены совпадением сроков цветения и опыления, а также количеством пыльцы у опылителя. Проявление пола характеризуется значительной изменчивостью.

Традиционно пол любого растения определяется визуально по наличию у него 100, 95, 75, 50, 25 или 0 % пестичных цветков. Давление отбора на протяжении нескольких поколений приводит к возникновению линий с большим количеством женских или мужских цветков [67, 155].

В то время как широко распространенная интерпретация проявления пола придерживается X—Y модели, различная степень формирования пестичных цветков объясняется взаимодействием двух аутосомных генов с гетерохромосомами [38]. Главным и решающим фактором в определении пола является наличие хромосомы Y. Присутствие в генотипе хромосомы Y будет сдвигать проявление пола в сторону преобладания мужских цветков. Бемис и Уилсон [8] объясняют проявление пола результатом взаимодействия X и Y гетерохромосом с тесно сцепленными аутосомными генами A-a, ответственными за мужские признаки, и G—g, ответственными за женские признаки. Авторы показали, что подлинный интерсекс может быть результатом комбинации XXAagg.

Снип [144] разработал генетическую систему, позволяющую получать сбалансированные женские растения с генотипом XXAaGg, пригодные в качестве семенных родителей, используемых при получении гибридов. Теория гормональной регуляции пола нашла отражение в работах Чайлахяна [25]. Он установил, что чем больше площадь листовой поверхности или содержание гиббереллина, тем выше степень проявления мужских признаков у растения. Чайлахяном также было сделано предположение, что на проявление женских признаков оказывают влияние особенности корневой системы или содержание 6-бензиламинопурина (6-БАП). Результаты других исследований [68] показали, что степень проявления женских признаков у растения возрастает в зависимости от продолжительности светового дня.

6.11.4. Производство гибридных семян

Первые подлинные гибриды шпината огородного были получены у товарных сортов путем выбраковки мужских растений из рядов с семенными родителями [70]. Были предприняты попытки создания строго двудомных форм, однако регуляция пола в этом случае затруднена. Практически более успешным является проведение отбора на ярко выраженные женские однодомные типы. В начале фазы цветения у ярко выраженных пестичных растений образуются пестичные цветки. Если при этом семена не завязываются, то это действует как отток метаболитов. Пыльца же, по мнению Чайлахяна, будет формироваться по мере увеличения площади листа. В этом случае удастся получить небольшое количество семян, чтобы использовать их для поддержания этой линии и в качестве образцов. Если имеется очень много пыльцы, как это бывает в полевых условиях, то семена завязываются на первых раскрывшихся пестичных цветках, накапливающих метаболиты, а на растении созревают семена, и оно будет стареть, не про-

дуцируя пыльцу. Конечно, должна проводиться выбраковка мужских растений. Однако, как отмечал Томпсон [155], присутствие небольшой доли ослабленных инбредных или мужских растений у шпината не будет оказывать значительного влияния на урожай. Питомники для выращивания гибридов закладывают с учетом посева 4—6 рядов семенного родителя на два ряда опылителя, который убирается с поля после осыпания пыльцы.

В значительной степени зона семеноводства этой культуры в США ограничена западной частью штата Вашингтон. Наибольшие объемы производства семян шпината, предназначенные для поставок на мировой рынок, сосредоточены именно в этой зоне. Ежегодно производится от 1,3 до 1,6 млн. кг гибридных семян шпината, что в 8—10 раз превышает внутренние потребности страны. Надбавка к цене, предоставляемая за производство гибридных семян шпината, на 15—20 % выше цены на семена стандартных сортов в сравнении с 500—2000 %, предоставляемыми за гибридные семена других видов овощных культур. В этом, по-видимому, заключена причина низкой себестоимости элитных семян, а также 25 %-ной прибавки урожая семян, несмотря на то что лишь 80 % убирается на семена, а популяция, производящая их, обеспечивает 100 %-ную продуктивность по сравнению с 50 %-ной семян у стандартных сортов шпината.

6.12. Литература

1. Axelson F (1976) Study of the production of F_1 hybrid varieties of carrot. *Agri Hort Genet* 34:42—55
2. Baha-Edlin SA, Blackhurst HT, Perry BA (1968a) The inheritance of certain quantitative characters in eggplant. I. Inheritance of plant height, flowering date and fruit shape. *Proc Am Soc Hortic Sci* 92:480—489
3. Baha-Edlin SA, Blackhurst HT, Perry BA (1968b) The inheritance of certain quantitative characters in eggplant. II. The inheritance of yield, fruit number and fruit weight. *Proc Am Soc Hortic Sci* 92:490—497
4. Banga O (1955) Carrot yield analysis. *Euphytica* 4:116—126
5. Bannerot H, Loulidad L, Cauderon Y, Tempe J (1975) Transfer of cytoplasmic male sterility from *Raphanus sativus* to *Brassica oleracea*. *Proc Eucarpia Meet* Sept 25—27, 1975
6. Bayraktar K, Vural H, Salk A, Turham K, Eser B, Bostok K (1978) Correlation studies between some horticultural characters in relation to yield in spinach. *Ege Universitesi Ziraat Fakultesi Dergisi* 15:243. *Plant Breed Abstr* 49:8490 (in Turkish)
7. Becker RF (1980) Kraut cabbage variety yields. *NY Agric Exp Stn Geneva*
8. Bemis WP, Wilson GB (1953) A new hypothesis explaining the genetics of sex determination in *Spinacia oleracea* L. *J Hered* 44:90—95
9. Benson BL, Takatori FH (1978) Meet U C 157. *Am Veg Grower* 26:8—9
10. Benson BL, Takatori FH (1980) Partitioning of dry matter in open pollinated and F_1 hybrid cultivars of asparagus. *J Am Soc Hortic Sci* 105:567—570
11. Betlach J (1967) Some results of heterosis breeding of sweet pepper. *Genetika a Slechtini* 3:239—252. *Plant Breed Abstr* 38:6695
12. Betlach J, Frydrych (1966) The intensity of photosynthesis of heterotic combinations of sweet pepper. *Bull Vjsk Ustav Zelin Olomouc* 10:99—112. *Plant Breed Abstr* 38:5016
13. Beyers RE, Baker LR, Dilley DR, Sell HM (1972) Ethylene: a natural regulator of sex expression of *Cucumis melo* L. *Proc Natl Acad Sci USA* 69:717—720

14. Bhagchandani PM, Thakur PC, Singh N (1979) Diallel-cross analysis of leaf size and yield in spinach. *Ind J Agr Sci* 49:364—367
15. Bohart GE, Nye WP (1960) Insect pollination of carrots in Utah. *Utah Agric Exp Stn Bull* 419:1—16
16. Bohn GW, Davis GN (1957) Earliness in F_1 hybrid muskmelon and their parent varieties. Earliness in F_1 hybrid muskmelon and their parent varieties. *Hilgardia* 26:453—471
17. Bonnet A (1975) Introduction et utilisation d'une sterilité male cytoplasmique dans des variétés précoces Européennes de radis, *Raphanus sativus* L. *Ann Amélior Plant* 25:381—397
18. Bonnet A (1978) Breeding of carrot F_1 hybrids in France. *Biul Warzywicz* 22:147—150
19. Bonnet A, Pecaut P (1978) Male sterility and production of hybrid varieties of carrot (*Daucus carota*) adapted to French requirements. *C R Sea Acad Agric France* 64:92—100
20. Borches EA (1968) Yield, uniformity of heading and season of maturity of broccoli inbreds, hybrids and varieties. *Proc Am Soc Hortic Sci* 93:352—355
21. Boswell VR (1937) Improvement and genetics of tomatoes, peppers and eggplant. *US Dep Agric Yearb Agric*, pp 176—206
22. Bowers JL, Good MJ, Bassi A (1978) Evaluation of pickling cucumber cultivars and breeding lines. *Mimeo Ser Arkansas Agric Exp Stn* 262:11
23. Bresnev DD (1963) Heterosis in vegetable crops. *Zuechter* 33:134—138
24. Bushnell JW (1922) Isolation of uniform types of Hubbard squash by inbreeding. *Proc Am Soc Hortic Sci* 19:139—141
25. Chailakhyan MKh (1979) Genetic and hormonal regulation of growth, flowering, and sex expression in plants. *Am J Bot* 66:717—736
26. Chiang MS (1969) Diallel analysis of the inheritance of quantitative characters in cabbage. *Can J Genet Cytol* 11:103—109
27. Ciklew G (1966) A comparative study of large fruited varieties of red pepper in the Sandanski-Petric area. *Gradin Lozar Nauk Hor Viticult Sofia* 3:227—232. *Plant Breed Abstr* 37:1190
28. Coyne DP (1970) Effect of 2-chloroethylphosphonic acid on sex expression and yield in Butternut squash and its usefulness in producing hybrid seed. *HortScience* 5:227—228
29. Curtis LC (1941) Comparative earliness and productiveness of first and second generation Summer Squash (*C. pepo*) and the possibilities of using the second generation seed for commercial planting. *Proc Am Soc Hortic Sci* 38:596—598
30. Daskaloff S (1976) Seed setting of male sterile mutants in connection with heterosis breeding in pepper (*C. annuum* L.). *Genet Agr* 30:407—417. *Plant Breed Abstr* 47:7681
31. Dharm GMV (1977) Genic analysis of yield and yield components in brinjal. *Mysore J Agric Sci* 11:426
32. Dickson MH, Wallace DH (1982) Cabbage breeding. In: Basset MJ (ed) *Breeding vegetable crops*. AVI, Westport, Conn
33. Dikil SP, Studentsova LI, Anikeenko VS (1973) Heterosis in pepper. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii* 49:252—269. *Plant Breed Abstr* 44:161
34. Dowker BD (1978) A new approach to breeding for uniformity in competitive row crops. *Biul Warzywicz* 22:161—170
35. Dowker BD, Jackson JC, Phelps K (1978) Variation studies in carrots as an aid to breeding. VI. Genotype-environment interactions in contrasting field environments. *J Hortic Sci* 53:131—137
36. Dressler O (1958) Cytogenetical investigations on diploid and polyploid spinach (*Spinacia oleracea* L) with special consideration of the inheritance of sex as the basis of inbred-heterosis breeding. *Z. Pflanzenzuecht* 40:385—424
37. Eenink AH (1974) Matromorphy in *Brassica oleracea*. II. Differences in parthenogenic ability and parthenogenesis inducing ability. *Euphytica* 23:435—445
38. Eisa HM, Wallace DH (1969) Morphological and anatomical aspects of petaloidy in carrot. *J Am Soc Hortic Sci* 94:545—548

39. Eldin SAB (1967) The inheritance of certain quantitative characters in eggplants. Diss Abstr 28:491—B
40. Ellison JH, Vest G, Langlois RW (1981) Jersey centennial asparagus. Hort-Science 16:349
41. Ells JE, McSay AE (1981) Yield comparison of pickling cucumber cultivar trials for once-over harvesting. HortScience 16:187—189
42. Elmstrom GW (1978) Evaluation of summer squash varieties for Florida. Proc FI State Hortic Soc 91:321—324
43. Erickson EH, Peterson CET (1979) Asynchrony of floral events and other differences in pollinator foraging stimuli between fertile and male sterile carrot inbreds. J Am Soc Hortic Sci 104:639—643
44. Erickson EH, Peterson CE, Werner P (1979) Honey bee foraging and resultant seed set among male fertile and cytoplasmic male sterile carrot inbreds and hybrid seed parents. J Am Soc Hortic Sci 104:635—638
45. Foster RE (1968) F₁ hybrid muskmelon. V. Monoecism and male sterility in commercial seed production. J Hered 59:205—207
46. Franken AA (1970) Sex characteristics and inheritance of sex in asparagus. Euphytica 19:277—287
47. Galun F (1973) The use of genetic sex types for hybrid seed production in *Cucumis*. In: Moav R (ed) Agricultural genetics. Wiley & Sons, New York, pp 23—56
48. Ghaderi A, Lower RL (1978) Heterosis and phenotype stability of F₁ hybrids in cucumber under controlled environment. J Am Soc Hortic Sci 103:275—278
49. Ghaderi A, Lower RL (1979a) Heterosis and inbreeding depression on yield of cucumber. J Am Soc Hortic Sci 104:564—565
50. Ghaderi A, Lower RL (1979b) Analysis of generative means for yield in six crosses of cucumber. J Am Soc Hortic Sci 104:567—572
51. Gikalo GS (1970) The expression of heterosis in pepper and prospects for its use. Tr Kuban s-kh in-ta 33:3—16. Plant Breed Abstr 43:9022 (1973)
52. Gill HS, Thakur PC, Thakur TC (1973) Combining ability in sweet pepper (*Capsicum annuum* L, variety grossum Sendt). Indian J Agric Sci 43:918—921
53. Gill HS, Asawa BM, Thakur PC, Thakur TC (1977) Correlation path coefficient and multiple regression analysis in sweet pepper. Indian J Agric Sci 47:408—410
54. Haber ES (1928) Inbreeding the Table Queen (Des Moines) squash. Proc Am Soc Hortic Sci 25:111—114
55. Hansche PE, Gabelman WH (1963) Phenotypic stability of pollen sterile carrots. Proc Am Soc Hortic Sci 82:341—350
56. Hawthorne LR, Bohart GE, Toole EH, Nye WP, Levin MD (1960) Carrot seed production as affected by insect pollination. Utah Agric Exp Stn Bull 422:1—18
57. Hayes HK, Jones DF (1916) First generation crosses in cucumber. Conn Agric Exp Stn Rep 1916:319—322
58. Heyn FW (1978) Cytoplasmic-genetic male sterility in *Brassica napus*. Crucifer Newsltt 3:34—35
59. Hirose T (1969) Studies of chemical emasculation in pepper. I. Suppression of anther dehiscence and other morphological changes caused by Sodium 2,2-dichloropropionate. J Jpn Soc Hortic Sci 38:29—35
60. Hoser-Krauze J (1979) Inheritance of self incompatibility and the use of it in the production of F₁ hybrids of cauliflower. Genet Pol 20:341—367
61. Hutchins AE (1939) Some examples of heterosis in the cucumber, *Cucumis sativus* L. Proc Am Soc Hortic Sci 36:660—664
62. Hutchins AE, Croston FE (1941) Productivity of F₁ hybrids in squash, *C. maxima*. Proc Am Soc Hortic Sci 39:332—336
63. Ito PJ, Currence TM (1965) Inbreeding and heterosis in asparagus. Proc Am Soc Hortic Sci 86:338—346
64. Ivanoff SS (1947) Natural self pollination in cantaloupes. Proc Am Soc Hortic Sci 50:314—316
65. Jakubkova-Novakova Z (1974) Genetic analysis of some components of yield

- in pickling cucumber. Acta Univ Agric Brno A 21:297—305. Plant Breed Abstr 45:1640 (1975)
66. Jakubkova Z (1974) Hybridological analysis of important yield components of gherkins. Vadecke Prace Vygkumnoch Ustava Rostlinne Vyroby v Proze Ruzyni 18:119—131. Plant Breed Abstr 45:6857 (1975)
 67. Janick J, Stevenson EC (1955a) Genetics of the monoecious character in spinach. Genetics 40:429—437
 68. Janick J, Stevenson EC (1955b) Environmental influences on sex expression in monoecious lines of spinach. Proc Am Soc Hortic Sci 65:416—422
 69. Jones HA, Clarke AE (1943) Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc Am Soc Hortic Sci 43:189—194
 70. Jones HA, McLean DM, Perry BA (1956) Breeding hybrid spinach resistant to mosaic and downy mildew. Proc Am Soc Hortic Sci 68:304—308
 71. Kakizaki Y (1930) Breeding crossed eggplants in Japan. J Hered 21:253—258
 72. Kakizaki Y (1931) Hybrid vigor in eggplants and its practical utilization. Genetics 16:1—25
 73. Kastler JD, Mayberry KS, Rubatzky VE (1982) A comparison of productivity and nutrient (N, P, K) uptake of an open-pollinated and a hybrid carrot cultivar. (Abstr) HortScience 17:577
 74. Khimic PE (1939) Heterosis in cabbage. Plant Breed Abstr 9:518
 75. Kubicki B (1962) Inheritance of some characters in muskmelon. Genet Pol 3:265—274
 76. Kubicki B (1966) Genetic basis for obtaining gynoecious muskmelon lines and the possibility of their use for hybrid seed production. Genet Pol 7:27—29
 77. Kubicki B (1970) Cucumber hybrid seed production based on gynoecious lines multiplied with the aid of complimentary hermaphroditic lines. Genet Pol 11:181—186
 78. Legg PD, Lippert LF (1966a) Genetic variation in open pollinated broccoli. Proc Am Soc Hortic Sci 88:411—416
 79. Legg PD, Lippert LF (1966b) Estimates of genetic and environmental variability in a cross between two strains of pepper (*Capsicum annum* L.). Proc Am Soc Hortic Sci 89:443—448
 80. Legg PD, Souther FD (1968) Heterosis in intervarietal crosses in Broccoli. Proc Am Soc Hortic Sci 92:432—437
 81. Ley JP, Monget M, Thevenin L (1976) Breeding asparagus: combined application of descriptive and inferential statistical methods with a rational use of yield differences between male and female plants. Ann Amelior Plantes 26:675—716
 82. Lippert LF (1975) Heterosis and combining ability in chili peppers by diallel analysis. Crop Sci 15:323—325
 83. Lippert LF, Legg PD (1972a) Appearance and quality characters in muskmelon fruit evaluated by a ten cultivar diallel cross. J Am Soc Hortic Sci 97:84—87
 84. Lippert LF, Legg PD (1972b) Diallel analysis for yield and maturity characteristics in muskmelon cultivars. J Am Soc Hortic Sci 97:87—90
 85. Loy JB, Natti TA, Zack CD, Fritts SK (1979) Chemical regulation of sex expression in a gynomonoecious line of muskmelon. J Am Soc Hortic Sci 104:100—101
 86. Mackay GR (1972) On the genetic status of maternals induced by pollination of *Brassica oleracea* L with *Brassica campestris* L. Euphytica 21:71—77
 87. Mann LK, MacGillivray JH (1949) Some factors affecting size of carrot roots. Proc Am Soc Hortic Sci 54:311—318
 88. Markova M, Popova D (1978) Comparative electrophoretic studies of protein polymorphism in connection with heterosis in pepper. In: Pochard E (ed) Rep 3rd Eucarpia Congr Genet Breed red pepper. Montfavet, France. Plant Breed Abstr 48:8878 (1978)
 89. Marzukiewicz Z (1973) Analysis of heritability and genetic variability of morphological features of the carrot (*Daucus carota* L) variety Perfekcja. Biul Warzywniczy 14:125—137
 90. Michna M (1968) Capsaicin content and dry matter yields in fruits of first

- generation hybrids of different varieties of *C. annuum*. Hodowla Rosl Aklim Nasienn 12:313—328
91. Michna M (1971) Breeding research on red pepper. Hodowla Rosl Aklim Nasienn 15:275—299
 92. Morelock TE (1974) Influence of cytoplasmic source on expression of male sterility in carrot (*Daucus carota* L.). Diss Abstr Int B 35(3):1144B
 93. Morelock TE, Pearson M, Motes D (1972) Broccoli trials in Arkansas. Arkansas Farm Res 31(1):12
 94. Muehmer JK, Gillier B (1980, 1981) Processing vegetable research. Ridgetown Coll Agric Technol, Ridgetown Ontario
 95. Mulkey WA, Pike LM (1972) Stability of gynocism in cucumber as affected by hybridization with the hermaphrodite TAMU 950. HortScience 7:284—285
 96. Munger HM (1942) The possible utilization of first generation muskmelon and improved method of hybridization. Proc Am Soc Hortic Sci 40:405—410
 97. Murphy RF (1973) Evaluation of cabbage hybrids for processing. Ir J Agric Res 12:145—157
 98. Nicolaisen W (1934) Three years researches on heterosis in spinach. Arch Pflanzenbau 10:586—598
 99. Nieuwhof M, Garretsen F (1975) Hybrid breeding in early spring cabbage II. Euphytica 24:87—97
 100. Nitsch JP, Kurtz EB Jr, Liverman JR, Went FW (1952). The development of sex expression in cucurbit flowers. Am J Bot 39:32—43
 101. Novak F (1971) Cytoplasmic male sterility in sweet pepper. II. Tapetal development in male sterile anthers. Z Pflanzenzuecht 65:221—232
 102. Odland ML (1948) Hybrid vigor and combining ability in eggplants. Proc Am Soc Hortic Sci 51:417—422
 103. Odland ML, Porter AM (1941) A study of natural crossing in peppers. Proc Am Soc Hortic Sci 38:585—588
 104. Om YH, Choi KS, Lee CH, Choi CI (1978) Diallel analysis of several characters in cucumbers. Kor J Breed 10:44—50. Plant Breed Abstr 51:3699 (1981)
 105. Owens KW, Petersen CE, Tolla GE (1980) Induction of perfect flowers on gynocious muskmelon by silver nitrate and amino ethoxy vinyl glycine. HortScience 15:654—655
 106. Pal AB, Swarup V (1966) Gene effects and heterosis in cauliflower II. Ind J Genet Plant Breed 26:282—294
 107. Paterniani E (1973) Present studies on heterosis. In: Moav R (ed) Agricultural genetics. Wiley & Sons, New York, pp 1—22
 108. Pearson OH (1931) The influence of inbreeding upon the season of maturity in cabbage. Proc Am Soc Hortic Sci 29:359—366
 109. Pearson OH (1933) Breeding plants of the cabbage group. Calif Agric Exp Stn Bull 532:3—22
 110. Pearson OH (1934) Dominance of certain quality characters in cabbage. Proc Am Soc Hortic Sci 31:169—176
 111. Pearson OH (1972) Cytoplasmically inherited male sterility characters and flavor components from the species cross *Brassica nigra* x *B. oleracea*. J Am Soc Hortic Sci 97:397—402
 112. Peter KV, Singh RD (1976) Combining ability, heterosis, and analysis of phenotypic variation in brinjal. Indian J Agric Sci 44:393—399
 113. Peterson CE, Angher L (1960) Induction of staminate flowers on gynocious cucumbers with gibberellin. Science 131:1673—1674
 114. Pike LM, Peterson CE (1969) Gibberellin A4/A7 for induction of staminate flowers on the gynocious cucumber. Euphytica 18:106—109
 115. Richardson AL, Currence TM (1941) The relation of yield of staminate and pistillate asparagus plants to the rate of growth of their progenies in the young stage. Proc Am Soc Hortic Sci 38:613—617
 116. Rick CM, Hanna GC (1943) Determination of sex in *Asparagus officinalis* L. Am J Bot 30:711—714
 117. Robbins M (1979) Southern slicer cucumber trials 1974—1978. Clemson Univ Truck Exp Sta, Charleston, South Carolina
 118. Robbins WW, Jones HA (1928) Further studies on sex in asparagus. Proc Am Soc Hortic Sci 25:13—16

119. Robinson RW, Munger HM, Whitaker TW, Bohn GW (1976) Genes of the cucurbitaceae. Hort Science 11:554—568
120. Rowe PR (1969) The genetics of sex expression and fruit shape, staminate flower induction and F₁ hybrid feasibility of a gynocious muskmelon. Ph D Thesis, Dep Hortic Michigan State Univ, pp 1—82
121. Rudich JN (1980) Biochemical aspects of hormonal regulation of sex expression in Cucurbita. Conf Biol Chem Cucurbitaceae Cornell Univ Aug 3—6, 1980 (Abstr)
122. Rudich J, Kedar N, Halevy AH (1970) Changed sex expression and possibilities for F₁ hybrid seed production in some cucurbits by application of ethrel and alar. Euphytica 19:47—53
123. Sandhu JS, Thakur JC, Nandpuri KS (1977) Investigations of hybrid vigor in cauliflower. Indian J Hortic 34:430—434
124. Schulte HK (1974) Observations on progenies from crosses of cucumber varieties from various countries. In: Bericht über die Arbeitstagung 1974 der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter Gumpenstein, Bundesversuchsanstalt alpenlaend Landwirtschaft, pp 305—313. Plant Breed Abstr 47:4771
125. Scott DH, Riner ME (1946) Inheritance of male sterility in winter squash. Proc Am Soc Hortic Sci 47:375—377
126. Scott GW (1933) Inbreeding studies with *Cucumis melo* L. Proc Am Soc Hortic Sci 29:485
127. Shannon S, Robinson RW (1979) The use of ethephon to regulate sex expression of summer squash for hybrid seed production. J Am Soc Hortic Sci 104:674—677
128. Shifriss C (1973) Additional spontaneous male sterile mutant in *Capsicum annum*. Euphytica 22:527—529
129. Shifriss C, Frankel R (1971) New sources of cytoplasmic male sterility in cultivated peppers. J Hered 62:254:256
130. Shifriss C, Guri A (1977) A study of the potential of cytoplasmic-genic male sterility for hybrid seed production in *Capsicum annum* In: Pochard E (ed) Capsicum 77: Report of the 3rd Eucarpia congress on the genetics and breeding of red pepper. V. Breeding programs: seed production. Montfavet, France, pp 275—284. Plant Breed Abstr 48:8868 (1978)
131. Shifriss C, Guri A (1979) Variation in stability of cytoplasmic-genic male sterility in *Capsicum annum*. J Am Soc Hortic Sci 104:94—96
132. Shifriss C, Rylski I (1973) Comparative performance of F₁ hybrids and open pollinated "Bell" pepper varieties under suboptimal temperature regimes. Euphytica 22:530—534
133. Silvetti E, Brunelli B (1970) Analysis of a diallel cross among some eggplant varieties and of their F₁ progeny. Genet Agrar 24:258—268. Plant Breed Abstr 41:9210 (1971)
134. Singh A, Singh HN (1977) Note on heritability, genetic advance and minimum number of genes in chilli. Indian J Agr Sci 47:260—262
135. Singh A, Singh HN (1978a) Heterosis and its component for yield in chilli. Indian J Agric Sci 48:387—389
136. Singh A, Singh HN (1978b) Note on studies of natural outcrossing in chillis. Progr Hortic 9:52—54
137. Singh A, Singh HN (1978c) Heritability and genetic advance in chilli. Progr Hortic 9:79—83
138. Singh B, Joshi S, Kumar N (1978) Hybrid vigor in brinjal. Haryana J Hortic Sci 7:95—99
139. Singh HN, Singh SN, Verma HPS, Mital RK, Singh RR (1974) Combining ability in Brinjal. Indian J Agr Sci 44:151—155
140. Singh SN, Singh HN, Hazarika MH (1979) Fractional diallel analysis of some quantitative characters in Brinjal. Acta Hortic 93:307—316
141. Sinnott EW (1937) The relation of gene to character in quantitative inheritance. Proc Natl Acad Sci USA 23:224—227
142. Sistrunk LA, Elmstrom GW, Hopkins DL (1976) Evaluation of slicing cucumbers varieties for Florida. Proc Fl State Hortic Soc 89:78—80
143. Snee J (1953) The significance of andromonoecy for the breeding of *Asparagus officinalis* L. Euphytica 2:89—95

144. Sneepe J (1958) Breeding hybrid spinach. 15th Int Hort Congr, Nice, France, pp 18—19
145. Spasov S (1963) The occurrence of heterosis in muskmelon. Abstr Bulgarian Sci Lit 8(3): Abstr 682. Plant Breed Abstr 35:5339 (1965)
146. Srivastava JP, Prasad R, Singh HN (1977) Correlation and heritability studies in spinach. Ind J Agr Sci 47:292—295
147. Studentsova LI (1973) Some morphological and physiological features of red pepper hybrids. Trudy Prikladnoi Bot Genet Selekt 50:30—33. Plant Breed Abstr 44:2683 (1974)
148. Summers WL, Honma S (1980) Inheritance of maturity, head weight, non wrapper leaf weight and stalk weight in cabbage. J Am Soc Hortic Sci 105:760—765
149. Swarup V, Pal AB (1966) Gene effects and heterosis in cauliflower I. Indian J Genet Plant Breed 26:269—281
150. Swarup V, Gill HS, Singh D (1963) Studies on hybrid vigor in cabbage. Indian J Genet Plant Breed 23:90—100
151. Thakur MR, Brar HS (1975) Inheritance of ascorbic acid content in peppers. SABRO J 7:225—229. Plant Breed Abstr 46:8267 (1976)
152. Thakur PC, Gill HS, Bhagchandani PM (1981) Diallel analysis of some quantitative traits in sweet pepper. Indian J Agric Sci 50:811—817
153. Thevenin L, Dore C (1976) Asparagus breeding and its principle resource in vitro culture. Ann Amel Plantes 26:655—674
154. Thompson AE (1954) The extent of natural crossing in inbred monoecious spinach lines. Proc Am Soc Hortic Sci 64:405—409
155. Thompson AE (1955) Methods of producing first generation hybrid seed in spinach. Cornell Agric Exp Statn Mem 336:3—48
156. Thompson AE (1956) The extent of hybrid vigor in spinach. Proc Am Soc Hortic Sci 67:440—444
157. Thompson DJ (1961) Studies on the inheritance of male sterility in the carrot *Daucus carota* L var sativa. Proc Am Soc Hortic Sci 78:332—338
158. Thompson DJ (1962) Natural cross pollination in carrot. Proc Am Soc Hortic Sci 81:332—334
159. Tiwari RD (1966) Studies on hybrid vigor in *Solanum melongena* J Indian Bot Soc 45:138—149
160. Tkachenko FA (1963) Results of investigations on heterosis in vegetables in the Ukraine. In: The application of heterosis in vegetable growing VIR, Krymskaja Opytnoselekcionnaja Stancija. Plant Breed Abstr 35:5251
161. Tolla GE, Peterson CE (1979) Comparison of Gibberellin A4/A7 and silver nitrate for induction of staminate flowers in a gynoeceious cucumber lines. HortScience 14:542—544
162. Wallace DH (1979) Procedures for identifying the S-allele genotypes of Brassica. Theor Appl Genet 54:249—265
163. Watts LE (1964) Studies of maturity in F₁ and F₂ generations of cauliflower from crosses between summer, autumn, and winter types. J Hortic Sci 39:84—91
164. Watts LE (1965) Investigations into the breeding system of cauliflower. II. Adaptation of the system to inbreeding. Euphytica 14:67—77
165. Webb RF, Thomas CE (1976) Development of F₁ spinach hybrids. HortScience 11:546
166. Welch JL, Grimball EL Jr (1947) Male sterility in the carrot. Science 106:594
167. Whitaker TW, Bohn GW (1952) Natural cross pollination in muskmelon. Proc Am Soc Hortic Sci 60:391—396
168. Wiggans SC, Marshall CE, Odell GV (1963) Cultural studies with spinach. Bull Okla Agric Exper Stn B-606:27
169. Williams JW, Sistrunk WA (1978) Canned quality characteristics of spinach of different leaf types. Arkansas Farm Res 27(4):9
170. Wills AB, Fyfe SK, Wiseman EM (1979) Testing F₁ hybrids of Brassica oleracea for sibs by seed isozyme analysis. Ann Appl Biol 91:263—270
171. Yang HJ (1977) Tissue culture technique developed for asparagus propagation. HortScience 12:140—141

7.1. Гетерозис и методы селекции

Явление гетерозиса, проявляющегося в F_1 при скрещивании различных видов, сортов или инбредных линий, открыло широкие перспективы для селекции сельскохозяйственных культур. Возросло число генетических, физиологических, биохимических и цитологических исследований этого явления. Гетерозис — высокоэффективный метод селекции, применяемый у возрастающего числа сельскохозяйственных культур для получения скороспелых, высокоурожайных, выравненных сортов, объединяющих множество хозяйственно ценных признаков.

Изучение гетерозиса томата началось почти одновременно с аналогичными исследованиями у кукурузы. В начале XX в. у томата эффект гетерозиса был обнаружен Хедриком и Бутом [32]. Несколько позднее одни из пионеров селекции на гетерозис Ист и Хэйес [25], показали, что использование гибридов томатов F_1 на практике достаточно эффективно, поскольку скрещивания осуществляются у них сравнительно легко. В то же время Веллингтон [84], Чермак [83] и Фриммель [26] опубликовали результаты исследований, свидетельствующие о влиянии скрещивания на урожайность томатов. Авторами было установлено, что межсортные гибриды превосходят родительские сорта по скороспелости и урожайности. В 1922 г. Веллингтон на основании полученных результатов высказал предположение о возможности широкого применения гибридных сортов томата. Позднее Алабуевт и Титар [1] во Франции, Даскалов [11] в Болгарии, Тотмаков и Алпатьев [79] в СССР и др. провели более подробные исследования гетерозиса с целью его практического применения. На основании экспериментальных данных было выявлено очевидное преимущество гибридных (F_1) семян, которые были в дальнейшем рекомендованы для широкого применения.

По мнению Рика и Батлера [67], оценка теоретического и практического значения гетерозиса у томата может быть объективной только на основании более чем 40 работ, подтверждающих повышение урожайности гибридов F_1 по сравнению с родительскими формами. Подробный литературный обзор по гетерозису у томата был сделан Хаскелем. В своем обзоре автор ссылается на 24 публикации, имеющие большое значение для теории, и на 28 — для

* М. Yordanov. Maritsa Institute for Vegetable Crops, Plovdiv/Bulgaria.

практики. Хаскель показал, что томат часто используется как объект при изучении гетерозиса. Следует отметить также монографию «Гетерозис томата» [23], где даются ссылки более чем на 90 литературных источников.

7.1.1. Особенности проявления гетерозиса томата

Эффект гетерозиса в значительной степени проявляется в конкретных комбинациях скрещиваний F_1 и не может быть предсказан заранее. Ценность разнообразных сортов или линий как родительских компонентов различна. Некоторые из них характеризуются высокой комбинационной способностью, другие — низкой. Подбор родительских пар для скрещиваний проводится на основе предварительного изучения их общей и специфической комбинационной способности, а также генетической структуры. Результаты исследований, проведенных рядом авторов [8, 11, 12, 23, 43, 58], способствовали пониманию значения гетерозиса. Скороспелость, повышение урожайности и мощности растений, высокий уровень адаптации к неблагоприятным факторам среды, выравнивание продукции — наиболее характерные признаки проявления гетерозиса у томата.

Скороспелость — наиболее ценный признак гибридных сортов. Этому признаку уделяется особое внимание. Однако унифицированные методы его оценки до сих пор отсутствуют.

Некоторые авторы судят о скороспелости по числу дней от посева до появления первых созревших плодов. Скороспелость такого рода называют биологической. Она неравноценна хозяйственной скороспелости, представляющей большое значение для селекции томатов. Использование в селекции биологической скороспелости может привести к неверным выводам при оценке гибридов. Очень часто один сорт образует единичные красные плоды раньше другого, однако такие плоды созревают медленнее и другой сорт может легко обогнать его по количеству красных плодов к данному сроку. Райнхольд и Гётч [59] предложили проводить оценку скороспелости по так называемому числу скороспелости, рассчитываемому по формуле $\frac{\sum |te|}{\sum e}$, где t — число дней от

посева до каждого следующего сбора; e — урожай каждого следующего сбора и $\sum e$ — общий урожай (общее число плодов томата со всех сборов). Оценка с использованием этой формулы требует немалых затрат труда, и, более того, полученные результаты не дают ясного представления о скороспелости.

Даскалов [11], а также Даскалов и Огнянова [17] предлагают использовать для оценки скороспелости у томата так называемый индекс скороспелости:

$$\frac{\sum (a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + a_5)}{\sum (c_1 + c_2 + c_3 + c_4 + c_5)} \cdot 100,$$

где $\Sigma/a_1 + \dots + a_5/$ — сумма нескольких первых сборов (или урожай до определенного срока) у испытуемого сорта, а $\Sigma/c_1 + \dots + c_5/$ — сумма первых сборов урожая той же даты у стандартного сорта.

Индекс скороспелости дает возможность проводить оценку скороспелости сортов. Это позволяет сравнивать сорта в различных регионах за отдельные годы. Результаты оценки скороспелости четырех гибридов томата и соответствующих родительских сортов на основе индекса скороспелости приведены в таблице 7.1. В качестве критерия скороспелости взят урожай, убираемый до 30 июня. Существует классификация сортов по индексу скороспелости.

7.1. Индексы скороспелости четырех гибридов F_1 и родительских сортов [11]

Сорт	Урожай до 30 июня, кг	Индекс скороспелости	Сорт	Урожай до 30 июня, кг	Индекс скороспелости
F_1 Заря×Комета	1328	100,0	Комета	782	58,8
Netherlandish	1056	79,4	F_1 Danish export×Plovdivski	770	57,9
Danish export	1035	77,9	Заря	725	54,5
Steib original	995	74,9	F_1 Netherlandish×Plovdivski	718	54,0
F_1 Steib original×Plovdivski	885	66,6	Plovdivski	299	22,4

Из данных, представленных в таблице 7.1, следует, что из четырех скрещиваний F_1 гетерозис по скороспелости проявляется только у гибрида Заря×Комета. Гетерозис наблюдался также и по валовому урожаю. Так, например, Ларсон и Карренс [43] показали, что средняя урожайность всех испытуемых гибридов F_1 на 39 % выше по сравнению с родительскими линиями. При сравнении 10 родительских линий, а затем всех возможных между ними результатов скрещиваний F_1 , было показано [57], что средний валовой урожай красных плодов гибридов на 60 % превосходит родительские линии по средним показателям. Лучший гибрид превосходил по урожайности лучший рыночный сорт почти на 300 %.

Результаты наших исследований показали, что гетерозис по скороспелости и общему урожаю подобен сильному начальному импульсу. Наиболее резко он проявляется в начале периода плодоношения, а в конце постепенно убывает (рис. 8).

Этот начальный импульс обуславливает высокий показатель скороспелости, характерный для большинства гибридных комбинаций.

Снижение урожайности в F_2 по сравнению с F_1 у тех же гибридных комбинаций наблюдается в начальный период плодообразования. В середине и в конце периода плодоношения урожайность F_2 почти такая же, как и F_1 , а в некоторых случаях даже

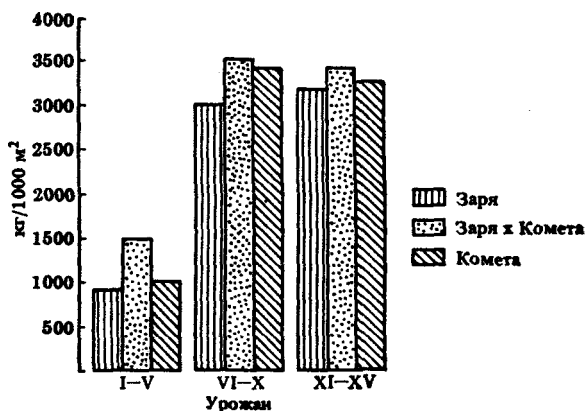


Рис. 8. Проявление гетерозиса в период уборки урожая

превосходит ее [16] (рис. 9). По данным Пауэрса [58], более низкий уровень всех компонентов урожая типичен для F_2 по сравнению с F_1 .

Преимущества гибридов F_1 , высокий уровень гетерозиса по скороспелости и урожайности, а также начальный импульс, наблюдающийся в период ранних сборов, обусловлены не укороченными фенофазами от появления соцветий до созревания, а более высокой приспособляемостью гибридов F_1 . Более того, преимущество таких гибридов сильнее проявляется при неблагоприятных для оплодотворения условиях. По этой причине наибольший гетерозис у гибридов F_1 наблюдался при ранних сборах продукции в поле, а в теплицах — в осенне-зимний период. Гибриды дают более высокий урожай в условиях недостаточной освещенности при низких температурах или же при крайне высоких. Подобное обстоятельство обусловлено низкой степенью опадения и высокой —

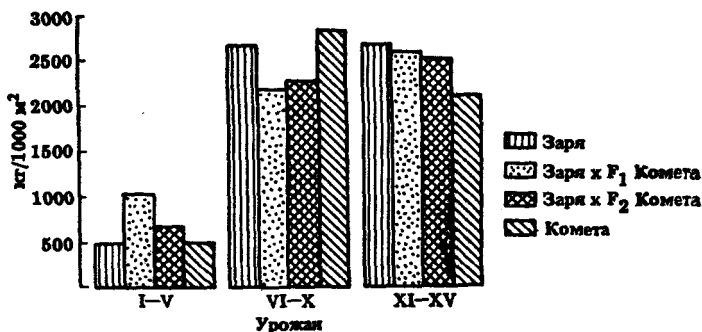


Рис. 9. Снижение гетерозиса у F_2 по сравнению с F_1 гибрида Заря x Комета в период уборки урожая

завязывания плодов у гибридов по сравнению с родительскими линиями и свободноопыляемыми сортами. Филуз [56] сравнивала степень опадения цветков у четырех сортов томата (Vaillance, Saint Pierre, Moneymaker и Prescose) и шести возможных гибридов, выращенных весной в полевых условиях, и осенью — в теплицах. Полученные данные свидетельствуют о том, что уровень завязывания плодов у гибридов всегда выше, чем у стандартных селекционных сортов. В итоге количество собранных плодов у гибридов всегда больше. Как известно, число и средняя масса плодов — основные компоненты валового урожая. По мнению Пауэрса [57], число плодов имеет большее значение, чем их масса. Таким образом, гетерозис обусловлен большим числом плодов у гибридов, а не их большей средней массой. Фактически еще никто не учитывал гетерозис по средней массе плодов. Средняя масса плодов F_1 представляет собой среднее геометрическое от средней массы родительских сортов или линий.

Уильямс [86] объясняет гетерозис по урожайности благоприятным сочетанием компонентов урожая у родительских сортов гибридов F_1 (табл. 7.2).

7.2. Проявление гетерозиса по урожайности в результате благоприятного сочетания числа и массы плодов [86]

Родительские линии и гибриды F_1	Компоненты урожая		Урожайность
	число плодов	средняя масса плода	
P_1	3	1	3
F_1	2	2	4
F_2	1	3	3

Быстрая адаптация к изменению условий окружающей среды — одно из наиболее ценных свойств гибридных сортов.

У томата, выращенного в теплице, показатели продуктивности выше (в 4 раза по сравнению со средним показателем родителей), чем в полевых условиях [17].

Это объясняется тем обстоятельством, что гибриды лучше, чем родительские сорта, переносят неблагоприятные условия среды: недостаточную освещенность, низкую температуру почвы и т. д. При благоприятных почвенно-климатических условиях в поле гетерозис выражен в меньшей степени, поскольку родительские сорта растут в нормальных условиях. Имеется достаточно данных о лучшей приспособляемости гибридов к условиям среды обитания. Уильямс [86] также отмечает, что гибриды обладают лучшей устойчивостью к воздействию факторов окружающей среды по сравнению с инбредными линиями, а их относительная стабильность — генотипический признак.

Несмотря на широкие исследования гетерозиса и значительные достижения в области генетики, еще далеко до того, чтобы с до-

статочной точностью предсказать поведение любого гибрида F_1 , или предложить статистическую модель F_1 , для проверки ее на ЭВМ. Фактически создание модели F_1 , описывающей качественные признаки и возможность проявления гетерозиса, на сегодняшний день не представляет затруднений. Трудности возникают, когда приходится предсказывать специфические признаки данного гибрида F_1 или (более определенно) количественные показатели. Вопреки этому исследования в этой области ведутся во многих странах (СССР, ФРГ, Израиль, Болгария и т. д.). Особого внимания заслуживают работы Жученко и сотр. [96]. Статистическая обработка данных по многим признакам: урожайности, содержанию сухого вещества, массе и размеру семян, средней массе плодов, содержанию кислот, величине рН, среднему числу плодов на растение, среднему количеству семян в плоде и т. д. — 600 сортов и их гибридов позволила предсказывать проявление этих признаков у F_1 . В обзоре «Генетика томата» Жученко [96] показывает, что критерий эффективности метода предсказания хозяйственно ценных признаков лежит в допустимых пределах, что позволяет использовать его на практике, поскольку вероятность прогнозирования гетерозиса выше 0,90. Изучение достаточного числа количественных признаков у родительских пар и их гибридов F_1 с помощью этого метода открывает возможность применения ЭВМ, что позволяет с высокой достоверностью прогнозировать наследование каждого признака.

Несомненно, что прогноз хозяйственно ценных признаков в F_1 имеет большое значение. Это дает нам основания полагать, что дальнейшие исследования и накопление еще большей информации будут способствовать получению более полного и лучшего прогноза гетерозисного эффекта в F_1 .

7.1.2. Гетерозис при реципрокных скрещиваниях

Мнения отдельных авторов относительно эффекта от реципрокных скрещиваний у томатов весьма противоречивы. Так, Лаквилл [49] не наблюдал существенных различий в реципрокных скрещиваниях между сортами. Однако многие исследователи сообщают о существовании у F_1 значительных отклонений в зависимости от направления скрещивания.

Ярко выраженные различия были выявлены в реципрокных скрещиваниях между видами *L. esculentum* × *L. racemigerum* и *L. racemigerum* × *L. esculentum*. Льюис [48] выявил различия при двух скрещиваниях по темпам роста и размеру растений, листьев и плодов. Значительные различия в зависимости от направления скрещивания видов *L. esculentum* и *L. racemigerum* в начальный период роста установили также Даскалов и Огнянова [19]. Однако в процессе развития растений эти различия постепенно уменьшались. Авторы высказывают предположение, что одной из причин этих различий может быть взаимодействие между цитоплазмой и ядром, а также не исключена возможность особого влияния

ферментативной системы на зародыш и эндосперм *L. esculentum* и *L. racemigerum*. Они подчеркивают, что различия в реципрокных скрещиваниях проявляются почти исключительно в начальный период развития гибридов.

Различия в реципрокных скрещиваниях сортов *L. esculentum* наблюдали Алабуевт и Титар [1]. Мур и Карренс [53] показали, что при реципрокных скрещиваниях между комбинациями были выявлены достоверные различия в скороспелости, урожайности и размере плодов: по раннеспелости — у 6, по урожайности — у 3, и по размерам плодов — у 13 из 21 реципрокного скрещивания. Однако на следующий год достоверность этих различий не подтвердилась, хотя общее направление по-прежнему было очевидным.

При изучении двух гибридных сортов № 10×Bison и Комета×Заря было показано, что направление скрещивания обуславливает гетерозис в F_1 по скороспелости, урожайности, размеру и форме плодов, величине листа и т. д. Достоверные различия наблюдаются также по показателю скороспелости у гибридного сорта № 10×Bison.

Было проведено сравнение [35] реципрокных скрещиваний сортов томата по признакам скороспелости, урожайности, формы и размера плодов, содержания сухого вещества и аскорбиновой кислоты. На материале 3-летнего эксперимента было обнаружено, что в 75 % случаев первое поколение оказывается более раннеспелым, если позднеспелый сорт используется в качестве женского родителя.

Материнские эффекты по признакам качества плодов у томатов в F_1 описаны также другими исследователями [40, 41, 42]. На основе полных диаллельных скрещиваний 10×10 по полной схеме, был выявлен достоверный реципрокный (материнский или цитоплазматический) эффект по содержанию аскорбиновой кислоты, снижению содержания сахаров, числу семян в плоде, а также скороспелости.

Данные наших наблюдений, проводившихся с большим числом реципрокных скрещиваний, свидетельствуют о том, что в отношении качественных признаков различия, связанные с направлением скрещивания, отсутствуют. Недостаточно пока и литературных источников, указывающих на различия такого рода. Противоречивы и данные относительно проявления некоторых количественных или хозяйственно ценных признаков, таких, как скороспелость, урожайность, форма и размер плодов, содержание сухого вещества и т. д. Различия, обусловленные направлением скрещивания, наблюдаются у гибридов между сортами, противоположными по проявлению данного признака. Такие признаки, как скороспелость, крупноплодность, повышение содержания сухого вещества, лучше проявляются у F_1 , особенно когда сорт, обладающий этими признаками, используется в качестве женского родителя. Эти различия часто достоверны, не играют большой роли. Другие рассматриваемые признаки имеют важное значение при определении направле-

ния скрещивания. В качестве женских компонентов следует выбирать сорт, устойчивый к болезням, с более мощными растениями, обеспечивающий лучшее завязывание плодов и большее количество семян. Сорт, обладающих генетическими маркерными признаками, обычно избегают по коммерческим соображениям, несмотря на то что они способствуют элиминированию растений в F_1 , сформировавшихся от случайного самоопыления.

7.1.3. Влияние экологических факторов на проявление гибридной мощности

Данные, полученные рядом исследователей, показывают, что степень проявления мощности растений в F_1 у одних и тех же гибридов может быть различной в зависимости от условий и факторов, преобладающих в год получения гибридных семян. На проявление гетерозиса могут оказывать влияние разнообразные факторы, например возраст пыльцы и рылец пестика, избыток или недостаток опыления, участие в опылении чужеродной пыльцы, высота расположения соцветия, высота над уровнем моря и широта, внесение удобрений и т. д.

Были проведены широкие исследования проявления гибридной мощности у томата [22]. Родительские формы двух гибридов № 10×Bison и Заря×Комета выращивали в течение 3 лет на различных станциях на высоте 150, 550, 1100 и 1400 м над уровнем моря. На этих станциях ежегодно проводили скрещивания и получали семена. С этими четырьмя партиями семян были проведены сравнительные испытания на одной из станций (г. София). Результаты испытаний показали, что наиболее высококачественные семена были получены в Самокове (1100 м над уровнем моря), где климат характеризуется более низкими температурами ночью в летние месяцы, повышенными солнечной радиацией и ультрафиолетовым излучением. Показатель скороспелости как у родительских сортов, так и у гибридов F_1 также выше у растений, выращенных из семян, поступивших из Самокова (1100 м над уровнем моря). Однако на степень гетерозиса и средние показатели родительских сортов, размноженных в одинаковых условиях, экологические факторы оказывали незначительное влияние.

Результаты дополнительных экспериментов показали, что семена F_1 , полученные при опылении растений, выращенных в долине (150 м над уровнем моря), пыльцой растений, выращенных в высокогорных районах (1100 м над уровнем моря), дают более высокий гетерозисный эффект, чем контрольные семена F_1 . Очевидно также, что в высокогорных районах полифенолоксидаза пыльцы томата характеризуется повышенной активностью. Полученные при этом семена прорастают быстрее, а растения оказываются более мощными и с высоким индексом скороспелости.

Высота соцветия, на котором сформировались гибридные семена, также оказывает влияние на гетерозис. Йорданов [90] наблюдал проявление гетерозиса у семян, полученных при скре-

щивании No 10×Bison, в различных экологических условиях и в разные периоды развития женского родителя. Наибольший эффект по скороспелости был выявлен у семян, сформированных на первых трех соцветиях. Скороспелость у семян, образованных на более высокорасположенных соцветиях, была пониженной. Этот факт может быть объяснен либо старением женского родителя, либо неблагоприятным влиянием высоких дневных температур в период формирования семян на более высокорасположенных мутовках. Для выяснения причины снижения степени гетерозиса семян, развившихся на более высоких мутовках, был поставлен второй эксперимент, в котором женские родительские растения получили дополнительную подкормку минеральными удобрениями с повышенным содержанием азота и органическими удобрениями с водой при орошении на стадии развития плодов на четвертом — седьмом соцветиях. В этом случае семена с четвертого — седьмого соцветий не были худшими по гибридной мощности.

Эти факты показывают, что экологические условия оказывают заметное влияние на качество семян и в конечном итоге — на проявление гетерозиса. Высокие дневные температуры (свыше 28°C), характерные для периода завязывания семян на более высоких соцветиях, неблагоприятны для фотосинтеза и, таким образом, тормозят физиологические процессы, что, в свою очередь, неблагоприятно отражается на развитии семян, сформированных на этих соцветиях.

Вторая серия экспериментов, проведенных нами, позволила выявить неблагоприятные воздействия высоких температур в дневное время и возможность их преодоления внесением повышенных доз азота. На проявление гетерозиса определенное влияние оказывает наличие в воздухе чужеродной пыльцы во время опыления растений. Эта пыльца продуцируется растениями, относящимися к другим родам. Турбин [80], обобщив данные многочисленных экспериментов, пришел к выводу, что дополнительное опыление чужеродной пыльцой от растений других родов биологически полезно и может вызвать гетерозис у межсортовых гибридов F_1 , однако лишь в случаях, когда чужеродная пыльца принадлежит генетически близкородственным видам растений.

Для объяснения механизма действия чужеродной пыльцы при производстве гибридных семян томата Йорданов [89] провел эксперименты с гибридным сортом No 10×Bison. Пыльцу от *Capsicum annuum* (сорт Sivriya), *Solanum melongena* (сорт Delikatess), *Physalis peruvianum* или *Solanum sisimbrifolium* добавили к пыльце сорта Bison, используемого в скрещивании. Каждый вариант опыта, включающий чужеродную пыльцу, имел собственный контроль, проводимый на том же соцветии. Результаты опыта по вариантам с различными способами опыления приведены в таблице 7.3.

Добавочная чужеродная пыльца оказывала положительный эффект прежде всего на индекс скороспелости на протяжении 3-летнего эксперимента. Как правило, различия по валовому уро-

7.3. Действие пыльцы, полученной от растений разных родов, на проявление гетерозиса в F_1 по признаку скороспелости

Вариант опыта	Урожайность первых пяти сборов, кг/1000 м ²					Достоверность различий		
	1957 г.	1958 г.	1961 г.	среднее	%	1957 г.	1958 г.	1961 г.
No 10×Bison+ <i>C. annuum</i>	1503	4425	2559	2829	106,5	0	+	+
No 10×Bison—контроль	1474	4185	2312	2657	100,0			
No 10×Bison+ <i>S. melongena</i>	1613	4340	2462	2805	107,1	++	+	0
No 10×Bison—контроль	1135	4267	2454	2618	100,0			
No 10×Bison+ <i>Physalis</i>	1661	4596	—	3125	107,3	+	++	
No 10×Bison—контроль	1533	4297	—	2915	100,0			
No 10×Bison+ <i>S. sisimbrifolium</i>	—	—	2691	2691	108,0			+
No 10×Bison—контроль	—	—	2490	2490	100,0			

жаю были статистически недостоверными, за исключением отдельных лет, когда добавляли пыльцу *Capsicum annuum* или *S. sisimbrifolium*. По-видимому, повышенная скороспелость, наблюдавшаяся после опыления чужеродной пыльцой, обусловлена действием гормонов и ферментов чужеродной пыльцы.

Контрольные скрещивания, в которых использовали для опыления пыльцу только перца или баклажана, подтверждают это предположение, поскольку в результате этих скрещиваний был получен высокий процент партенокарпических плодов (до 30,8 % при использовании пыльцы баклажана и 18,7 % — пыльцы перца).

На рыльцах пестиков у цветков томата чужеродная пыльца быстро прорастает. Это можно увидеть на микрофотографии, сделанной через 2 ч после нанесения пыльцы на рыльце (рис. 10). Можно предположить, что наряду с прорастанием пыльцы в ткани столбика томата повышается



Рис. 10. Прорастание пыльцевых зерен *Capsicum annuum* через 2 ч после нанесения на рыльце пестика

скорость ферментативных, биохимических и физиологических реакций. Более того, имеются все основания рассматривать чужеродную пыльцу в качестве биокатализатора, увеличивающего скорость отдельных реакций, жизненно важных в процессе оплодотворения.

7.1.4. Комбинационная способность томата

Пригодность сортов и линий для использования в качестве родителей в гибридных комбинациях скрещиваний определяется не только их хозяйственно ценными признаками, но также их способностью давать высокий гетерозисный эффект у гибридов F_1 . Это свойство, названное комбинационной способностью, играет огромную роль в успешном проведении селекции на гетерозис. По существу, проблема комбинационной способности и ее общего и специфического действия возникает в связи с поиском методов оценки линий и сортов, взятых в качестве родительских форм при получении гибридов F_1 . Необходимость разработки этих положений была экспериментально и теоретически доказана Спрэггом и Татумом [77]. Они разработали математический метод оценки общей и специфической комбинационной способности, позднее дополненный [10, 24].

Комбинационная способность относится к числу признаков, трудно поддающихся измерению. Поэтому было предпринято немало попыток по выявлению признака, который бы легко измерялся и коррелировал с комбинационной способностью. Неоднократно перед учеными вставал вопрос: коррелирует ли продуктивность родительских форм с продуктивностью гибридов? По мнению многих авторов [31, 51, 69 и др.], такая корреляция существует. Пауэрс [57] установил наличие относительно высокой корреляции между урожайностью родительских сортов и возможных гибридов F_1 (табл. 7.4).

Данные, приведенные в таблице 7.4, свидетельствуют о том, что средний урожай девяти возможных гибридов по сравнению с самым высокоурожайным родителем будет наилучшим. Аналогич-

7.4. Урожай зрелых плодов томата (по Пауэрсу)

Сорт или инбредные линии	С одного растения		Сорт или инбредные линии	С одного растения	
	сорт или инбредная линия	9 гибридов, среднее		сорт или инбредная линия	9 гибридов, среднее
	Bounty			<i>L. esculentum</i> × <i>L. pimpinellifolium</i>	
4101	513±39	1280±53	4103	1066±159	1597±54
4102	607±86	1267±46	4104	808±114	1340±44
4105	332±64	1081±33	4107	801±111	1181±47
4106	828±108	1236±45	4108	857±108	1192±41
			4109	1364±151	1968±46
			4110	1868±149	2231±52

ные результаты были показаны Муром и Карренсом [53] в опытах по определению комбинационной способности у 27 сортов томата. При оценке комбинационной способности по различным показателям, в том числе по скороспелости и валовому урожаю, была выявлена относительно высокая корреляция между показателями продуктивности родителей и гибридов F_1 .

Вопреки сложившимся представлениям самым надежным способом оценки комбинационной способности сортов остается испытание его в комбинациях скрещиваний F_1 .

Общая комбинационная способность оценивается по показателям средней продуктивности любой линии или сорта в серии скрещиваний. Общая комбинационная способность определяется с помощью топкросса с использованием одного из трех тестеров. Направление скрещивания в данном случае, как правило, не имеет значения, однако тестеры для удобства часто используют в качестве опылителей. Комбинационную способность можно оценивать по каждому признаку, представляющему интерес для селекционера, а именно: скороспелости, валовому урожаю, числу плодов, содержанию сухого вещества и т. д. Метод топкросса оказался перспективным при оценке общей комбинационной способности сортов и линий. Это значительно упрощает работу, особенно в тех случаях, когда приходится отбирать большое число линий и сортов.

Специфическая комбинационная способность представляет собой отклонение от показателей F_1 , предсказанных на основании оценки общей комбинационной способности. Это — специфический показатель линии или сорта в конкретном скрещивании. В то время как общая комбинационная способность может быть оценена с использованием предварительно полученных данных от родительских сортов, этого невозможно добиться в случае со специфической комбинационной способностью. Она может быть определена только диаллельными скрещиваниями при сортоиспытании. Диаллельные скрещивания позволяют определить общую и специфическую комбинационную способность, однако этот метод требует больших затрат труда. К тому же его применяют на самых поздних этапах селекции растений, когда для испытания остается всего лишь несколько сортов. Для сокращения числа комбинаций скрещиваний очень часто в испытания включают только родительские сорта и гибриды F_1 без реципрочных, т. е. $1/2p(p+1)$ комбинаций скрещиваний. Иногда проводится испытание серии скрещиваний F_1 без реципрочных гибридов и родительских форм, или же только $1/2 p(p-1)$ комбинаций скрещиваний. В этом случае любой стандартный сорт или гибрид F_1 используют в качестве контроля.

Оценка общей и специфической комбинационной способности с помощью диаллельного скрещивания по методу Гриффинга [28] является самой точной.

Даскаловым [14] было установлено, что линии и сорта томата были получены в результате отдаленной гибридизации с *L. race-*

migerum (Lange). Исследования в этой области [15, 16] показали, что комбинационная способность наиболее выражена в линиях томата, полученных от скрещивания с *L. racemigerum*. К ним относятся такие линии, как No 10, XXIVa, XXIV₁₃, XXIV₂ и т. д. При этом было обнаружено, что по росту растений и индексу скороспелости наибольший гетерозис проявляется при скрещиваниях между отдаленными формами и видами рода *Lycopersicon* (*L. esculentum* × *L. racemigerum*, *L. esculentum* × *L. hirsutum* и т. д.) вслед за скрещиваниями линий, полученных от гибридов между отдаленными сортами и видами (*L. esculentum* × *L. racemigerum*). В наименьшей степени гетерозис наблюдался при скрещиваниях между сортами видов из рода *Lycopersicon*. На основании этих данных можно предположить, что чем отдаленнее генетические родственные связи между линиями и сортами и их дикими видами, тем ниже их комбинационная способность [23].

Влияние экологических условий на комбинационную способность сортов томата, полученных в различных странах (Болгария, Чехословакия, ГДР, Венгрия, Польша, Румыния и СССР), изучалось в 1959—1962 гг. Было установлено, что сорта с высокой комбинационной способностью сохраняют этот признак в различных экологических условиях и всегда дают высокий гетерозисный эффект, особенно в отношении скороспелости. Результаты этих исследований еще раз подтвердили, что сорта, например No 10, XXIV₂, Stupicki polni gane и St F 55/202, полученные при отдаленной гибридизации с *L. racemigerum*, обладают высокой комбинационной способностью.

7.1.5. Использование методов селекции

Несмотря на то что исследования гетерозиса у томата начались почти одновременно с аналогичными исследованиями у кукурузы, практическое применение гетерозиса в селекции томата в значительной степени затянулось. Огромное экономическое значение кукурузы во многих районах США послужило главным стимулом для быстрого распространения гибридных сортов в производстве. Значительно позже аналогичный экономический толчок к распространению гибридных сортов томата наступил и в других странах. Первые шаги к широкому использованию гибридных сортов томата на практике и научно организованному производству гибридных семян были сделаны в Болгарии. Еще в начале 1932 г. на сельскохозяйственной опытной станции в Пловдиве Христо Даскалов занимался селекцией томата на гетерозис. Первый сорт *F*₁ для выращивания в теплицах получил распространение в производстве томатов, поскольку он был более раннеспелым и по урожайности превышал родительские сорта. Наиболее распространенные стандартные сорта также уступали новому сорту по урожайности. Высокие надбавки к цене за гибридные семена по сравнению с ценами на семена распространенных сортов окупались высокими прибылями, полученными от реализованной продукции.

За период с 1960 по 1970 г. производство гибридных семян томата достигло 10—13 т в год. Новые сорта F_1 —No 10×Bison, Triumph, No 10×Rutgers, Ogosta, Maritza 25 и т. д. из-за очень высокой скороспелости, высокого качества плодов и высокого уровня адаптации получили распространение и в других странах (Югославия, Албания, Румыния, Чехословакия, СССР и др.).

Быстрое развитие получила после второй мировой войны селекция томата на гетерозис в Нидерландах, Англии, Франции, США, Японии и других странах. Голландские селекционеры ежегодно поставляют на мировой рынок десять новых гибридных сортов, объединяющих хозяйственно ценные признаки и устойчивость к трем — четырем болезням. Овощеводы, возделывающие томат, высоко оценили гибридные сорта. Почти во всех странах мира для тепличного овощеводства используют только гибридные семена.

Ранее считалось, что томат как самоопыляемое растение не проявляет такого высокого гетерозисного эффекта, как перекрестноопыляемые культуры. Сейчас это мнение опровергнуто результатами, полученными в условиях промышленного производства томата. Установлено, что при проявлении гетерозиса между само- и перекрестноопыляемыми растениями не существует различий. Стеббинс [78] представил данные, подтвердившие, что самоопыляемые растения ведут происхождение от перекрестноопыляемых. К таким растениям относится томат. Было показано [65], что в центре происхождения томата у диких типов преобладает естественное перекрестное опыление. При переносе в другие зоны земного шара томат постепенно превращается в самоопыляемую культуру. Более того [67], можно рассчитывать на получение гетерозисного эффекта от скрещиваний между сортами томата и линиями, поскольку они представляют собой скрещивания между инбредными линиями вида, в значительной степени перекрестноопыляемыми в естественных условиях. Радорф [70] также придерживается мнения, что гетерозис в том смысле, в каком его понимает Г. Шелл, наблюдается и у самоопыляемых культур. Однако их гетерогенная генетическая система в отличие от перекрестноопыляемых культур устроена так, что, поскольку в ней имеется мало неблагоприятных аллелей, доминирование не играет здесь большой роли. Противоположные аллели также не имеют большого значения при проявлении гетерозиса. Очевидно, у томатов, как и у других культур, при комбинации подходящих пар аллелей с высокой комбинационной способностью можно ожидать получение относительно высокого гетерозисного эффекта. По этой причине данный метод получил широкое практическое применение.

Следует отметить, что выведение гибридных сортов дает ряд преимуществ. Прежде всего, методы с использованием гетерозиса позволяют быстро выполнять поставленную селекцией задачу — объединять ценные доминантные признаки от обоих родителей, например при закреплении устойчивости к нескольким заболеваниям. Если, например, женский родитель P_1 устойчив к вирусу табачной мозаики и к бурой пятнистости листьев томата, а роди-

тель — опылитель P_2 — устойчив к *Verticillium* и *Fusarium*, то гибрид F_1 будет устойчивым ко всем четырем болезням. С использованием других классических методов селекции для создания такого же селекционного сорта потребуется не менее чем 10 поколений скрещиваний. Аналогичным образом признак скороспелости одного сорта можно объединить с признаками размера и желаемой формы плодов другого сорта. Когда для скрещивания подобраны подходящие партнеры, можно ожидать проявления гетерозиса по скороспелости в F_1 . В отдельных случаях гомозиготное состояние некоторых генов (Mi , Tm , $Tm2^2$) сопровождается такими нежелательными эффектами, как низкий уровень фертильности пыльцы, завязывания плодов или некроз, проявляющийся при высоких температурах [40, 45, 56, 72]. Этот недостаток удастся устранить у гибридов F_1 , если указанные гены находятся в гетерозиготном состоянии.

В последние годы методы селекции на гетерозис усиленно применяют при быстром создании сортов, обладающих сочетанием хозяйственно ценных признаков и комплексной устойчивостью к болезням. Почти все новые гибриды, устойчивые к вирусу табачной мозаики, имеют гены устойчивости к ВТМ в гетерозиготном состоянии и генетическую формулу $Tm2^2/Tm2^{2+}$. Присутствие гена Tm защищает гибрид, гетерозиготный по $Tm2^2$, от опасности возникновения некроза при высоких температурах, даже если рядом находится обычная раса вируса табачной мозаики. Ген $Tm2^2$ предотвращает отбор расы 1 вируса табачной мозаики в гетерозиготном состоянии гена Tm . С другой стороны, гетерозиготное состояние генов Tm и $Tm2^2$ у гибрида обеспечивает нормальную фертильность [56].

Помимо улучшения агрономических показателей у гибридов, обусловленных гетерозисом, промежуточные стадии экспрессии генов у гетерозигот также представляют немалую ценность. Это можно наглядно продемонстрировать на примере потенциального использования гена *nor* (нет созревания) у гибридов, обнаруживающих нормальное образование пигментов, но с замедленным созреванием плодов [6].

По коммерческим соображениям селекционеры и семеноводческие фирмы предпочитают иметь дело с гибридными сортами F_1 , поскольку использование гетерозиса обеспечивает охрану авторских прав на полученные ими сорта.

7.2. Биологические основы производства гибридных семян

7.2.1. Морфологические особенности цветка томата

Морфологические особенности нормального цветка томата подробно описаны в многочисленных публикациях, поэтому здесь мы коснемся главным образом некоторых характерных признаков, важных при производстве гибридных семян.

Цветки томата обоеполые, каждый состоит из чашечки, венчика, тычинок и пестика. Чашечку образуют сросшиеся у основания чашелистики.

У культурных форм томата венчик имеет пять и более лепестков, которые сростаются у основания, образуя короткую трубочку.

Тычинки удлиненные, заострены на конце и сростаются краями, образуя тычиночную трубку, окружающую пестик. У основания тычиночная трубка срослась с нижней частью лепестков венчика. Поэтому когда открывают лепестки венчика, то обычно они отделяются вместе со всей тычиночной трубкой. Эту особенность цветков томата используют при кастрации.

У сортов с более чем восемью тычинками пылевая трубка обычно расщеплена и тычинки объединены в группы по две или три. В таких случаях кастрация затруднена, поскольку все тычинки не удастся удалить за один прием. Цветки всех сортов (например, *Stupicki polni rane*, *Stupicki k richleni*, *St F 52/19*, *Mikado*, *Geneva* и др.) с листьями картофельного типа (с), трудно кастрировать, несмотря на то что у них правильные цветки с числом частей от шести до семи.

Тычиночная трубка может узко или широко открываться кверху. В последнем случае нанесенная извне пыльца свободно достигает рыльца пестика.

Каждая тычинка состоит из двух пыльников, соединенных по всей длине, в то время как каждый пыльник состоит из двух пылевых гнезд, разделенных слоем паренхимных клеток. При созревании пыльцы эти клетки разрушаются и гнезда соединяются. Одновременно эпидермальные клетки, расположенные над этим слоем, постепенно истончаются и дегенерируют. Пыльники лопаются вдоль со стороны, обращенной к столбику и рыльцу, и пыльца высыпается. При высокой влажности воздуха пыльники набухают, щель между пылевыми гнездами закрывается и пыльца не может высыпаться. По этой же причине трудно собирать пыльцу со свежесорванных цветков. Пылевые зерна легко высыпаются, если цветкам дать слегка подвзнуть [90].

Пылевые зерна можно увидеть только под микроскопом. Они мелкие, по форме напоминают пшеничное зерно. Угловатые и деформированные пылевые зерна нежизнеспособны. Нормальные пылевые зерна, если их поместить в воду, очень быстро набухают и приобретают правильную сферическую форму. Пылевые зерна различных сортов томата по форме не различаются.

Завязь верхняя, многогнездная, число гнезд различно.

Столбик и рыльце пестика большинства сортов полностью закрыты тычиночной трубкой. Уровень рыльца пестика по отношению к тычиночному конусу является сортовым признаком. Однако очень часто у одного и того же сорта рыльце располагается ниже, на одном уровне или на более высоком уровне, чем наблюдаемый уровень конуса (рис. 11). Длинностолбчатость (ex мутация), выражающаяся в том, что рыльце располагается выше пылевой

трубки, встречается у цветков всех видов подрода *Eriopersicon*, но также и у некоторых сортов *L. esculentum*, а именно: San Marzano, Stupicke polni gane, Rutgers и т. д. Столбик удлиняется, а рыльце часто выходит наружу, особенно если высокая дневная температура сочетается с недостаточной влагоемкостью почвы и влажностью воздуха. Хаулетт [36] показал, что рыльце может удлиняться при более короткой длине светового дня, недостаточной интенсивности освещения и избытке легкоусвояемого азота. Длинностолбчатость у некоторых сортов можно также индуцировать обработкой цветков гиббереллином [34].

Те формы томата, у которых столбик и рыльце возвышаются над тычиночным конусом, имеют большое значение при производстве гибридных семян.

7.2.2. Аномалии цветка

У цветков томата наблюдаются значительные отклонения от нормального строения, одни как характерный признак определенного сорта, другие — результат спонтанных мутаций. Чаще всего морфологические изменения цветка встречаются после индуцированного мутагенеза. Эти аномалии, особенно если они связаны с полной стерильностью пыльцы, могут представлять немалую ценность при производстве гибридных семян.

Ларсон и Паур [44] описали мутант сорта John Bear, у которого в результате морфологических изменений венчика и тычинок пыльники не раскрываются, что делает самоопыление невозможным. Кроме того, лепестки венчика тесно срастаются с тычинками на $\frac{2}{3}$ их длины. Плотны прижатые к лепесткам венчика тычинки оказываются согнутыми, и пыльники не могут раскрываться. Рыльце пестика остается скрытым в тычиночном конусе. Пыльца фертильна. Такой мутант известен как функционально-стерильный типа John Bear. Контролируется эта мутация единственным рецессивным геном (*ps*). Еще один тип функциональной стерильности, обусловленной изменениями у тычинок, описан Трончковой [82] у сорта Vrbicanske pizke. Морфология цветка мутанта не отличается от таковой у любого нормального цветка. Тычинки обыкновенны по размерам и окраске, однако пыльники не вскрываются и самоопыления не происходит, несмотря на то что пыльцевые зерна имеют нормальную фертильность. Рыльце пестика

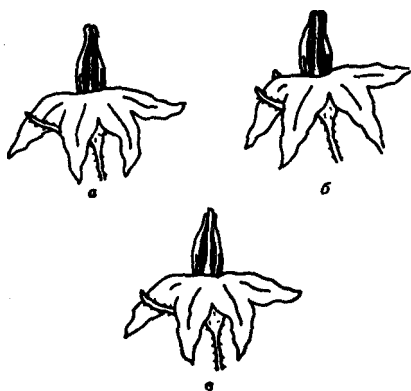


Рис. 11. Гетеростилия цветков томата:

а — столбик короче тычинок; б — столбик по длине равен тычинкам; в — столбик длиннее тычинок

скрыто в тычиночной трубке. Эта разновидность функциональной стерильности также контролируется одним рецессивным геном ($ps=2$). Кезики [37] приводит данные о неизвестном ранее типе стерильности ps , обнаруженном в потомстве гибрида *L. esculentum* $\times$ *L. parviflorum*. Он обуславливает очень позднее созревание пыльников. Кончики тычинок загнуты наружу, поэтому рыльце пестика оказывается доступным для пыльцы, нанесенной извне. Семядоли растений типа ps овальной формы. Этот тип стерильности контролируется тремя сцепленными рецессивными генами.

Очень часто тычинки могут быть деформированными, недоразвитыми или совсем не образовывать тычиночной трубки. В таких случаях рыльце пестика оказывается полностью открытым и для нанесения пыльцы (рис. 12). Также могут наблюдаться изменения в окраске тычинок. Встречаются цветки с желто-зеленой или светло-зеленой окраской тычинок. В пыльниках таких тычинок пыльца либо не образуется, либо образуется полностью стерильная. Такой мутант с мужской стерильностью был впервые описан Крейном [9]. В настоящее время зарегистрировано 42 гена ms [66]. Значительное число их было открыто, описано и изучено Риком, Клейбергом и Бартоном. Большая часть их была обнаружена у сортов San Marzano, Pearson, Garden State, VF-36 и т. д.

Гены, контролирующие стерильность, различаются по степени и типу вызываемых ими аномалий. Некоторые из этих генов тор-



Рис. 12. Мужской стерильный цветок с аномальными тычинками ($msms$)



Рис. 13. Бестычиночный мутант ($stsl$)

мозят протекание определенных стадий мейоза, другие приводят к нарушениям в постмейотический период и т. д.

Мутанты с цветками без тычинок были открыты Риком и Робинсоном [68], позднее подробно описаны Бишопом [4]. В таких цветках нормально развиты чашечка и венчик, но отсутствуют тычинки. Заметны лишь рудименты тычинок — узкие, продолговатые цветочные чешуйки, плотно прижатые к пестику или сросшиеся с ним. Рыльце пестика полностью свободно и доступно для пыльцы (рис. 13). Этот дефект цветков контролируется одним рецессивным геном *sl* (бестычиночность). Некоторыми авторами [29, 71] были описаны спонтанные бестычиночные мутанты, а также аналогичные мутанты, индуцированные резким воздействием низких температур (Доросиев, 1970) и γ -излучением [33]. Однако Хафен [29] считает, что одна из этих мутаций была обусловлена действием гена *sl*₂, тогда как другие авторы не показали, аллельны или неаллельны гены *sl* новых мутантных форм к гену *sl*, описанному Бишопом.

Загорчева и Йорданов [94] описали стерильный мутант, цветки которого имели хорошо выраженную длинностолбчатость (рис. 14). Тычинки его были загнуты и короче нормальных, окраска —



Рис. 14. Мутант 12/13 с мужской стерильностью с удаленным рыльцем

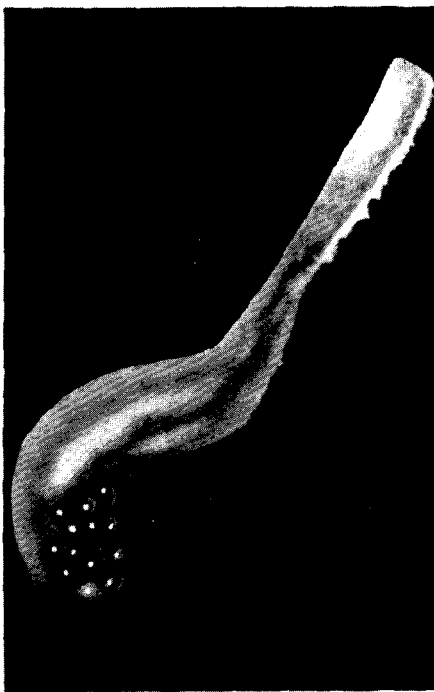


Рис. 15. Тычинка *ts* мутанта 12/13

от бледно-желтой до зеленой, пыльники не растрескивались. У основания каждой тычинки на внутренней стороне образовывалось 20—30 зародышевых бугорков (рис. 15), не развивались нормальные зародышевые мешки, а имелись семязачатки, синергиды или полярные ядра. В полевых условиях пыльца была стерильной, фертильные пыльцевые зерна были единичными, однако в условиях теплицы она была фертильной с единичными стерильными пыльцевыми зернами. Из-за длинностолбчатости и нерастрескивания пыльников при естественном самоопылении плоды не завязывались. Опыление фертильной пылью приводит к образованию плодов с нормально развитыми семенами. Эта мутация, которая затрагивает как мужские, так и женские признаки одного и того же органа, обусловлена действием одного рецессивного гена.

Бьянки и Соресси [3] описывают мутант *sha* с короткими тычинками, пыльники которых растрескиваются с наружной стороны. Аналогичный мутант был описан также Загорчевой и Иордановым [94]. Он, вероятно, аллелен первому, а развитие цветка контролируется единственным рецессивным геном.

7.2.3. Биология цветения и оплодотворения

Первое соцветие у растений томата появляется после четвертого или пятого листа и вскоре за ним развивается второе и третье соцветия. Первыми последовательно развиваются чашелистики, затем формируются лепестки венчика, тычинки и пестик. Столбик пестика начинает удлиняться, когда на оси соцветия отчетливо различается цветочный бутон.

От заложения бутонов до полного цветения происходит смена нескольких фенологических фаз, каждая из которых характеризуется определенными морфологическими и структурными изменениями тычинок и пестика. Обычно выделяют пять фаз.

Первая фаза — от формирования четко различимых бутонов до появления лепестков венчика. Тычинки развиты, но почти без тычиночных нитей, формируются единичные пыльцевые зерна, однако они еще незрелые.

Вторая фаза — лепестки венчика вырастают над чашелистиками и приобретают беловатую окраску. В конце этой фазы тычинки уже хорошо развиты, но пыльца еще также незрелая. Пестик развивается полностью, столбик достигает максимальной высоты.

Третья фаза — раскрытие бутона. В это время лепестки расходятся в сторону под углом 45° к оси цветка. Тычинки формируются полностью. Пыльники еще не вскрылись, но отдельные пыльцевые зерна созрели и способны к оплодотворению. Рыльце пестика способно воспринимать пыльцу.

Четвертая фаза — лепестки венчика постепенно приобретают желтую окраску и полностью раскрываются. Тычинки зрелые, пыльники поочередно растрескиваются, пыльцевые зерна высыпаются, и попав на рыльце пестика, прорастают, образуя пыльце-

вую трубку. Именно в этой фазе происходит самоопыление цветков.

Пятая фаза — лепестки венчика вянут, их окраска блекнет. Яйцеклетки оплодотворены, и завязь начинает расти.

Первая фаза самая продолжительная, вторая и третья самые короткие. В зависимости от погодно-климатических условий течение каждой фазы составляет от 24 до 48 ч.

Созревание пыльцевых зерен начинается в третьей фазе развития цветка. Скорость созревания зависит от экологических условий, и прежде всего от температуры. Обычно в теплую погоду после наступления этой фазы жизнеспособными оказываются 40—50 % пыльцевых зерен, однако их оплодотворяющая способность остается еще низкой.

В третьей фазе пыльца не высыпается. Это означает, что пыльники еще не вскрылись и самоопыление невозможно. Пыльники вскрываются в начале четвертой фазы. В этот момент жизнеспособность пыльцы, осыпающейся при раскачивании цветков, составляет 90—94 %, она же обладает и самой высокой способностью к оплодотворению.

Пестик заканчивает свое развитие, а яйцеклетки достигают зрелости еще до созревания пыльцевых зерен. В начале третьей фазы рыльце пестика готово к восприятию пыльцы, однако в этот момент созревают еще не все яйцеклетки (табл. 7.5).

7.5. Завязываемость плодов при опылении в различные фазы развития цветка у сорта No 10×Bison, % [90]

Фаза	Завязывание плодов, %	Число семян на плод, шт.
Начало третьей фазы	72	35—50
Конец третьей фазы	87	70—98
Четвертая фаза	96	100—140

По мере развития цветка растет число завязавшихся плодов и оплодотворенных яйцеклеток на плод. По-видимому, одновременно созревают не все яйцеклетки, и этот процесс обычно длится два дня.

Пыльцевые зерна, попадающие на рыльца, сначала набухают, а затем начинают прорастать. Прорастание приблизительно происходит через 2 ч после попадания пыльцы на рыльце пестика.

7.2.4. Сохранение жизнеспособности пыльцы и восприимчивости рыльца пестика

Все вопросы, касающиеся сохранения жизнеспособности пыльцы и восприимчивости рыльца пестика, приобрели интерес для производства гибридных семян с того времени, как они завоевали популярность, тогда же были усовершенствованы способы

искусственного опыления и сконструированы приспособления для механического сбора пыльцы. Более того, изучение этих вопросов в зависимости от экологических условий, а также поиск рациональных методов хранения пыльцы представляют больший практический интерес. Немалый интерес представляет также вопрос о влиянии возраста пыльцы на биологические свойства семян.

Жизнеспособность пыльцы томата применительно к производству гибридных семян изучали Айзенштат (1954), Йорданов [88], Андроническу и др. [2]. Было установлено, что при обычных условиях хранения жизнеспособность пыльцы с трудом сохраняется более 3 дней. Пыльцевые зерна быстрее теряют способность к оплодотворению, если их извлекают из пыльников и помещают на хранение. Из-за опасности заражения грибными заболеваниями трудно сохранять их жизнеспособность и при относительно низкой температуре (12—15°C). Сравнительно лучшие результаты получены при хранении целых цветков при комнатной температуре и влажности воздуха 70—80 %. В таких условиях цветки остаются свежими более продолжительное время, а пыльца сохраняет свою жизнеспособность. Однако ее способность к оплодотворению в этом случае также вскоре понижается, что приводит к снижению завязывания плодов среднего числа семян на плод (табл. 7.6).

7.6. Способность к оплодотворению у пыльцы из сорванных цветков в зависимости от сроков хранения [90]

Срок хранения цветка, сут	Завязывание плодов, %	Партенокарпические плоды, %	Средняя масса плода, г	Число семян в плоде, шт.	Уровень оплодотворения, %
Свежесорванные	86	—	72	84	100,0
1	95	—	74	90	118,3
2	86	—	62	88	102,0
3	73	3,2	52	73	73,8
4	69	3,2	48	47	44,9
5	54	2,7	38	36	26,9
6	12	1,2	—	25	4,2
7	0	0	—	0	0
8	0	0	—	0	0

Результаты полевых и лабораторных испытаний показали, что пыльца свежесобранных цветков не обладает самой высокой способностью к оплодотворению. Процент завязавшихся плодов и число семян на плод ниже, чем таковые, полученные при нанесении пыльцы с цветков, хранившихся в течение одних суток. Эти данные свидетельствуют о неполной зрелости пыльцевых зерен при удалении цветка с растения и об их созревании (в большом количестве) при хранении в течение одних суток.

Также были получены другие данные. После сбора с помощью вибратора пыльцу хранили в стеклянных пробирках. Стеклянные

пробирки с пылью выдерживали различное число дней в сухом прохладном помещении, а опыление проводили в один и тот же день. Данные относительно процента завязавшихся плодов и семенной продуктивности, полученные в этих экспериментах, представлены в таблице 7.7.

7.7. Процент завязавшихся плодов и семенная продуктивность после опыления пылью, собранной вибратором [90]

Время опыления	Завязывание плодов, %	Число семян на плод, шт.	Уровень оплодотворения
В день опыления	100,0	90	100,0
На 1 сут раньше	77,8	71	61,4
» 2 сут »	47,4	75	44,4
» 4 сут »	52,0	52	26,7
» 6 сут »	33,2	40	14,6

Как процент завязавшихся плодов, так и среднее число семян в плоде уменьшаются при хранении пыли. Результаты данного и предыдущего экспериментов аналогичны, за исключением того, что свежая пыльца, собранная вибратором, имеет самую высокую жизнеспособность. Это можно объяснить тем, что при вибрации цветка осыпаются только полностью созревшие пыльцевые зерна, обладающие самой высокой способностью к оплодотворению.

Пыльца может храниться в течение более продолжительного периода времени, только если содержание влаги в ней уменьшено, а температура поддерживается около 0°C. Практически этого можно добиться, если воспользоваться обыкновенным холодильником с температурой $\pm 3^\circ\text{C}$. Чем меньше колебания температуры и чем она ниже, тем продолжительнее жизнеспособность пыли при хранении. До того как пыльцу поместили на хранение, содержание влаги в ней должно быть уменьшено. С этой целью стеклянные трубки с собранной пылью ставят на несколько часов в эксикатор. Для того чтобы он поглотил влагу, стеклянные трубки закрывают с обоих концов ватой. После опыления пылью, хранившейся в течение 1 мес при таких условиях, завязывание плодов составило 89,4 %, тогда как в случае с пылью, хранившейся в течение 2 мес, завязывание плодов было 82,0 % по сравнению с контролем, опылявшимся свежесобранной пылью.

Наряду с жизнеспособностью пыли большое значение в гибридизации имеет продолжительность периода восприимчивости рыльца пестика. Рыльце намного чувствительнее пыли к экологическим условиям и в особенности к низкой или крайне высокой температурам, силе ветра и низкой влажности воздуха, поскольку от этих факторов зависит его секреторная деятельность. Низкие температуры и темнота тормозят выделение секрета, необходимого в достаточном количестве для прорастания пыли и, следовательно, для оплодотворения.

По данным Даскалова [13], рыльца пестиков томата восприимчивы к принятию пыльцы в течение 4—5 сут. Восприимчивость рылец зависит от экологических условий [88]. Как правило, рыльце сохраняет способность принимать пыльцу в течение 4—6 сут после раскрытия лепестков венчика, однако в прохладную погоду этот период более продолжителен. Самый высокий процент завязавшихся плодов и самое большое количество семян получают при опылении через 1—2 сут после кастрации.

Опыление, проводившееся сразу же после кастрации или через несколько дней после нее, в значительной степени приводит к снижению завязывания плодов и числа семян в плоде. Это означает, что во время кастрации рыльце восприимчиво к приему пыльцы, однако еще не все яйцеклетки созрели, поэтому образуется меньше семян. В последующие 1—2 сут в зависимости от температуры и влажности воздуха, число яйцеклеток, готовых к оплодотворению, максимально. Позднее же у яйцеклеток, созревших раньше всех, способность к оплодотворению снижается. В результате уменьшается и число семян на плод.

7.3. Производство гибридных семян томата

Наряду с изучением особенностей проявления гетерозиса непрерывно ведется совершенствование методов отбора родительских пар и получения гибридов F_1 для практического использования, а также способов производства гибридных семян. Применение более легких методов кастрации, сбора пыльцы и опыления позволило организовать производство гибридных семян в широких масштабах. В настоящее время гибридные семена производят в Болгарии, Югославии, Румынии, Нидерландах, Франции, Италии, Англии, Швеции, Венгрии, Израиле, США, на Тайване, Филиппинах, в Японии и т. д.

7.3.1. Методы гибридизации

Для удобства проведения скрещивания женские сорта и сорта-опылители обычно высевают отдельно на соседних делянках. Для получения достаточного количества цветков одно растение-опылитель следует высевать на каждые три-четыре женских родительских растений. До начала кастрации и опыления следует провести всестороннее обследование растений, а также тщательную выбраковку с удалением из посевов растений, которые отклоняются по сортовым признакам от родителей. Перед началом проведения скрещивания все раскрывшиеся цветки у женских растений удаляют. Затем ежедневно проводят кастрацию и опыление. Кастрацию проводят после полудня. Самая удобная фаза для кастрации цветка — когда лепестки венчика только что раскрылись под углом 45° к оси цветка. В эту фазу самоопыления еще не происходит, поскольку пыльники еще не вскрылись. Допускается также кастрация хорошо развитых бутонов, когда

лепестки венчика имеют уже светло-желтую окраску. Все цветки, которые вовремя не подвергли кастрации, а также те, где есть опасение, что имело место самоопыление, следует удалить.

При массовом производстве гибридных семян кастрацию, как правило, проводят вручную. В левой руке держат цветок, в то время как большим и указательным пальцами правой руки пригибают лепестки венчика к основанию и одним рывком срывают лепестки венчика вместе со всеми тычинками (рис. 16).

Кастрированные цветки опыляют на следующее утро. Опыление в день кастрации проводить не рекомендуются, так как пестик созрел еще не полностью и формиру-



Рис. 16. Кастрация цветка

ются плоды с меньшим количеством семян. Следует также избегать и очень позднего по срокам опыления, поскольку, особенно в жаркую и ветреную погоду, рыльца пестиков подсыхают. Пыльцу собирают заранее с цветков в фазе полного цветения. Производительность труда резко возрастает, если пыльцу поместить в стеклянные трубки. Каждый работник, проводящий опыление, утром, до начала работы, получает стеклянную трубку, наполненную пыльцой. Он помещает рыльце пестика кастрированного цветка в стеклянную трубку, и пыльца прилипает к рыльцу (рис. 17). Если некоторое количество пыльцы еще остается в стеклянной трубке после окончания опыления, на следующий день ее не рекомендуется использовать, так как ее способность к оплодотворению значительно снижается.

До опыления или сразу после него цветки, опыленные пыльцой, отмечают с помощью надрезов на концах двух соседних чашелистиков. Такие пометки дают возможность работникам, производящим опыление, отличать опыленные цветки от кастрированных и еще не опыленных.

При широкомасштабном производстве гибридных семян томата сбор пыльцы и ее распределение в стеклянные трубки механизированны. Для этих целей применяют различные приспособления. В случае меньших масштабов семеноводства стеклянные трубки можно наполнять пыльцой непосредственно из цветущих цветков родителя-опылителя с помощью портативных аппаратов для сбора пыльцы.



Рис. 17. Нанесение пыльцы с помощью стеклянной трубки

Использование стеклянных трубок для опыления имеет еще одно преимущество — обильное количество зрелой пыльцы, собранной с различных растений, наносят на рыльца пестиков, что является важным неременным условием для лучшего оплодотворения.

7.3.2. Совершенствование методов получения гибридных семян

Огромные возможности для резкого снижения затрат труда при производстве гибридных семян открываются при исключении этапа кастрации цветков. Она составляет около 40 % от общих затрат труда. Самый надежный путь устранения процедуры кастрации цветков — внедрение линий с мужской стерильностью. Два основных типа мужской стерильности, имеющих важное значение для производства гибридных семян, были описаны у томата, а именно: а) пыльцевая стерильность (полностью или частично стерильная пыльца); б) функциональная стерильность, обусловленная морфологическими отклонениями от нормального строения цветка (эти отклонения приводят к пространственной или механической изоляции пыльцы от рылец пестиков).

Мутанты томатов с мужской стерильностью, описанные до настоящего времени, относятся либо к типу *ms*, либо к типу *sl* [4, 9, 47, 54, 61, 62, 63, 69, 94 и др.] и обладают ядерной мужской стерильностью, контролируемой одним рецессивным геном. Поэтому скрещивание между линией с мужской стерильностью и нормальным фертильным сортом дает в F_1 полностью фертильные растения.

Мужская стерильность поддерживается при скрещивании этих форм с фертильными растениями, гетерозиготными по стерильности. Полученное при этом F_1 состоит наполовину из гетерозиготных фертильных и наполовину из стерильных растений. Стерильные растения используют в качестве женского родителя при производстве гибридных семян после скрещивания с подходящим гомозиготным фертильным партнером. Гетерозиготные фертильные растения, полученные после посева стерильной линии, фактически являются копией, используемой для поддержания признака мужской стерильности.

Если генотип растений с мужской стерильностью обозначить как $msms$, нормальных фертильных растений — $MsMs$, а гетерозиготных фертильных — как $Msms$, то схема закрепления признака мужской стерильности и использования его при производстве гибридных семян будет выглядеть, как показано на рисунке 18.

Впервые мужская стерильность была использована при производстве гибридных семян томата Риком [62, 63]. При посеве чередующимися рядами фертильных растений и растений с ядерной стерильностью в естественных условиях были получены семена F_1 . Боллард и Стефенсон [7], Хафен и Стефенсон [30] показали, что при использовании линий с мужской стерильностью для производства гибридных семян в естественных условиях в штате Индиана (США) урожайность семян оказалась неудовлетворительной (1,2—3,2 кг/га). По данным Рика, урожайность гибридных семян зависит от размещения растений с мужской стерильностью среди растений сорта-опылителя, активности насекомых-опылителей и способности растений-опылителей продуцировать пыльцу в достаточном количестве.

Эксперименты, проведенные автором с целью получения гибридных семян при свободном опылении при посеве фертильных и стерильных растений чередующимися рядами, не дали положительных результатов. Процент завязавшихся плодов после естественного перекрестного опыления был настолько низким, что использовать в дальнейшем этот метод не имело смысла. Формы с мужской стерильностью могли бы успешно использоваться в производстве гибридных семян только при искусственном опылении. Вплоть до настоящего времени линии с мужской стерильностью в широких масштабах в производстве гибридных семян томата не использовались. Их применяли для получения отдельных гибридных комбинаций в Израиле, Швеции (сорт Weibuls Immuna, F_1), в Болгарии (сорт Triumph-2 F_1), во Франции и т. д. Трудности, возникающие при использовании ядерной мужской стерильности

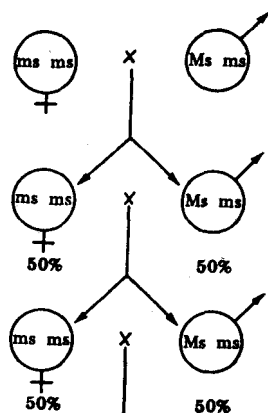


Рис. 18. Схема закрепления признака с мужской стерильностью

ности, состоят в том, что женский родитель представляет собой популяцию фертильных и стерильных растений (1:1), а отделить фертильное растение можно только после цветения первых цветков. Следовательно, фермер, выращивающий гибридные семена, должен ждать до наступления цветения и только после этого высевать стерильные растения женского родителя или высевать все растения и удалять в период цветения фертильные. При удалении этих фертильных растений следует отметить, что каждый оставшийся генотип *Msms* является самоопыляемым и дает потомство, состоящее из 25 % стерильных и 75 % фертильных, но негибридных растений.

Эффективность этой схемы производства гибридных семян могла бы быть значительно выше, если фертильные и стерильные растения можно было отделять в начале пикирования рассады. Реальные возможности для этого были показаны Филуз [54, 55]. Она установила наличие тесной связи между *ms* 35 и рецессивным геном *a* (без антоциана) с отсутствием антоциана в вегетативных органах растения. Этот характерный признак легко выявляется сразу после появления всходов, и по нему можно определять стерильные растения. В поле высаживаются только растения с зелеными стеблями. По данным Филуз, частота рекомбинаций составляет только 2 %, т. е. 2 % рекомбинированных гамет *msa*⁺ и *ms*⁺ может остаться незамеченной.

Однако после высадки в поле во время цветения необходима дополнительная визуальная оценка растений с зелеными стеблями. В результате фертильные растения-рекомбинанты с зелеными стеблями могут быть удалены. При использовании этого метода высаженных томатов с зеленым стеблем может оказаться всего лишь 2 %. Теоретически возможным оказывается закрепить формы *ms* в чистом состоянии, т. е. чтобы они могли воспроизводить 100 % фертильных растений. На практике это можно осуществить только при фенотипическом восстановлении пыльцевой фертильности у стерильных растений. Потомство таких инбредных растений будет стерильным на 100 %. Частичного успеха у такой линии удалось добиться при обработке гиббереллином *A*₃ или *A*₄+*A*₇ [92]. Фенотипическое восстановление стерильности у форм *ms* было получено также при обработке нитратом серебра в Институте овощных культур имени Марица в Пловдиве.

Следует отметить также и функциональные типы стерильности *ps* и *ex*. В Болгарии производство гибридных семян сорта Pioneer 2 было переведено на основу стерильности *ps*. Главный недостаток распространения форм *ps* состоит в том, что рыльце пестика находится внутри тычиночного конуса, поэтому этап кастрации не устраняется. Помимо этого, в сухую, жаркую и ветреную погоду существует опасность самоопыления, что ставит под сомнение производство гибридных семян. Их можно использовать лишь тогда, когда эти формы обладают генетическим маркером, гарантирующим устранение самоопыленных растений. Генетические маркеры, используемые в качестве сигнальных признаков,

необходимы для раннего диагноза женских линий. Они позволяют устранять самоопыленные растения сразу же после появления растений F_1 . Для этой цели удобны рецессивные признаки, выявляющиеся на ранних этапах роста растений, например недостаток антоциана (a), форма листа картофеля (c), бурые семена (Bs) и т. д. Сочетание стерильности rs с наследуемым рецессивным признаком ex и генетическим маркером s или a сделает кастрацию бесполезной и позволит установить аутентичность гибридных семян. Размножение форм rs или ex не представляет трудности, поскольку они воспроизводятся на 100 %.

Соресси [76] предложил использовать смешанные посевы женских растений и растений-опылителей, чтобы при свободном перекрестном опылении получить гибридные семена. Он высказал предположение, что для отделения гибридных семян от семян самоопыленных растений обе родительские линии должны обладать генетическим маркерным признаком «бурые семена», контролируемым различными рецессивными генами bs и bs_2 . В этих условиях семена самоопыленных растений будут бурыми, тогда как таковые гибридов — белыми. Разделение семян по окраске можно проводить с использованием ЭВМ. Предлагаемый метод мог бы завоевать признание на практике только в том случае, если бы были обнаружены подходящие насекомые-опылители или иные средства, способные обеспечить перекрестное опыление, по крайней мере, до 50 %.

Опыт стран, занимающихся производством гибридных семян томата, а также широкое использование гибридных сортов — лучшее доказательство тому, что применение гетерозиса — эффективное средство для повышения урожайности и производства томатов.

Мы уверены, что быстрое развитие молекулярной биологии, физической химии и генетики откроет новые перспективы для дальнейшего изучения явления гетерозиса и прогноза гибридной мощности и продуктивности растений.

7.4. Литература

1. Alabouvette L, Titard A (1933) Sur la possibilité d'utiliser dans la culture de la tomate des hybrides de première génération *Sélectionneur* 2:11—15
2. Andronicescu D, Kissimova L, Nastase O, Telpelaru E (1962) Untersuchungen über den Heterosiseffekt bei Gemüsekulturen in der Rumänischen Volksrepublik. In: Daskalov Ch (ed) *Internationale wissenschaftliche Heterosis-Tagung*. Academy Press, Sofia, pp 83—98
3. Bianchi A, Soressi G (1969) Mutanti di pomodoro artificialmente endotti suscettibili di utilizzazione nel miglioramento genetico. *Sementi Elette* XI/3
4. Bishop CJ (1954) A stamenless male-sterile tomato. *Am J Bot* 41:540—542
5. Breznev D (ed) (1964) Methoden für die Ausnutzung der Sterilformen der Gemüsekulturen bei der Produktion von Hybridsamen. In: *Erstes Seminar*, Leningrad, pp 8—78
6. Büscher RW, Sistrunk WA, Tigchelaar EC, Timothy JN (1976) Softening, pectolytic activity and storage life of *rin* and *nor* tomato hybrids. *Hort Sci* 11:603—604

7. Bullard ET, Stevenson EC (1953) Production of hybrid tomato seeds. *Proc Am Soc Hortic Sci* 61:451—458
8. Burdick A (1954) Genetics of heterosis for earliness in the tomato. *Genetics* 39:488—505
9. Crane MB (1915) Heredity of types of inflorescence and fruits in tomatoes. *Genetics* 5:1—12
10. Daniel L, Varoczy E (1959) Untersuchungen über die Kombinationseignung von Zuckermais bei dialleler Kreuzung. *Z Pflanzenzucht* 42/3:223—241
11. Daskaloff Ch (1935) Untersuchungen über die Heterosis bei Tomaten und die Möglichkeit ihrer praktischen Ausnutzung in Bulgarien. *Exp Stn Plovdiv*
12. Daskaloff Ch (1937) Beitrag zum Studium der Heterosis bei den Tomaten in Bezug auf die Herstellung von Heterosis. Sorten für die Praxis. *Gartenbauwissenschaft* XI/2:129—143
13. Daskaloff Ch (1940) Beitrag zum Studium der Tomaten in Bulgarien. *Exp Stn Plovdiv*
14. Daskaloff Ch (1942) Ergebnisse aus Kreuzungen: *Sol. racemigerum* x *Sarya* und *Plowdiwer*. *Züchter SIV* 5:105—111
15. Daskaloff Ch (1955) Die Heterosis und ihre Ausnutzung im Gemüsebau. *Dtsh Landwirtsch* 8:2—6
16. Daskaloff Ch (1962) Stand und Ergebnisse der Untersuchungen über die Heterosis bei manchen Gemüsekulturen in Bulgarien. In: *Internationale Wissenschaftliche Heterosis-Tagung*. Academy Press, Sofia
17. Daskaloff Ch, Ognyanova A (1962a) Bestimmung der Fröhreife bei Gemüsekulturen. *Izv Inst Rastenievod* 15:5—15 (in Bulgarian)
18. Daskaloff Ch, Ognyanova A (1962b) Die Äußerung des Heterosiseffektes in F_1 Tomatensorten beim Gewächshaus- und Freilandanbau. *Arch Gartenbau* 10/3—4:193—203
19. Daskaloff Ch, Ognyanova A (1967) Heterosis effect in some interspecific tomato hybrids from germination to bud formation at 10 hr daylength and in continuous light. *Gradinar Lozar Nauka* IV/6:45—61 (in Bulgarian)
20. Daskaloff Ch, Popova D (1961) Einfluß der reziproken Kreuzung auf den Heterosiseffekt in F_1 bei Tomaten. *Izv Inst Rastenievod* 10:5—15
21. Daskaloff Ch, Popov A, Nikolov Ch (1965) Über die Ausnutzung der männlichen Sterilität bei der Hybridsamenerzeugung. *Symp* 13.—14. Juli 1964, Sofia. Academy Press, Sofia
22. Daskaloff Ch, Popova D, Popova M (1967a) Heterosis effect in F_1 tomatoes as influenced by the altitude. *Gradinar Lozar Nauka* IV/5:37—45 (in Bulgarian)
23. Daskaloff Ch, Yordanov M, Ognyanova A (1967b) Heterosis in tomatoes. Academy Press, Sofia, p 180
24. Dickerson GE (1952) Inbred lines for heterosis tests? In: Gowen J (ed) *Heterosis*. Iowa State Coll Press, Ames, Iowa
25. East EM, Hayes HK (1912) Heterozygosis in evolution and in plant breeding. *USDA Bur Plant Ind Bull* 243:58
26. Frimmel Fr (1925) Über die praktische Bedeutung der Bastarde erster Generation für die Tomatenzüchtung. *Z Pflanzenzüchtung*. X/4
27. Gentshev G (1966) *Heterosis*. Zemizdat, Sofia, p 127
28. Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austr J Biol Sci* 9:463—493
29. Hafen L (1954) Genetic studies of seven sterile mutants of tomato and their value in hybrid seed production. *Diss Abstr* 14 No 9351:1491
30. Hafen L, Stevenson EC (1956) The relative combining ability of normal versus male-sterile mutants of tomatoes. *Proc Am Soc Hortic Sci* 68:429—432
31. Hayes HK, Johnson I (1939) The breeding of improved selfed lines of corn. *J Am Soc Agron* 31:710—724
32. Hedrick UP, Booth NO (1907) Mendelian characters in tomatoes. *Proc Am Soc Hortic Sci* 5:19—24
33. Hernandez T, Wollard D (1978) The use of male sterility in the production of F_1 hybrid tomatoes. *Hort Sci* 13:1311—1359

34. Honma S, Bukovak M (1966) Inheritance of gibberellin induced heterostyly in the tomato. *Euphytica* 15:362—364
35. Horwath E (1963) Reciprocal cross-effects in the tomato. *Kisere Int Eng Keckemet* (in Hungarian)
36. Howlett F (1939) The modification of flower structure by environment in varieties of *Lycopersicum esculentum*. *J Agric Res* 58:79—117
37. Kesicki E (1979) New type of functional male sterility. Symp on production of tomatoes for processing. Evora, Portugal
38. Kieselbach TA (1933) The possibilities of modern corn breeding. *Proc World Grain Exib Conf* 2:92—112
39. Lapushner D, Frankel R (1967) Practical aspects and the use of male sterility in the production of hybrid tomato seed. *Euphytica* 16:200—310
40. Lapushner D, Frankel R (1979) Rationale and practice of tomato F_1 hybrid breeding and seed production. In: Bianchi A (ed) *Monografie di Genetica Agraria Vol IV*, Roma, pp 259—273
41. Lapushner D, Frankel R (1981) Parent offspring relations for quantitative traits in a 10×10 diallel cross of fresh market tomatoes. Genetics and breeding of tomato. *Proc Meet Eucarpia Tomato Working Group*. Avignon, France
42. Lapushner D, Frankel R, Guttman R, Lahav R, Sacks J (1973) Maternal effects for fruit quality traits in F_1 tomatoes. *Proc XIII International Congress of Genetics*. *Genetics* 74:149
43. Larson RE, Currence TM (1944) The extent of hybrid vigour in F_1 and F_2 generations of tomato crosses. *Minn Agric Exp Stn Tech Bull* 164:1—32
44. Larson RE, Paur S (1948) The description and inheritance of a functionally sterile flower in tomato and its probable value in hybrid tomato seed production. *Proc Am Soc Hortic Sci* 52:355—364
45. Laterrot H (1973) Résistance de la tomate au virus de la mosaïque du tabac. Difficultés rencontrées pour la sélection de variétés résistantes. *Ann Amel Plant* 23:287—313
46. Laterrot H (1976) Utilisation conjointe de la stérilité mâle et de la résistance au virus de la mosaïque du tabac chez la tomate. *Ann Amel Plant* 26:517—521
47. Lesley JW, Lesley MM (1933) Unfruitfulness in the tomato caused by male sterility. *J Agric Res* 58:621—630
48. Lewis D (1955) Gene interaction environment and hybrid vigour. *Proc R Soc London Ser B* 144:915
49. Luckwill L (1939) Observations on heterosis in *Lycopersicum*. *J Genet* 37:421—440
50. Mesterov E (1966) Heterosis und ihre Ausnutzung in der Züchtung von Gemüsekulturen. In: Breznev D (ed) *Heterosis im Gemüsebau*. VIR, Leningrad, p 51 (in Russian)
51. Milkova L (1970) Untersuchung der allgemeinen Kombinationseignung von aus entfernter Hybridisation gewonnenen Tomatenlinien. In: Daskalov Ch (ed) *Heterosis bei Kulturpflanzen*. *Int Symp* 14.—15.10.1969, Sofia, pp 402—403
52. Milkova L (1974) Specific and general combining ability. In: Yordanov M (ed) *Heterosis and its use in vegetable growing*. Plovdiv, Ch G Danov
53. Moore JF, Currence TM (1950) Combining ability in tomatoes. *Minn Agr Exp Stn Tech Bull* 188:1—21
54. Philouze J (1969) Etude de deux gènes de stérilité mâle chez la tomate: ms 32 et ms 35. *Ann Amel Plant* 19/4:443—457
55. Philouze J (1974) Gènes marqueurs liés aux gènes de stérilité mâle ms 35 et ms 32 chez la tomate. *Ann Amel Plant* 24:77—82
56. Philouze J (1976) Les hybrides de la tomate. *Pépiniérist Hortic Maraich* 164:13—18
57. Powers L (1945) Relative yields of inbred lines and F_1 hybrids of tomato. *Bot Gaz* 106:247—268
58. Powers L (1952) Gene recombination and heterosis. In: Gowen J (ed) *Heterosis*. Iowa State Coll Press, Ames, Iowa
59. Reinhold J, Goetsch W (1956) Die Bestimmung der Sortierung und der Zeitigkeit in gärtnerischen Ertragsversuchen. *Züchter* 26:1—2

60. Richey FD (1945) Isolating better foundation inbreds for use in corn hybrids. *Genetics* 30:455
61. Rick CM (1944) A new male-sterile mutant in the tomato. *Science* 99:543
62. Rick CM (1945) Field identification of genetically male-sterile tomato plants to use in producing F_1 hybrid seed. *Proc Am Soc Hortic Sci* 46:277—283
63. Rick CM (1948) Genetics and development of nine male-sterile tomato mutants. *Hilgardia* 18:599—633
64. Rick CM (1949) Rates of natural cross pollination of tomatoes in various localities in California as measured by the fruits and seed set on male-sterile plants. *Proc Am Soc Hortic Sci* 54:237—252
65. Rick CM (1950) Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions. *Evolution* 4:110—122
66. Rick CM (1980) Linkage report. *Rep Tomato Genet Coop* 30:2—17.
67. Rick CM, Butler L (1956) Cytogenetics of the tomato. *Adv Genet* VIII:267—382
68. Rick CM, Robinson J (1951) Inherited defects of floral structure affecting fruitfulness in *Lycopersicon esculentum*. *Am J Bot* 38:639—652
69. Roever WE (1948) A promising type of male sterility for use in hybrid tomato seed production. *Science* 107:506
70. Rudolf W (1958) Kreuzungszüchtung. Kreuzung innerhalb der Art. *Handb Pflanzenzüchtung* 1:497—555
71. Simonov A (1971) New type stamenless mutant in tomatoes. *Selskohosiastvennaia Biol* 6,5:708—711
72. Soost RK (1959) Tobacco mosaic resistance. *TGC Report* 9:46
73. Soressi GP (1966) Eterosi nel pomodoro e possibilita di ottenere ibridi senza demasculazione utilizzando marcatori genetici. *Sementi Flette* XII:96—106
74. Soressi GP (1968) Brown seed: a recessive genetic marker useful in tomato hybrid seed production. *Rep Meet Eucarpia Tomato Work Group, Wageningen*, pp 24—26
75. Soressi GP (1969) Utilita di alenni carattere mutani nella costituzione di cultivar e ibridi per la raccolta mecanica del pomodoro. *Sementi Flette* XV:2
76. Soressi GP (1970) Tomato mutants flowering EMS seed treatments. *Rep TGC* 20:59
77. Sprague GF, Tatum A (1942) General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J Am Soc Agron* 34:923—932
78. Stebbins GL (1950) Variation and evolution in plants. New York
79. Totmakov G, Alpatiev A (1935) Heterosis in tomatoes. *Itogi rabot selektzii ovochnih koul't. Grib Stn No 1* (in Russian)
80. Tourbin N (1952) Biological role of the complementary fertilization with pollen from different genera. *Ouspehi Sovr Biol* 34/5 (in Russian)
81. Tourbin N (1961) Heterosis theory and methods of applied using. *Academy Press, Minsk* (in Russian)
82. Tronichkova E (1962) Ausnutzung der männlichen Sterilität in der Hybrid-saatgutproduktion bei Tomaten. In: Daskaloff Ch (ed) *Internationale Wissenschaftliche Heterosis-Tagung*. Academy Press, Sofia, pp 37—44
83. Tschermak E (1918) Steigerung der Ertragsfähigkeit der Tomaten durch Bastardierung in der F_1 Generation. *Nachr Dtsch Landwirtsch Ges Ost* 51
84. Wellington R (1912) Influence of crossing in increasing the yields of the tomato. *NY Agric Exp Stn Bull* 346:37—76
85. Wellington R (1922) Comparison of first generation tomato crosses and their parents. *Tech Bull Minn Agric Exp Stn* 6
86. Williams W (1959) Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature (Lond)* 184:527
87. Williams W, Gilbert N (1960) Heterosis and inheritance of yield in the tomato. *Heredity* 14:133—150
88. Yordanov M (1963) Studies on the effect of pollen and stigma ages on heterosis in tomatoes. *Izv Inst Maritza* 3:34—44 (in Bulgarian)
89. Yordanov M (1964) The influence of foreign pollen on heterosis in tomatoes. *Nauchni Tr Selskostop Inst V Kolarov Plovdiv* 2:309—315 (in Bulgarian)
90. Yordanov M (1965) Investigation on biology of flowering, pollination and

- fertilization as regards tomato hybrid seed production. Dissertation. Maritza Inst Veg Crops, Plovdiv, p 148 (in Bulgarian)
91. Yordanov M (1974) The heterosis and its use in vegetable growing. Plovdiv Press, p 465 (in Bulgarian)
 92. Yordanov M, Gentshev S, Stoyanova Z (1971) Morphological changes in male sterile tomato mutants, treated with gibberellin. C R Acad Sci Agric Bulg IV/1:61—65
 93. Yordanov M, Zagortcheva L, Stoyanova Z (1977) Results from induced mutagenesis in the tomato line XXIVa. Genet Selektz 1:13—23 (in Bulgarian)
 94. Zagorcheva L, Yordanov M (1976) Meiosis in gamma-ray induced tomato mutants of line XXIVa. Genet Selektz 6:474—479
 95. Zagorcheva L, Yordanov M (1978) Results from induced mutagenesis in tomato. In: Experimental mutagenesis in plants. Int Symp Varna 1976, Academy Press, Sofia
 96. Zhouchenko AA (1973) Genetics of the tomato. Schtiintza, Kichinev, p 664 (in Russian)

ГЕТЕРОЗИС И ГИБРИДНЫЕ СОРТА ЛУКА

Б. Д. Даукер *, Г. Х. Гордон **

Проявление гетерозиса по урожайности у лука репчатого (*Allium cepa* L.) отмечается уже давно и используется при производстве товарной продукции путем получения гибридных сортов F_1 .

8.1. История получения гибридов

Создание товарных гибридных сортов лука с самого начала тесно связано с научно-исследовательскими разработками, проводившимися Х. А. Джонсом и др. в США. Все работы на этом этапе были научно обоснованы, а в отчетах государственных опытных станций США за 50-е гг. излагались пути и методы получения приспособленных к конкретным местным условиям селекционных линий с мужской стерильностью, передачи новых линий в частный сектор, а также поступления наиболее удачных гибридов на товарный рынок. По данным Петерсона [35], в этот период в США уже половина всех посевных площадей под репчатым луком была засеяна гибридными семенами. Аналогичную картину дает в своем обзорном докладе на 19-м Международном конгрессе по плодородству и овощеводству Гэйблмен [17]. По его мнению, посевные площади под гибридными сортами репчатого лука в США занимают от 50 до 70%, причем в штате Висконсин свыше 90% семян были гибридными. Факты товарного использования гибридов лука в других странах менее тщательно документированы. Однако данные показывают, что научные сотрудники многих стран начали проводить в 60—70-х гг. работы по получению гибридов лука на основе цитоплазматической мужской стерильности.

В частности, в литературе имеются многочисленные ссылки на исследования, проводимые в этой области учеными из СССР. На совещаниях EUCARPIA по луку и моркови, состоявшихся в Норвегии в 1967 г. и в Польше в 1976 г., исследователи из восьми стран Европы (Великобритании, Нидерландов, ФРГ, Франции, Польши, Венгрии, Болгарии и Чехословакии) показали, что они располагают эффективными селекционными программами по гибридизации. По данным Дорсмана [11], первый простой гибрид был включен в государственный каталог сортов Нидерландов в

* B. D. Dawker. National Vegetable Research Station, Wellesbourne, Warwick, United Kingdom.

** G. H. Gordon. Department of Agriculture, University of Queensland, Brisbane, Queensland, Australia.

1969 г., а к 1976 г. число зарегистрированных гибридных сортов достигло лишь четырех. Дорсман установил, что отдельные голландские семеноводческие фирмы существуют за счет поступления к ним выпущенных и зарегистрированных в государственном секторе линий с мужской стерильностью. В Великобритании некоторые гибриды в 1976—1980 гг. были занесены в список «Grower Zeaflets issue», издающейся в Государственном институте сельскохозяйственной ботаники*, однако в основном они были голландского, американского и японского происхождения.

Лучшим материалом, имеющимся в нашем распоряжении в настоящее время при получении товарных гибридов, служат каталоги семян (табл. 8.1). Наибольшего успеха в данном направлении

8.1. Гибриды и сорта, полученные при свободном опылении (по данным торговых каталогов семян 1978—1981 гг.)

Источник каталога	Число каталогов	Новые поступления, %	
		сорта, полученные при свободном опылении	F_1
Великобритания	44	373 (77)	109 (23)
Западная Европа	35	284 (85)	49 (15)
Япония	7	22 (62)	13 (38)
Северная Америка	11	95 (44)	120 (56)

достигли в США, затем в Японии. На западноевропейском товарном рынке в производстве лука еще преобладает использование сортов, полученных при свободном опылении. Данные каталогов семян служат ориентиром для расширения использования гибридов.

Мы не располагаем возможностями представить сведения по странам Восточной Европы, где все поставки семян контролируются государством, или же по развивающимся странам. Однако для последних, по всей вероятности, гибриды не играют существенной роли в товарном производстве лука, поскольку большинство фермеров не в состоянии покупать гибридные семена.

8.2. Мужская стерильность

Основы практического использования гетерозиса были заложены с открытием и последующим применением мужской стерильности у лука Джонсом и Эмселлером [25]. Эта линия с мужской стерильностью была получена из одной луковицы, обнаруженной в популяции лука сорта Italian Red, возделываемого в штате Калифорния в 1925 г. Джонс и Эмселлер размножили эту луковицу вегетативно. Затем они использовали клоны в скрещиваниях с различными пыльцевыми родителями и показали, что F_1 обна-

* National Institute of Agricultural Botany (NIAB).

руживает гетерозис по урожайности. В 1943 г. Джонс и Кларк опубликовали работу о наследовании мужской стерильности у лука и показали, что стерильность определяется сочетанием цитоплазматического фактора *S* вместе с рецессивным ядерным геном в гомозиготной форме *msms*. Это открытие дало возможность разработать практические методы для промышленного производства гибридных семян F_1 с использованием цитоплазматических линий, а также позволило проводить полное обоснование этих стерильных линий путем опыления с линией-закрепителем, имеющей *N* генотип *msms*. Эти методы были взяты на вооружение селекционерами в США, а впоследствии фермеры во многих странах начали разрабатывать перспективы товарного использования гибридов лука F_1 .

В США растения с мужской стерильностью были обнаружены в различных сортовых популяциях. По данным Петерсона и Фоскетта [36], в посевах лука сорта Scott County Globe такие растения составляли 1 %. Предварительные исследования показали, что способ наследования признака мужской стерильности такой же, как и в популяции сорта Italian Red. Впоследствии селекционеры других стран сообщали о морфологических особенностях форм с мужской стерильностью в различных популяциях. В Канаде растение с мужской стерильностью было обнаружено в сорте Red Wethersfield, в Южной Африке мужскую стерильность выявили в нескольких сортах и в Нидерландах Банга и Петье [3] обнаружили несколько растений с мужской стерильностью в сортах Primeur и Wijbo. По данным Кобэйба [28], в популяциях Zittauer Gelbe присутствует 1—2,9 % растений с мужской стерильностью и значительно более низкое соотношение — в популяции сорта Stuttgarter Riesen. Способ наследования признака мужской стерильности в популяции сорта Zittauer Gelbe, по-видимому, напоминает таковой у американских сортов. Йен [48] выявил мужскую стерильность в новозеландском сорте Pukekohe Longkeeper. Маракков [30] сообщил о наличии цитоплазматической стерильности в сорте Арзамас.

За период с 60-х по 70-е гг. дальнейшие сообщения о наличии мужской стерильности в различных популяциях лука поступили из многих стран, включая Японию, Францию, Венгрию, Великобританию, Польшу, Чехословакию, Болгарию и Египет. По данным многих авторов, частота растений с мужской стерильностью в популяциях была низкой, а в некоторых случаях даже ниже 0,1 %. Более высокая частота встречаемости мужской стерильности наблюдалась в средиземноморском сорте Dorata di Parma, возделываемом в Южной Африке, где частота растений с мужской стерильностью составляла 27 % [37], и в некоторых советских сортах, у которых этот показатель, согласно одним данным [27], достигал 33,3 %, другим — 24 % [18].

По данным Бернингера [5], частота растений с мужской стерильностью в восьми изученных популяциях составила 5—25 %. Было установлено широкое распространение гена *ms*. Литтл и др.

[29] показали, что в США этот ген входит в генофонд, по крайней мере, 25 из 29 товарных сортов. Дэвис [10] исследовал сортообразцы из 11 стран (СССР, Турции, Индии, Японии, Сирии, Кореи, Франции, Нидерландов, Новой Зеландии, Великобритании и Южной Африки) и обнаружил у всех ген *ms*, за исключением образца из Южной Африки, у которого было исследовано только одно растение. Далее были получены многочисленные сообщения о наличии гена *ms* и в местных сортах из различных стран.

Ван дер Меер и Ван Беннеком [45] показали, что частота по гену *ms* превышает 90 %, в разных линиях сортов Rijnsburger и North Holland Straw Yellow. Ван дер Меер [43] приводит данные об умеренно высокой частоте растений с мужской стерильностью для сортов Zittauer, Vsetatska, Gros Plat d'Italie и Makowski и низкой частоте для сортов Wolska Australian Brown, Pukekohe Longkeeper и Giza 6. Эль Шафи и Эль Кафори [12] сообщают, что в популяции сорта Behaigu, возделываемой в АРЕ, частота по гену *ms* составила 73 %. Таким образом, и цитоплазма S, и ген *ms* встречаются в большинстве мировых популяций лука, но их частота встречаемости в этих популяциях колеблется в значительной степени.

Впервые причины мужской стерильности были исследованы на стерильном клоне Italian Red Моноспитом [31]. Он установил, что в материнских клетках микроспор мейоз протекает нормально. Первый признак аномалии — гипертрофия клеток тапетума. Они ненормально перерождаются, а вслед за этим происходит гибель микроспор. Нередко при раскрытии пыльников содержимое пыльцевых гнезд прочно скрепляется и остается внутри самого пыльника. Последующие исследования, проведенные на других формах лука с цитоплазматической мужской стерильностью, также выявили нормальное протекание мейоза, однако за аномальной реакцией тапетума следовала гибель микроспор, которые не могли развиваться после первого постмейотического деления. При этом наблюдалась некоторая нестабильность в проявлении цитоплазматической мужской стерильности.

Кларк и Поллард [9], обнаружили, что некоторые растения внутри линии с мужской стерильностью, по-видимому, продуцируют определенное количество жизнеспособных пыльцевых зерен. Однако оба автора показали, что самоопыление у таких растений было ниже 5 %, что вызывает серьезные затруднения при товарном производстве гибридов. Бархам и Манджер [4] показали, что воздействие температуры на бутоны растений с мужской стерильностью от образования тетрад до первого постмейотического деления обуславливает образование жизнеспособной пыльцы. При температуре выше 21 °C частота образования такой пыльцы была менее 1 %. По данным советских исследователей [38], соотношение растений с мужской стерильностью в популяции колебалось в зависимости от месторасположения. Ван дер Меер и ван Беннеком [44] показали, что в некоторых популяциях, сформированных на основе сортов Rijnsburger и Wolska, проявление пола меняется

одновременно с изменением температуры. Было установлено, что эти популяции в значительной степени были с мужской стерильностью при температуре 14°C, но в меньшей степени — при 20—23°C; в то же время у отдельных популяций, полученных из США, это явление не наблюдалось. Ван дер Меер и ван Беннеком высказали предположение, что влиянием температур, возможно, и объясняются неожиданные расщепления по признаку мужской фертильности в стерильных линиях и в линиях — закрепителях стерильности, наблюдаемые в селекционном материале.

В дополнение к классической системе *S* цитоплазмы Джонса и Кларка у лука была открыта еще одна форма цитоплазматической мужской стерильности [39]. Эта система включает цитоплазму *T* и три рецессивных гена *a*, а также два комплементарных гена *b* и *c*. При испытаниях европейских сортов было обнаружено, что они обладают высокой частотой встречаемости аллелей стерильности и низкой частотой цитоплазмы типа *T*, вследствие чего многие линии — восстановители фертильности (*MsMs*) в классической системе *S* цитоплазмы являются закрепителями стерильности в системе *T*, что позволяет сделать линии, эквивалентные линиям с мужской стерильностью.

Многие исследователи пытались индуцировать мужскую стерильность, применяя химические гаметоциды. Ван Беннеком и ван дер Меер [42] на основании опытов, проведенных в полевых условиях на сортах *Junbo* и *Duga*, показали, что использование гиббереллинов ГК 3 и ГК 4/7 в качестве гаметоцидов эффективно. Более высокие концентрации приводят фактически к полной мужской стерильности, но резко снижают урожай семян; более же низкие концентрации, или использование водных, а не изопропаноловых растворов гиббереллина вызывают сильный гаметоцидный эффект с одновременным уменьшением снижения урожая семян.

8.3. Производство гибридов

Джонс [22] в обзорном докладе на 13-м Международном конгрессе овощеводов сообщил, что в США фермеры производят семена различных гибридов F_1 в промышленных масштабах. Это сообщение было подтверждено на примере товарного производства гибридных семян в штате Айдахо, где в полевых посевах два ряда пыльцевого родителя высевали поочередно с восемью рядами родителя с мужской стерильностью. Было сделано много сообщений по семеноводству гибридов лука.

Аткин и Дэвис [2] рассмотрели методы, с помощью которых можно добиться лучшего совпадения сроков цветения у инбредных родителей. Они показали, что совпадения сроков цветения можно добиться, регулируя температурные режимы хранения материнских луковиц и(или) сроки их высадки.

Эриксону и Гэйблмену [14] удалось получить данные о способах рассеивания пыльцы фертильных и стерильных растений при скрещиваниях в блоках скрещивания. Авторы показали, что меж-

ду расстоянием до источника пыльцы и рассеиванием пыльцы лука в пространстве существует логарифмическая зависимость. На расстоянии 2 м интенсивность опыления уменьшается почти в 2 раза от максимальной. Френклин [15], работая с инбредными родителями гибрида Autumn Spice, указывал, что можно успешно применять более высокое соотношение по сравнению с общепринятым 8:2 (ряды с мужской стерильностью: с мужской фертильностью), однако он подчеркивал, что необходимо соблюдать осторожность при использовании этого метода на других гибридах. При изучении факторов, влияющих на опыление у лука в условиях штата Айдахо, было установлено, что при увеличении расстояния от линии-опылителя наблюдается снижение продуктивности гибридных семян [32]. Соотношение рядов с мужской стерильностью: с мужской фертильностью составило 24:4. Однако авторы полагают, что более эффективным было бы соотношение 12:2. Тем не менее, по данным Уильямса и Фри [47], при использовании соотношения 9:1 (ряды с мужской стерильностью: с мужской фертильностью) в условиях Великобритании уменьшения степени завязывания семян не наблюдалось.

Также изучалась и роль насекомых-опылителей в производстве гибридов. По данным ван дер Меера и ван Беннекома [44], в условиях теплицы пчелы охотнее посещали растения с мужской фертильностью, а не стерильные растения. В полевых условиях аналогичная картина наблюдается в отношении других насекомых-опылителей. Было установлено [40], что шесть инбредных линий лука существенно различались по способности к привлечению насекомых-опылителей. Карлсон [8] в условиях штата Калифорния выращивал на делянках две линии с мужской стерильностью и ряд родителя — источника пыльцы, высаженного между ними. Он обнаружил, что одна из линий с мужской стерильностью привлекала больше медоносных пчел и имела более высокий урожай семян, чем другая линия или пыльцевой родитель. Уильямс и Фри [47] показали, что пчелы, собирающие только нектар, и пчелы, собирающие нектар и пыльцу, предпочитали фертильные растения стерильным, однако они перелетали между фертильными и стерильными растениями в достаточной степени активно, чтобы обеспечить опыление. Авторы также установили, что линии с мужской фертильностью различались по способности привлекать пчел. Гэри и др. [16] показали, что пчелы *Apis mellifera* в поисках корма посещали чаще растения с мужской фертильностью, чем стерильные, тем не менее при этом они эффективно переносили пыльцу от фертильных растений к стерильным. В связи с этим были проведены работы по улучшению семенной продуктивности родительских линий гибридов F_1 .

Эрикссон и Гэйблмен [13] провели сравнительное испытание урожаев семян инбредных линий и гибридов F_1 и установили, что последние давали семян на 91 % больше и к тому же лучшего качества. Авторы высказали предположение, что, хотя некоторые инбредные линии были достаточно мощными, чтобы выступить в

роли соответствующих семенных родителей для получения товарных гибридов, другие оказались слишком слабыми, и их следовало применять для получения трехлинейных гибридов с использованием стерильного F_1 в качестве женского родителя. Они установили, что некоторые трехлинейные гибриды оказались выравненными в достаточной степени для выпуска в оптовую торговлю.

Кэмпбелл и др. [7] опубликовали результаты предварительного анализа некоторых вопросов по семеноводству лука. Они утверждали, что современная технология производства гибридных семян с использованием цитоплазматической мужской стерильности в США достигла умеренного успеха, а фермеры полагали, что лишь накопленный в этом направлении опыт приведет к получению более высоких урожаев семян. Вместо этого выращиваемые урожаи давали неутешительные результаты, а некоторые семенные посевы даже не было необходимости убирать. В связи с этим авторы провели анализ потерь урожаев семян, полученных с трех линий с мужской стерильностью и от одного свободноопыляемого сорта (Ebenezer) на семенных участках в штате Айдахо в 1966 г. Основные потери были обусловлены наличием у растений аномальных цветков, начавшие развиваться завязи которых не давали семян, а также недоразвитием семянпочек.

Сходные типы потерь урожая имели место у линий с мужской стерильностью и у сорта Ebenezer. На самом же деле потери у растений с мужской стерильностью были значительно выше. Также было показано [32], что из двух главных районов производства гибридных семян в США поступали данные о нестабильных урожаеях семян лука.

Гейблмен [17] в обзоре об использовании гибридов F_1 у овощных культур установил, что производство гибридных семян лука в США еще не может удовлетворить спрос на семена. При этом основным сдерживающим фактором является не стоимость семян, так как фермеры в состоянии покрыть все расходы, связанные с себестоимостью семян через возросшие прибыли, а неспособность фермеров получать стабильные урожаи семян.

Бассел и Гайзен [6] приводят данные об успешном получении семян гибрида F_1 New Zealand 30 в Левине, несмотря на некоторое несовпадение сроков цветения у родительских линий. В то же время соответствующие урожаи семян в Линкольне были низкими, что они относили за счет повреждения цветков под воздействием высоких температур. Гессе и др. [19] установили, что более высокие урожаи семян можно получить у некоторых инбредных линий, если материнские луковицы сначала хранить при температуре 14°C в течение 12 недель, а затем — при 2°C последующие 12 недель.

8.4. Доказательства гетерозиса

С тех пор как Джонс и Дэвис [24] сообщили о получении первого товарного сорта лука F_1 , большинство ведущих селекционеров по луку включили создание гибридов F_1 в свои селекцион-

8.2. Урожай лукович (г) родительских форм и F_1 по результатам 1934 испытаний, проведенных в США. (Все родители из инбредных линий) [24]

P_1 — женский родитель	P_2 — мужской родитель	F_1	Прибавка в F_1 по сравнению с лучшим родителем, %
242	202	708	192
43	172	225	31
177	174	297	68
274	106	204	—26
178	189	204	8

ные программы. По данным Джонса и Дэвиса, степень гетерозиса (по отношению к лучшему родителю) колеблется от 26 до 192 % (табл. 8.2). По сравнению с четырьмя свободноопыляемыми сортами полученный с использованием линий с мужской стерильностью F_1 давал прибавки урожая от 31 до 367 % (табл. 8.3). Такие же

8.3. Урожайность гибридов и калифорнийских сортов лука [24].

(Для получения полностью гибридных семян была использована линия с мужской стерильностью Italian Red)

Сорт или гибрид	Урожайность, кг/га	Прибавка в F_1 по сравнению с урожайностью сорта, %
Italian Red 13—53×Lord Howe Island	665	—
Lord Howe Island	140	374
Red 21	392	69
San Joaquin	508	31
Crystal Grano	381	74
Stockton G 36	541	23
Crystal Wax	742	367

колебания в прибавках урожая при испытании 60 гибридов F_1 также были отмечены Орловой [33]. Из них 22 превосходили лучшего родителя, 10 были хуже обоих родителей и 28 гибридов занимали промежуточное положение. При испытании четырех стерильных линий с пятью линиями из Индии (табл. 8.4) Джоши и Тандон [26] также наблюдали широкий диапазон колебаний степени гетерозиса.

Наряду с многочисленными работами, подтверждающими наличие высокой степени проявления гетерозиса, ощущается недостаток публикаций, показывающих преимущества промышленного использования гетерозиса у лука. Гибриды F_1 представляют хозяйственную ценность только в том случае, если они превосходят по продуктивности и другим агрономическим показателям лучшие свободноопыляемые сорта, используемые в производстве. Уровень

8.4. Гетерозис, выраженный как отклонение от лучшего родителя в испытании F_1 в Индии (%) [26]. (F_1 получены при скрещивании четырех линий с цитоплазматической мужской стерильностью с желтой кожей (I—IV) с пятью мужскими родителями с красной кожей (1—5))

Женские родители	Мужские родители				
	1	2	3	4	5
I	—38	—14	—5	—25	—35
II	—43	—11	—6	—26	—2
III	31	37	29	2	17
IV	8	2	14	13	34

гетерозиса у любого гибрида как статистический показатель может ввести в заблуждение селекционера, поскольку лучший родитель, участвующий в скрещивании, может не превосходить по урожайности свободноопыляемые линии, выращиваемые в производственных посевах (табл. 8.5) [20].

8.5. Средняя урожайность родителей и F_1 (ц/га) [20]. (Все родители из инбредных линий)

P_1 — женский родитель	P_2 — мужской родитель	F_1	Прибавка в F_1 по сравнению с лучшим родителем, %
172	213	240	13
177	168	236	33
213	132	227	6
213	136	222	4
177	136	222	26

Степень гетерозиса колеблется от 4 до 33 %, что, по-видимому, перспективно. Однако если все урожаи F_1 сравнить с лучшей инбредной линией, то колебания степени гетерозиса достигают 4—13 %, что не компенсирует затрат, связанных с семеноводством F_1 .

Результаты оказываются хуже, если в качестве всех родителей были взяты инбредные линии, следовательно, нельзя рассчитывать на удовлетворительное сравнение их с товарными свободноопыляемыми сортами. Сходное предположение было высказано Сипьеном [41] на основании результатов испытаний (табл. 8.6), где показатели урожаев F_1 были хуже показателей свободноопыляемых сортов. В конце 60-х гг. Государственный институт сельскохозяйственной ботаники (ГИСБ) в Великобритании включил в программу испытаний сорта F_1 . Урожаи сортов F_1 , испытывавшихся более двух лет, приведены в таблицах 8.7 и 8.8, а результаты испытаний выражены в виде прибавки в процентах по сравнению с контролем (обычно свободноопыляемый сорт Robusta).

8.6. Показатели валового урожая и выход товарной продукции
 (>3,5 см в диаметре) товарных свободноопыляемых линий и гибридов
 F_1 лука, кг/100 м² [41]

Свободноопыляемые линии		F_1		Прибавка в F_1 по сравнению со свободноопыляемыми линиями, %	
валовой урожай	выход товарной продукции (>3,5 см)	валовой урожай	выход товарной продукции (>3,5 см)	валовой урожай	выход товарной продукции (>3,5 см)
396	349	321	296	-15	-10
391	345	352	328	6	-1
366	321	411	383	9	16
354	304				
Среднее 377	330	361	336	-4	2

В таблице 8.7 приведены сравнительные результаты по валовому выходу товарной продукции, а в таблице 8.8 — по урожаю, закладываемому на хранение (диаметр луковицы 40 мм). Средние прибавки урожая, по данным таблиц 8.7 и 8.8, составляют соответ-

8.7. Результаты испытаний сортообразцов лука, проведенные в 1970—1978 гг.
 ГИСБ (NIAB). Урожай выражен как прибавка в F_1 по сравнению с контрольным сортом (%). Показатели рассчитывались по валовому выходу продукции. [В качестве контроля были использованы сорта Robusta, Primodoro (P) и Hygro (H) (публикуется с разрешения)]

F_1	Годы								
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Excellent	—	—	—4 (H)	19	0	12	—	—	—
Hygro	55	9	16	22	12	13	12	15	1
Hydeal	—	—	—	—	19	9	10	—	6
Hyduro	—	—	—6 (H)	13	—5	10	—7	—	—
Hyper	—	—	—	—	—	—4	13	5	2
Hyprodo	—	—	7 (H)	22	1	—7	—	—	—
Elba Globe	—10 (P)	—1 (P)	—	—	—	—	—	—	—
Maxima	—	—	—	—	—	—2	—5	—6	—4
Granada	47 (P)	—	—	—	—	—	—	—	—

ственно 7,3 и 8,3 %. По-видимому, эти показатели хуже, и, хотя в испытаниях были использованы лучшие гибриды, сорт Robusta в конце 70-х гг. не был лучшим свободноопыляемым сортом (по ГИСБ Vegetable Growers Leaflet № 8, 1980, сорт Robusta дал только 76 % урожая лучшего свободноопыляемого сорта Goldball). В таблице 8.9 обобщены данные из ГИСБ Vegetable Growers Leaflet (1980 г.), где средние показатели гибридов сравниваются со средними показателями свободноопыляемых сортов. Таким образом, можно еще раз убедиться, что преимущества гибридов выражены нечетко.

8.8. Результаты испытаний сортообразцов лука, проведенных в 1970—1978 гг. ГИСБ (NIAB). Урожай выражен как прибавка в F_1 по сравнению с контрольным сортом, %. Показатели рассчитывались по урожаю, предназначенному для закладки на хранение. [Размеры луковиц для закладки на хранение более 20—38 см в диаметре до 1975 г. и более 40 см—с 1975 г. В качестве контроля были использованы сорта Robusta, Primodoro (P) и Hygro (H) (публикуется с разрешения)]

F_1	Годы								
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Excellent	—	—	—7 (H)	23	—3	15	—	—	—
Hygro	55	16	18	18	12	16	18	13	—2
Hydeal	—	—	—	—	16	9	14	—	7
Hydуро	—	—	—18 (H)	6	—6	9	2	—	—
Hyper	—	—	—	—	—	—6	16	3	0
Hyprodo	—	—	1 (H)	26	2	—12	—	—	—
Elba Globe	—22 (H)	—4(P)	—	—	—	—	—	—	—
Maxima	—	—	—	—	—	—8	—16	—10	—9
Granada	59 (P)	—	—	—	—	—	—	—	—

8.9. Урожайность некоторых гибридов и свободноопыляемых сортов (т/га).
(По данным NIAB Vegetable Growers Leaflet, № 8, 1980;
публикуется с разрешения)

	Валовой товарный урожай	Урожай, предназначенный для закладки на хранение

Ранний основной урожай (2 гибрида, 3 свободноопыляемых сорта)

Среднее F_1	39,4 (12%)*	32,6 (6%)
Среднее свободноопыляемых сортов	35,3	30,8
Лучшие F_1	41,2 (14%)	35,2 (11%)
Лучшие свободноопыляемые сорта	36,0	31,6

Основной урожай (5 гибридов, 8 свободноопыляемых сортов)

Среднее F_1	41,7 (7%)	36,3 (5%)
Среднее свободноопыляемых сортов	39,1	34,6
Лучшие F_1	43,6 (—2%)	38,1 (—7%)
Лучшие свободноопыляемые сорта	44,5	41,1
Robusta	36,3	31,2
Hygro	43,6 (20%)	38,1 (22%)
Hydeal	43,0 (18%)	36,9 (18%)
Hyprodo	40,6 (12%)	35,5 (14%)
Hydуро	39,2 (8%)	33,6 (8%)
Excellent	42,2 (16%)	37,2 (19%)

* В скобках прибавка урожая (%) по сравнению со свободноопыляемыми сортами.

Все эти данные, однако, противоречат многим утверждениям, показывающим огромные преимущества от выращивания гибридов F_1 . Мы полагаем, что существуют серьезные сомнения относительно

но уверенности многих авторов в преимуществах гибридов лука F_1 .

Бесспорно, что есть и преимущества, но в настоящее время они незначительны. Нам не удалось обнаружить какие-либо опубликованные данные, которые бы подтвердили, что выравнивание признаков (в особенности таких, как рост и развитие и показатели урожая) у гибридов лука F_1 лучше, чем выравнивание признаков у многих товарных свободноопыляемых сортов.

Ввиду широкого распространения гибридов лука F_1 (особенно в США), по-видимому, существуют реальные преимущества в возделывании гетерозисного лука, однако данные, подтверждающие это, пока отсутствуют. В 1980 г. (B. D. Dowker, *неопубликованные данные*) были проведены испытания F_1 лука на Государственной овощеводческой научно-исследовательской станции в Великобритании (табл. 8.10). Величина гетерозиса F_1 колебалась от

8.10. Результаты селекционных испытаний сортов лука в 1980 г. на Государственной овощеводческой научно-исследовательской станции в Великобритании. (В качестве P_1 была использована линия с мужской стерильностью, а четыре свободноопыляемые линии* представлены распространенными товарными сортами)

P_1 , т/га	P_2 , т/га	F_1 , т/га	Прибавка в F_1 , % по сравнению	
			с лучшими родителями	со свободноопыляемыми линиями (среднее 49,9)
38,3	26,7	59,2	54	19
38,3	38,1	70,9	85	42
38,3	35,6	63,2	65	27
38,3	23,2	57,1	49	14
38,3	35,4	69,6	82	39
38,3	30,7	66,8	74	34
38,3	32,1	68,3	78	37
38,3	48,2	83,5	73	67
38,3	48,1	73,0	52	46
38,3	61,0	66,1	8	32
38,3	41,6	59,8	44	20
38,3	38,2	60,4	57	21

* Свободноопыляемые линии: Balstora 55,8; Robusta 51,5; Wljbо 46,2; Jumbo 46,2.

8 до 85 %, и, что более существенно, прибавка урожая товарных свободноопыляемых сортов составила 14—67 %. В этих испытаниях преимущества гибридов лука F_1 очевидны и имеют определенную перспективу.

Вероятно, существует много неопубликованных работ подобно этой, которые привели к признанию гибридного сорта F_1 . Тем не менее, несмотря на оптимизм, основанный на данных таблицы 8.10, два главных факта, касающихся гибридов лука F_1 продолжают вызывать беспокойство. Во-первых, гибриды F_1 использу-

мые в производственных посевах, распространены с 1944 г., и, во-вторых, большая часть мирового производства лука еще зависит от использования свободноопыляемых сортов.

8.5. Заключение

Культура лука, представленная разными видами, имеет важное значение для изучения явления мужской стерильности и ее последующего практического использования при производстве гибридных семян. После 50 лет экспериментальной работы появились данные по цитоплазматической мужской стерильности, развитию и механизму действия пыльцы, поведению насекомых-опылителей и образованию семян.

Однако, несмотря на многочисленные научные работы по гетерозису у лука, получено еще очень мало данных о его успешном применении в сельском хозяйстве; отсутствуют сведения о лежащей в его основе генетической регуляции. Конечно, было бы заманчивым отнестись факты широкого возделывания гибридного лука в Северной Америке как на подтверждение преимуществ гибридных сортов. Однако они могут быть обусловлены различиями в позициях селекционеров. С 1944 г. селекционеры США возлагали большие надежды на гетерозис F_1 , стремясь улучшить качество растений, в то время как в Европе селекционеры занимались улучшением свободноопыляемых сортов. Казалось, что почти через 40 лет обе программы должны достигнуть сходных результатов. Бесспорно, что гетерозис — реально существующее явление и что он придает дополнительную мощность гибриду, однако до сих пор не хватает данных о результатах испытаний, чтобы сравнить эту «мощность» со свободноопыляемыми сортами.

Относительная выравненность гибридов может оказаться обманчивой, так же как и при сравнении гибридов и свободноопыляемых линий любые различия в качестве семян можно объяснить более тщательным уходом и вниманием, крайне необходимыми при производстве гибридных семян. Испытания свободноопыляемых сортов, полученных с такой же тщательностью, что и гибридные семена, могли бы оказаться весьма эффективными.

Затруднения, связанные с производством гибридных семян в большом количестве (например, низкий уровень оплодотворения и передача генов *ms* желаемому родителю), а также последующее повышение себестоимости семян означают, что необходимы значительные прибавки урожая от гетерозиса, чтобы окупить затраченные усилия. Конечно, 30 %-ной прибавки вполне достаточно, однако получены данные, свидетельствующие о прибавках (по сравнению с товарными свободноопыляемыми сортами) лишь немного выше 10 %. Поэтому о гибридах F_1 с прибавкой урожая только в 10 % судят с некоторым предубеждением.

Наши данные (Б. Д. Даукер) свидетельствуют о том, что значительные прибавки урожая можно получить при использовании в качестве родителей лучших европейских свободноопыляемых сор-

тов. Тем не менее мы еще недостаточно опытни в проблеме промышленного производства семян.

В будущем, по-видимому, имеются значительные возможности в производстве гибридов и мы надеемся, что будет опубликовано значительно больше данных об эффективности использования гибридов и в особенности по результатам сортоиспытаний. Более того, это необходимо для лучшего понимания механизма генетической регуляции основных хозяйственно ценных признаков (в особенности урожайности) у различных видов лука. В будущем вероятно, более важную роль будут играть трехлинейные гибриды, несмотря на то что при производстве семян трудности при этом, очевидно, возрастут. Важное значение имеет также работа Джинкса [21], который считает, что, возможно, и не существует генетического барьера для производства мощных чистых инбредных линий.

Если это положение окажется справедливым, то будущие товарные гибриды должны обладать более значительными преимуществами, чем в настоящее время.

8.6. Литература

1. ANON (1980) Varieties of bulb onions 1980. Vegetable Growers Leaflet No 8. Nat Inst Agric Bot, Cambridge
2. Atkin JD, Davis GN (1954) Altering onion flowering dates to facilitate hybrid seed production. Bull Cal Agric Exp Stn 746:16
3. Banga O, Petiet J (1958) Breeding male-sterile lines of Dutch onion varieties as a preliminary to the breeding of hybrid varieties. Euphytica 7:21—30
4. Barham WS, Munger HM (1950) The stability of male sterility in onions. Proc Am Soc Hortic Sci 56:401—409
5. Berninger E (1976) Evolution of cytoplasmic male sterility in onion populations. Ann Amel Plant 26:549—563
6. Bussell WT, Giesen HJ (1974) Production of seed of N.Z. Hybrid 30 onion. N Z J Exp Agric 2:125—127
7. Campbell WF, Cotner SD, Pollock BM (1968) Preliminary analysis of the onion seed (*Allium cepa* L.) production problem, 1966 growing season. Hort Sci 3:40—41
8. Carlson EC (1974) Onion varieties, honey bee visitations and seed yield. Cal Agric 28:16—18
9. Clarke AE, Pollard LH (1949) The amount of self-pollination in male-sterile onion lines. Proc Am Soc Hortic Sci 53:299—301
10. Davis EW (1957) The distribution of the male-sterility gene in onion. Proc Am Soc Hortic Sci 70:316—318
11. Dorsman C (1976) F1 hybrids in some out-pollinating crops. In: Jánosy A, Lupton FGH (eds) Heterosis in plant breeding. Proceedings of the 7th congress of EUCARPIA. Akademiai Kiado, Budapest, pp 197—208
12. El Shafie MW, El Kafory AK (1977) Male sterility in the Egyptian onion (*Allium cepa* L. cultivar Behairy). Lib J Agric 6:267—271
13. Erickson HT, Gabelman WH (1954) Potential value of inbreds and F1 hybrid onions for seed production. Proc Am Soc Hortic Sci 64:393—398
14. Erickson HT, Gabelman WH (1956) The effect of distance and direction on cross-pollination in onions. Proc Am Soc Hortic Sci 68:351—357
15. Franklin DF (1958) Effects on hybrid seed production of using different ratios of male-sterile and pollen rows. Proc Am Soc Hortic Sci 71:435—439

16. Gary NE, Witherell PC, Lorenzen K, Marston JM (1977) Area fidelity and intra-field distribution of honey bees during the pollination of onions. *Environ Ecol* 6:303—310
17. Gabelman WH (1974) F1 hybrids in vegetable production. In: *Proceedings of the 19th international horticultural congress*, vol III, Warsaw, Poland, pp 419—428
18. Hajsin MF (1969) The breeding and use of onion lines with cytoplasmic male sterility. In: *Outdoor horticulture*. Moscow, Russia, pp 242—252
19. Hesse PS, Vest G, Honma S (1977) The effect of four storage treatment on seed yield and yield components of three onion inbreds. *Hort Sci* 12:385
20. Hosfield GL, Vest G, Peterson CE (1977) Heterosis and combining ability in a diallel cross of onions. *J Am Soc Hortic Sci* 102:355—360
21. Jinks JL (1981) The genetic framework of plant breeding. *Philos Trans R Soc London B* 292:407—419
22. Jones HA (1952) Hybrid onions and the production of hybrid seed. In: *Report of the 13th international horticultural congress 1952*, vol I. R Hortic Soc, London, pp 396—402
23. Jones HA, Clarke AE (1943) Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. *Proc Am Soc Hortic Sci* 43:189—194
24. Jones HA, Davis GN (1944) Inbreeding and heterosis and their relation to the development of new varieties of onions. *US Dep Agric Tech Bull* 874:28
25. Jones HA, Emsweller SL (1936) A male-sterile onion. *Proc Am Soc Hortic Sci* 34:582—585
26. Joshi HC, Tandon JP (1976) Heterosis for yield and its genetic basis in onion. *Ind J Agric Sci* 46:88—92
27. Kazakova AA, Gikalo EA (1967) The expression of cytoplasmic male sterility in onions. *Selskokhozyaistvennaya Biol Agric Sci* 11:354—357
28. Kobabe G (1958) Ontogenetical and genetical investigations on new male-sterile mutants of the common onion (*Allium cepa* L.). *Z Pflanzenzüchtung* 40:353—384
29. Little TM, Jones HA, Clarke AE (1944) The distribution of the male-sterile gene in varieties of onion. *Herbertia* 11:310—312
30. Marakov AA (1960) Cytoplasmic pollen sterility in the onion. In: *News timirjazev agricultural academy No 1*, Russia, pp 209—216
31. Monosmith H (1926) Male sterility in *Allium cepa* L. Ph D thesis Univ Calif
32. Nye WP, Waller GD, Waters ND (1971) Factors affecting pollination of onions in Ibaho during 1969. *J Am Soc Hortic Sci* 96:330—331
33. Orlova KB (1969) The use of heterosis in growing onions. In: *Transaction volgograd experiment station*, All Union Institute of Plant Industry, No 6, Russia, pp 47—52
34. Peterson CE (1966) New hybrid onion. In: *Horticulture report of Michigan State University* 30:3
35. Peterson CE (1970) In: *La sterilite male chez les plantes horticoles*. Sect Hortic. Versailles, France, pp 7—18
36. Peterson CE, Foskett RL (1953) Occurrence of pollen sterility in seed fields of Scott County Globe onions. *Proc Am Soc Hortic Sci* 62:443—448
37. Pienaar R de V (1958) Male sterility in South African onion varieties. In: *Proc 1 st Cong South African Genet Soc*, July 1958, pp 87—90
38. Pimahov AF (1968) Study of cytoplasmic male sterility in onion under the conditions of the Uzbek SSR. *Trudy Priklad Bot Genet Selek* 40:144—147
39. Schweisguth B (1973) Study of a new type of male sterility in onion, *Allium cepa* L. *Ann Amel Plant* 23:221—253
40. Shasha'a NS, Nye WP, Campbell WF (1973) Path coefficient analysis of correlation between honey bee activity and seed yield in *Allium cepa* L. *J Am Soc Hortic Sci* 98:341—347
41. Syplen M, Kepka A, Kotlinska T (1978) Evaluation of Polish F₁ hybrids of

- onions, as compared with standard cultivars of the wolska type. Biul Warzywniczy 22:31—34
42. Van Bennekom JL, van der Meer QP (1978) Use of gibberellic acid as a gametocide in onions. III. Zaabelangen 32:35—36
 43. Van der Meer QP (1978) Results of recent investigations on male sterility in onion (*Allium cepa* L.). Biul Warzywniczy 22:73—79
 44. Van der Meer QP, van Bennekom JL (1969) Effect of temperature on the occurrence of male sterility in onion (*Allium cepa* L.) Euphytica 18:389—394
 45. Van der Meer QP, van Bennekom JL (1971) Frequencies of genetical factors determining male sterility in onion (*Allium cepa* L.) and their significance for the breeding of hybrids. Euphytica 20:51—56
 46. Van der Meer QP, van Bennekom JL (1972) Parental lines for onion hybrids. Zaabelangen 26:225—226
 47. Williams IH, Free JB (1974) The pollination of onion *Allium cepa* L. to produce hybrid seed. J Appl Ecol 11:409—417
 48. Yen DE (1959) Pollen sterility in Pukekohe Longkeeper onions. N Z J Agric Res 2:605—612

Р. Райманн-Филипп *

9.1. Исторический обзор

Когда в 1911 г. Шелл предложил использовать гибридную мощьность в селекции растений и когда для обоснований предложенной им концепции ввел термин «гетерозис», семеноводческая фирма «Бенари» из Эрфурта уже выпустила в продажу товарный сорт *Begonia semperflorens*, отвечающий всем требованиям подлинного «гетерозисного» сорта, а именно:

— гибридная мощьность, связанная с оптимальной выравненностью признаков;

— гетерозиготность, обуславливающая расщепление признаков в F_2 и, следовательно, предотвращающая любые противоестественные формы размножения;

— необходимость размножения с помощью постоянного нового скрещивания двух родительских линий, доведенных до определенного уровня гомозиготности.

Этот сорт *Begonia semperflorens* Link et Otto, названный Primadonna, возможно, и представлял собой первый в истории селекции гибридный сорт F_1 , созданный в 1909 г. Осознавая этот факт, семеноводческая фирма «Бенари» позднее отстаивала в сочетании с названием сорта термин «гетерозис» как торговый знак фирмы. Несмотря на то что впервые гетерозис начали применять в селекции декоративных культур, на другие виды цветочных культур данный метод в то время не получил распространения даже у клубнеплодных бегоний, у которых лишь совсем недавно весьма успешно начали получать гибриды F_1 , хотя предпосылки чисто технологического характера были почти равноценными с таковыми у *B. semperflorens*. В то время как производство гибридов F_1 *Begonia semperflorens* приобретало распространение в международном масштабе, новый метод селекции оставался без внимания даже для тех декоративных культур, которые явно говорили в пользу его применения. Например, к таким относится *Primula*, характеризующаяся гетеростильей. До того как после второй мировой войны селекция на гетерозис быстро приобрела признание у других декоративных культур, только одна попытка ускорения внедрения этого метода была предпринята в Чехословакии в 1941 г. Это была работа Фриммеля [9]. Он предложил использовать са-

* R. Reimann-Philipp. Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding 2070, Ahrensburg/Holst/FRG.

монесовместимость у *Ageratum houstonianum*, объяснив это тем, что у данного вида можно легко добиться вегетативного размножения с целью получения гибрида F_1 от двух самонесовместимых клонов, высаженных поочередно. Соответствующей реакции со стороны селекционеров на эти рекомендации в то время не последовало. Не получили распространения и результаты селекционной работы Фриммеля. Начиная приблизительно с 1950 г. селекция гибридов F_1 быстро приобретает распространение у таких культур, как *Petunia*, *Tagetes*, *Impatiens*, *Ageratum*, *Cyclamen* или клубнеплодная бегония. Здесь упоминаются лишь некоторые из наиболее важных культур. Селекционеры-цветоводы познакомились также с методами получения гибридов F_1 у культур, прежде размножаемых вегетативно, как, например, *Pelargonium*. С другой стороны, применению вегетативного размножения в значительной степени способствовали разработка новых методов *in vitro* и частичная замена ими размножения семенами, например в роде *Gerbera*. Тем не менее в определенных пределах по экономическим и фитопатологическим соображениям сохраняют вегетативное размножение. На этом основании необходимы альтернативы, которые могут обеспечить только гибриды F_1 . Поскольку производству гибридов F_1 в значительной мере может способствовать использование методов культуры тканей *in vitro*, мы можем рассчитывать на получение интересных результатов в селекции декоративных культур.

Независимо от задач при получении гибридов F_1 технология процесса производства всегда состоит из следующих звеньев:

1. Создание инбредных линий.
2. Испытание на общую комбинационную способность.
3. Испытание на специфическую комбинационную способность.
4. Проведение скрещиваний в широких масштабах между отобранными родительскими формами.

Данная программа останется в силе и в будущем.

9.2. Проявление гетерозиса у декоративных культур

У сельскохозяйственных, плодовоовощных и древесных растений продуктивность гибридов F_1 легко определить при учете урожая (в ц/га), подсчете числа плодов на растение, измерения высоты деревьев, сезона вегетации и т. д. У декоративных культур такие стандарты пока отсутствуют. При определении продуктивности гибридов F_1 — выход продукции, убранной в разгар сезона, будет являться типичным количественным показателем. Однако большинство цветов на срезку, такие, как розы, гвоздики, хризантемы и т. д., размножаются вегетативно и поэтому не являются подлинными гибридами F_1 , за редким исключением, например *Gerbera* или *Antirrhinum*. К тому же упоминания о гибридах F_1 в роде *Gerbera* появились совсем недавно, а преимущества их еще не

подтвердились. Так, *Antirrhinum* пользуется спросом, поскольку является «одноцветковым» типом (с прищипанными или генетически детерминированными побегами), поэтому в любом случае он дает только одно соцветие на растение (но разветвленное у основания).

У таких клумбовых растений, как *Petunia*, *Pelargonium*, *Begonia semperflorens* и т. д., в некоторой степени используемые и как горшечные культуры, превосходство гибридов F_1 по сравнению с традиционными сортами отчетливо проявляется в полевых испытаниях: грядки с гибридными растениями напоминают яркий ковер, тогда как растения стандартных сортов имеют блеклую окраску.

Поскольку на каждом растении образуется несколько цветков, все особи в популяции выравнены и быстро достигают полного цветения, продуктивность гибридов F_1 декоративных растений не нуждается в количественном подтверждении.

В связи с этим допускается визуальная оценка по морфологическим признакам.

Тем не менее в нашем распоряжении имеются данные, полученные при подсчете общего количества цветков за сезон вегетации 1964 г. у *Bellis perennis*:

$38,23 \pm 1,27$ для одного родительского клона гибрида F_1 ($n = 30$ особей);

$17,90 \pm 0,83$ для другого родительского клона ($n = 30$);

$58,53 \pm 1,56$ для гибрида F_1 (скрещивание в одном направлении; $n = 90$);

$60,12 \pm 1,64$ для гибрида F_1 (реципрокное скрещивание; $n = 90$);

$59,13 \pm 2,59$ для F_2 ($n = 86$).

У таких горшечных культур, как *Pelargonium zonale*, *Anthurium scherzerianum* и т. д., важнейшей особенностью продуктивности гибридов F_1 служит продолжительность периода от начала вегетации до появления первого цветка. Он может оставаться ниже традиционного агротехнического срока — от нескольких дней до нескольких недель, но зависит от особенностей гибрида F_1 , поэтому его невозможно охарактеризовать подробно. Так же невозможно установить продолжительность разгара цветения, который в значительной степени у гибридов F_1 *Begonia semperflorens*, *Ageratum houstonianum* и т. д. превосходит таковой у простых сортов.

Как правило, можно сделать вывод, что выравненность признаков — основной компонент продуктивности гибридов F_1 .

В каждом стандартном сорте встречаются единичные растения с выдающейся продуктивностью, однако число их невелико.

Повышение частоты встречаемости таких растений и их выравненность по признаку наибольшей продуктивности — вот мечта селекционеров, осуществлению которой может способствовать только гибридизация F_1 .

9.3. Предпосылки использования F_1 гибридной продукции

9.3.1. Генетические основы

Инбредная депрессия возникает в результате накопления субвитальных рецессивных мутаций, не выявляемая в популяции из-за гетерозиготности до того, как ограничение случайного опыления не переводит их в состояние гомозиготности. У аутогамных растений накопления сублетальных мутаций не происходит, поскольку самоопыление, автоматически приводящее к гомозиготности, будет элиминировать их сразу же после появления. Следовательно, у аутогамных сельскохозяйственных культур инбредная депрессия отсутствует. Отсутствует у них также и гибридная мощность в узком смысле, поскольку она является результатом восстановления полной доминантности после скрещивания двух (или более) депрессированных инбредных линий, обнаруживающих по отношению друг к другу комбинационную способность. Такое заключение основывается на достаточном соответствии родительских инбредных линий по отношению к их генофонду доминантных генов, дающих при комплементации максимальную гетерозиготность. В терминах количественной генетики это означает, что для локусов, ответственных за проявление мощности, различия между средними эффектами рецессивного и доминантного аллеломорфов, как правило, у аутогамных растений меньше, чем у аллогамных. В результате степень генетической аддитивной вариации одного из основных источников улучшения мощности или урожайности, будет выше у аллогамных генотипов, так как ее получают через селекционные ценности средних эффектов генов.

Особенность цветков декоративных растений заключается в привлечении насекомых-опылителей, поэтому большинство видов — аллогамные растения. Поскольку существуют предпосылки для проявления гетерозиса, были дополнительно проведены исследования генетических компонентов вариации некоторых свободноопыляемых видов цветковых растений.

Применение количественного генетического анализа позволило Врике и Хорну [27] установить, что, например, такие виды, как *Gerbera jamesonii*, в отношении основных компонентов продуктивности обладают необходимой аддитивной генетической вариацией. Несмотря на то что у самоопыляемых видов не выявлена высокая степень гетерозиготности, при эпистатических эффектах генов, или трансгрессиях, обусловленных взаимодействиями различных локусов, такие растения могут обнаруживать гетерозис и в более широком смысле. Там же, где внутри группы самоопылителей образуются гибриды F_1 , это обычно происходит не из-за повышения гибридной мощности, а из-за предоставляемой этим методом возможности объединить в выравненном сорте за непродолжительное время большое число благоприятных признаков, что предохраняет

от нелегального размножения. Однако перспективы селекции аутогамных растений мы не будем рассматривать, поскольку последние, лишь за редким исключением, встречаются среди декоративных культур, например *Matthiola incana*, или двухмахровых сортов вида *Gallistephus* или *Tagetes*, которые у исходных генотипов с простым цветком первоначально были аллогамными. Помимо генетических условий, которые должны соблюдаться при проявлении гетерозиса, существуют еще проблемы технологии и экономики, рассматривающиеся на последующих страницах этой книги.

9.3.2. Экономические и технологические аспекты использования гетерозиса

9.3.2.1. Достижение приемлемого уровня инбридинга

Проблемы, вызванные самостерильностью. Там, где в популяции в пользу свободного опыления действуют генетические системы (например, самонесовместимость у *Bellis perennis*, *Ageratum houstonianum* и *Heliotropium peruvianum* или гетеростилия в роде *Primula*), проведение инбридинга осложняется. Во многих случаях для обеспечения самоопыления удается преодолеть такие барьеры, например, путем отбора самофертильных генотипов, несущих аллеломорф S_f у *Petunia* или примул с гомостилией. Однако за преимущества, полученные при ускоренном инбридинге позже, на стадии скрещивания растений из разных линий, пришлось тяжело расплачиваться. Связано это с тем, что достигнутый уровень самофертильности автоматически приводит к увеличению числа сибсов в популяции, т. е. потомков от близкородственного самоопыления. Трудность состоит в достижении гомозиготности в достаточной степени без утраты генетических механизмов, необходимых позже при проведении перекрестного опыления. По этой причине от искусственного самоопыления приходится отказываться, а наиболее подходящим становится скрещивание полусибсов или полных сибсов вручную или в изолированных группах опыления. Для успешного повышения уровня инбридинга важное значение имеет число растений в микропопуляции или семье, полученной при скрещивании сибсов. Чем она меньше (наименьшая — от одного самоопыленного растения), тем интенсивнее идет инбридинг и быстрее достигается состояние гомозиготности. Это зависит от объекта изучения, а также приходится опытным путем решать вопрос: из скольких растений должна состоять семья? Ограничивающим фактором уменьшения числа особей в семье является инбредная депрессия.

Устранение непрерывной инбредной депрессии. Инбридинг, в особенности у диплоидов, а также и аутотетраплоидов, например у *Begonia semperflorens*, может протекать очень быстро. В результате инбредная депрессия достигает такого уровня летальности, что уже в третьем или даже втором поко-

лении поддержание инбредной линии едва ли оказывается возможным (рис. 19). Существует два решения этой проблемы. Во-первых, инбридинг с самого начала необходимо проводить в семьях с относительно большой численностью, что позволяет добиться улучшения выравниваемости признаков без потери жизнеспособности. На рисунке 20 показана изолированная популяция из нескольких сотен растений *Gerbera*, выращиваемых на о-ве Тенерифе (Канарские острова). Все растения относятся к одной инбредной линии поколения L_3 . Образцы семян собирали после выбраковки приблизительно 20 % растений после начала цветения. Несмотря на сильную умеренность, этот тип инбридинга уже оказался успешным в I_4 . Еще одно предложение по использованию инбридинга в роде *Gerbera* сделал Мейнет [17]: небольшие семьи состояли только из трех—шести растений, однако в ходе инбридинга эти семьи скрещивали друг с другом [3, 26]. По-видимому, оба метода дорогостоящи и имеют ограничения, связанные с числом линий в качестве материала для исследований. Другим способом инбридинг можно было бы усилить, ограничивая сначала размер семей приблизительно до 15 растений, затем прекратить перед отбором, поскольку к тому времени большинство членов таких семей уже были устранены при депрессии. Лучшие из выживших растений подвергали анализирующему скрещиванию на наличие у них достаточного уровня гомозиготности и воспроизводили их с помощью вегетативного размножения. Сейчас вместо инбредных линий парами размещают клоны, полученные от выдающихся по генотипу особей из инбредных линий.

Гаплоиды, полученные методом культуры пыльников. В настоящее время в селекции диплоидных декоративных культур накоплено мало данных об успешном получении гаплоидов методом культуры пыльников для ускорения инбридинга. Установив число хромосом ($n=25$) у *Gerbera jamesonii*, Прайл и др. [20] получили несколько гаплоидов методом культуры пыльников (рис. 21) и при размножении андрогенетического каллуса получили многочисленные клоны. Однако диплоидные экспланты, по-видимому, образовавшиеся из этого каллуса при спонтанной полиплоидизации, оказались почти такими же слабыми и стерильными, как и гаплоиды, и поэтому не имели практической ценности. Подобные генотипы могут быть обнаружены в роде *Gerbera* и у любого другого объекта, которые после гаплоидизации и последующего удвоения числа хромосом окажутся менее чувствительными к инбридингу и даже к полной гомозиготности. Однако вполне вероятно, что такие генотипы будут обнаруживать самофертильность до известных пределов, поскольку наблюдается общее взаимодействие между нарушением самонесовместимости и отбором генотипов, устойчивых к инбридингу. И вновь, как уже упоминалось, эти генотипы не будут представлять ценности в случаях, когда тот или иной механизм самонесовместимости окажется необходимым для производства гибридов F_1 без проведения кастрации и искусственного опыления.



Рис. 19. Сильнодепрессированная инбредная линия I_3 (справа) по сравнению со слабодепрессированной инбредной линией I_4 (слева) *Gerbera jamesonii*; каждая линия представлена четырьмя типичными растениями. (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)

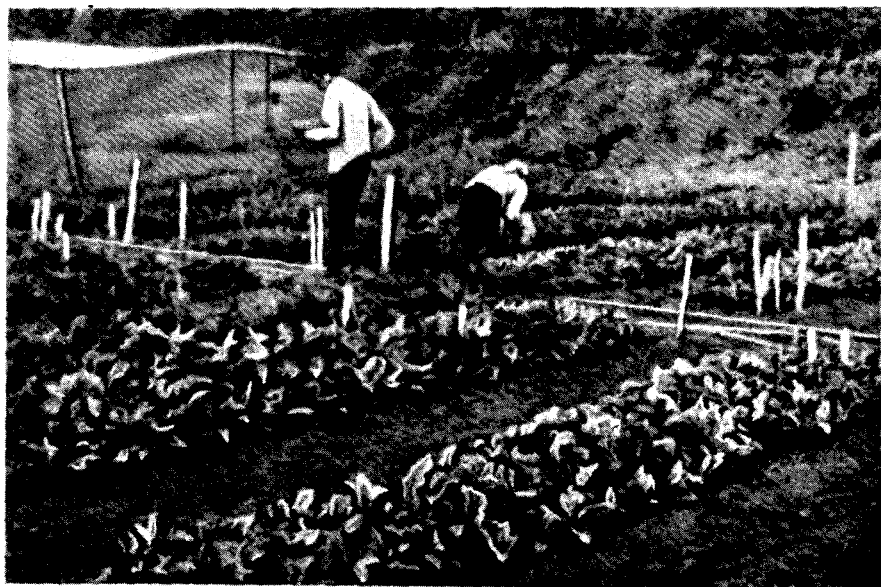


Рис. 20. Инбридинг у *Gerbera jamesonii* I_3 при чередовании на изолированном участке нескольких сотен растений из одной инбредной линии. (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)



Рис. 21. Гаплоидное растение *Gerbera jamesonii hybrida* (справа) в сравнении с диплоидным (в центре) и тетраплоидным (слева). Все линии неизогенные. (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)

Ситбону [25] удалось добиться успеха при получении гаплоидов в роде *Gerbera*. Применяя метод культуры неоплодотворенных яйцеклеток *in vitro*, он получил 10 гаплоидов с одного цветка на цветоносе. Однако проведение повторной диплоидизации с целью получения гомозигот успеха не имело.

Неизвестно, были ли эти гаплоиды получены при андрогенезе диплоидных сортов *Pelargonium* и *Saintpaulia*, у которых ранее, чтобы добиться полной гомозиготности, проводилось удвоение числа хромосом, и если это так, то имели ли потомства этих гаплоидов достаточную мощность.

Наоборот, при условии, что мы располагаем соответствующими методами *in vitro*, больших преимуществ можно ожидать от применения метода культуры пыльников у аутотетраплоидных генотипов. Редукция числа хромосом, которую ранее осуществляли при производстве триплоидов и беккроссировании их с диплоидами, приводила к возникновению фертильных полигаплоидов с диплоидным числом хромосом. Они, конечно, не были гомозиготными, но их удавалось намного легче доводить до удовлетворительного уровня гомозиготности, чем исходный тетрасомический расщепляющийся материал, как, например, у *Cyclamen*, *Begonia semperflorens gracilis*, *Viola tricolor maxima*, большинства наших садовых роз и т. д., а также у *Pelargonium* и *Saintpaulia*. По некоторым характерным признакам, таким, как окраска и размеры цветков или особенности физиологии растений, гибриды F_1 , полученные от диплоидных инбредных линий, оказались неудовлетворительными на диплоидном уровне, поэтому возможно проведение повторной полиплоидизации инбредного материала.

Диплоидные экспланты из каллуса пыльника представляют либо материнский генотип, полученный из диплоидной ткани, либо результат спонтанной полиплоидизации, как это часто происходит сразу же после возникновения гаплоидного организма. Между этими двумя случаями трудно провести различие еще и потому, что экспланты в любых обстоятельствах похожи на материнские растения. Нельзя также исключать возможности, что при анализирующем скрещивании на гомозиготность они будут по-разному реагировать на рецессивный тестер. Однако на основании результатов наблюдений за начальными фазами митотических делений клеток было установлено различие в тех случаях, когда спонтанно удвоившиеся диплоиды обнаруживают соматическую конъюгацию хромосом, например в роде *Gerbera*.

9.3.2.2. Массовые скрещивания между инбредными линиями

Получение гибридов F_1 в больших количествах зависит от методики скрещивания, связанной в основном с приемами кастрации. Если бы количество семян, полученных от одной операции, удовлетворяло бы их себестоимость, то затраты на ручной труд окупились бы при условии, что морфологические особенности цветка декоративных культур позволяют быстро выполнять вручную все необходимые приемы. В противном случае пришлось бы применять методы предотвращения самоопыления для компенсации трудовых затрат на кастрацию. Поскольку торговля семенами декоративных культур распространена по всему миру, а также из-за их легкого веса, транспортировка, как правило, не представляет затруднений. В связи с этим обстоятельством производство гибридов F_1 обычно перемещается в климатически и экономически благоприятные географические зоны. Более того, трудно предсказать, будет ли окупаться разработка любой генетической или морфологической системы, гарантирующей надежность перекрестного опыления без затрат на ручной труд, поскольку производство гибридных декоративных культур можно было бы перевести в страны с низким уровнем заработной платы. Даже в тех случаях, когда имеются реально осуществимые системы пыльцевой стерильности, самонесовместимости (в качестве примера обеих систем могла бы служить *Petunia*), аномальных пыльников и т. д., предпочтение, по всей вероятности, если имеется достаточно рабочей силы, будет отдаваться ручной кастрации. Конечно, по многим причинам такое положение могло бы измениться, тогда не стало бы целесообразным отвергать возможности, о которых упоминалось выше.

В качестве альтернативы приема ручной кастрации можно было бы рассмотреть так называемые гаметоциды, т. е. химические вещества, инактивирующие пыльцу. Имеются данные о том, что применение гаметоцидов на некоторых сельскохозяйственных культурах, ботанически связанных с отдельными декоративными растениями, например с такими, как *Helianthus* [23], может ока-

заться эффективным. Однако все еще отсутствуют сведения о действии химических веществ, приводящих к гибели пыльцы.

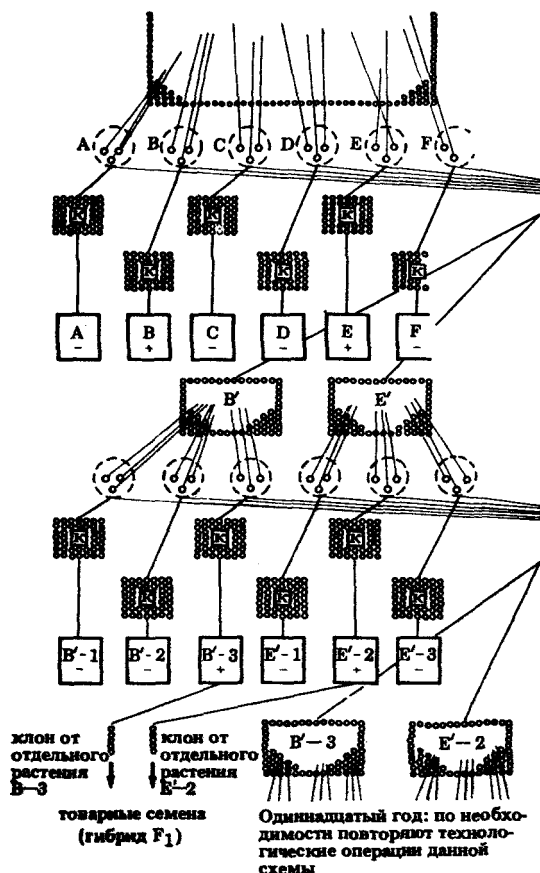
Наблюдая многообразие возделываемых декоративных растений в виде гибридов F_1 , полученных при искусственном опылении, отмечается существование различных модификаций в морфологии цветка: с одной стороны, эффективные цветки однодомных *Begonia semperflorens* или *multiflora* с мужскими и женскими цветками, с другой — *Viola tricolor maxima* с гермафродитными цветками, пользующаяся ограниченным спросом. Кроме того, как показывает международный опыт производства и поставок цветочной продукции, оказывается экономически возможным получение гибридов F_1 при искусственном опылении у следующих культур: *Pelargonium zonale* и *peltatum*, *Antirrhinum majus*, *Cyclamen persicum*, *Sinningia speciosa*, *Impatiens walleriana*, *Petunia hybr.*, *Dianthus caryophyllus* и *chinensis*, *Calceolaria herbeohybrida*, *Salvia splendens*.

Однако существует значительное число видов растений, у которых искусственное опыление невозможно, поскольку морфологическое строение их цветков затрудняет проведение кастрации вручную. К ним, например, относится большинство видов сем. Cruciferae. К подобным видам применяют соответствующие методики (раздел 9.4).

9.4. Методика скрещивания

9.4.1. Испытание на общую комбинационную способность

В анализирующий топкросс следует включать по возможности большее число инбредных линий. Если скрещивание осложняется из-за трудностей проведения кастрации, например, у многих видов сем. Compositae, вероятно, должны быть найдены соответствующие пути решения этой проблемы. Селекционная программа, прошедшая испытание на *Bellis perennis* и *Ageratum houstonianum*, но которая, конечно, может быть приспособлена к другим видам, например *Gerbera jamesonii*, представлена на рисунке 22. Она представляет собой пример экономии ручного труда. Использование данного принципа зависит от применимости вегетативного размножения, с одной стороны, и наличия самонесовместимости — с другой, легко выполнимых у многих видов декоративных растений. В качестве топкроссного родителя используют подходящий клон от самонесовместимого растения, полученного от в достаточной степени инбредной линии. Топкроссный клон должен удовлетворять всем условиям, отвечающим генотипу топкросса, т. е. обладать как рецессивными, так и доминантными генами, которые необходимы для хорошего партнера и которые, по-видимому, проявляются как общая комбинационная способность у соответствующего топкроссного потомства. При использовании вегетативного размножения (например, деление растений на части в роде *Bellis* или *Gerbera* и черенкование в родах *Ageratum* или *Heliotro-*



Исходная популяция (например, исходный сорт)

Первый год: пересадка растений с удаленными цветками (по 3 шт.), взятых из разных участков

Сохранение образцов семян

Второй год: опыление части самонесовместимых растений испытуемого клона (К), помещенных в центре каждого потомства

Третий год: анализирующий топкросс (потомства, получившие положительную оценку, отмечены знаком "+")

Четвертый год: получение линий с хорошей общей комбинационной способностью из оставленных образцов семян

Получение новых изолированных групп

Сохранение образцов семян

Пятый год: технологические операции 2-го года

Шестой год: технологические операции 3-го года

Седьмой год: слева — прекращение отбора, вегетативное размножение лучшего самонесовместимого растения каждой родительской линии и высадка клонов чередующимися рядами; справа — улучшенные линии с хорошей общей комбинационной способностью из оставленных семян

Рис. 22. Схема селекционного процесса, включающая проведение начального анализирующего топкросса при производстве гибридов F_1 самонесовместимых видов декоративных культур [21]

rium) нет необходимости в анализе наследования самонесовместимости. При этом можно использовать признак, обнаруживающий, несомненно, сложный способ наследования, как это имеет место у спорофитов в роде *Bellis*. Однако здесь это осуществляется иначе, чем у кукурузы, впервые подвергнутой анализирующему топкроссу, поскольку у нее легче удастся кастрация. Более того, у нее в качестве топкроссного родителя берут мужскую форму растений, обеспечивающую пылью многочисленные кастрированные женские линии. На рисунке 22 показана женская форма, т. е. самонесовместимый клон, взятый в качестве топкроссного родителя. Он опыляется пылью инбредной линии, испытываемой на ОКС. Уже на этапе подбора подходящих единичных растений, выбранных для начала инбридинга (первый год), расстояние для изоляции различных делянок должно быть не слишком большим,

поскольку в любом случае отдельные насекомые-опылители будут пролетать над ними. Однако оно должно быть настолько большим (у *Ageratum* — 30—50 м, в зависимости от условий среды), чтобы обеспечить достаточное количество пыльцы, распространяющейся в пределах группы растений. Конечно, для растений рода *Gerbera* топкросс будет проводиться в теплицах, куда доступ насекомым закрыт, а опыление самонесовместимого клона будет осуществляться вручную.

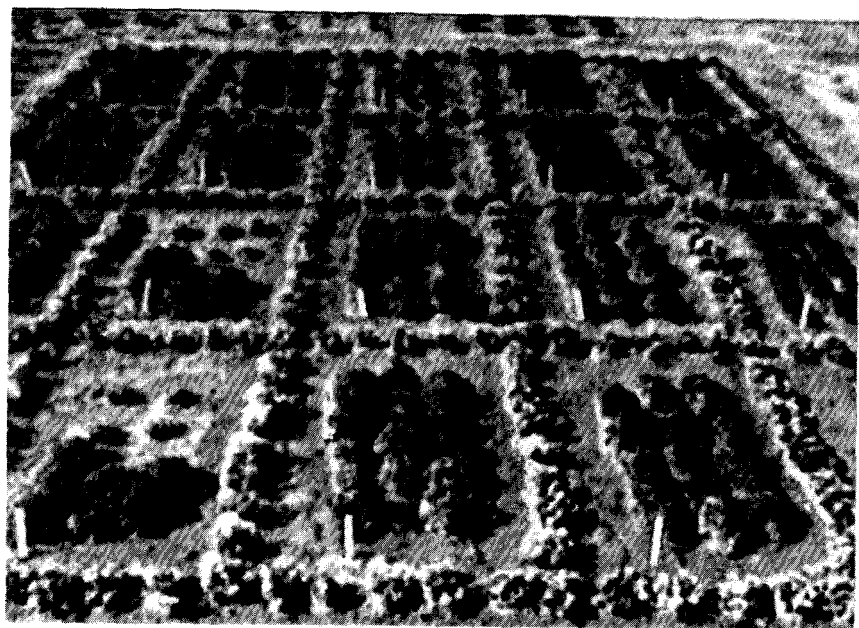
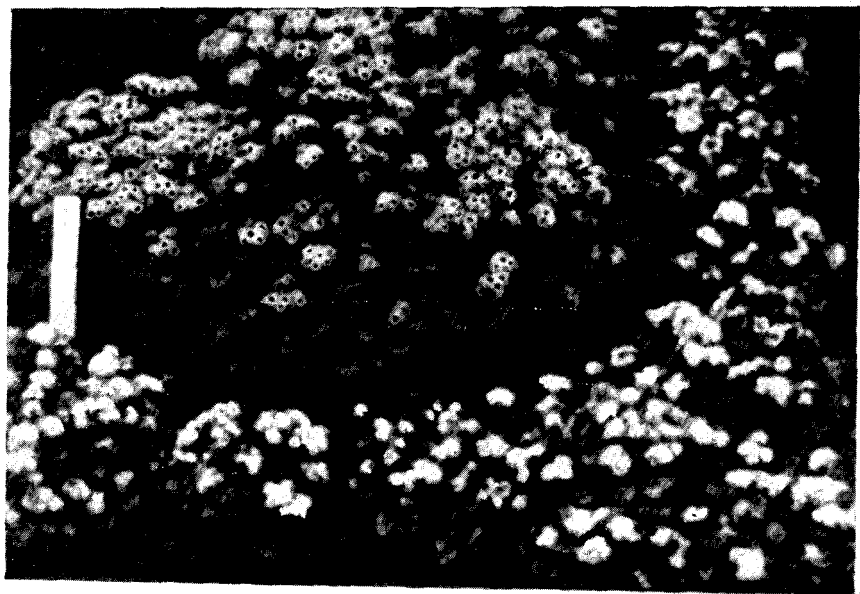
В качестве примера экономии затрат труда на рисунке 23 показана часть питомника для топкросса *Ageratum houstonianum*, где каждый клон выступает в роли топкроссного родителя, опыляющего инбредные линии, находящиеся в испытании. Каждая отдельная инбредная линия, включающая на этом этапе 15 растений и расщепляющаяся на 50% форм с пыльцевой стерильностью (наличие 50 % форм с пыльцевой фертильностью обусловлено действием рецессивного генетического фактора), окружена клоном. Как только обнаруживается пыльцевая стерильность, растения с фертильной пыльцой, имеющиеся в каждой инбредной линии, удаляют, а уже раскрывшиеся цветки срывают. Семена убирают после завершения отбора с каждого оставленного растения. Если предполагается начать второй цикл топкросса в следующем поколении отобранных инбредных линий, то при этом удастся добиться улучшения выравнинности признаков и мощности растений.

Для поддержания расщепления инбредных линий в соотношении 1:1, подвергавшихся действию периодического отбора (см. рис. 22), необходимы сибсы отобранных линий с фертильной пыльцой, а также приходится пользоваться семенами, оставленными про запас или же в качестве опылителя взять какой-либо клон. Далее отбор будет главным образом направлен на женского родителя. Цель этой селекционной работы с *Ageratum* — получение гибридов F_1 из скрещиваемых линий или, по крайней мере, из одной инбредной линии и клона, а не от скрещивания двух клонов. В последнем случае анализирующий топкросс легче осуществлять при искусственном опылении горшечных культур в теплице.

Анализирующее массовое скрещивание как метод оценки общей комбинационной способности обыкновенно проводят у ветроопыляемых сельскохозяйственных культур, поэтому у декоративных растений селекционеры его не применяют. Однако, поскольку распространение пыльцы носит в значительной степени случайный характер, этот метод можно применять и у насекомоопыляемых растений, например *Sparaxis* и *Phlox paniculata* [11].

9.4.2. Ранние испытания и периодический отбор

С помощью ранних испытаний (см. рис. 22) можно получить необходимые данные об ОКС. Величина ОКС зависит от изменчивости признаков исходного материала и от подлинного избытка пыльцы в пределах изолированных групп. Инбридинг иногда про-



6

Рис. 23. Вид питомника для проведения анализирующего топкросса у *Ageratum houstonianum*:

а — делянка крупным планом; б — общая разбивка питомника. (В качестве топкроссного родителя-опылителя взят клон, окружающий каждую отдельную инбредную линию, испытываемую на ОКС. Инбредные линии расщепляются на растения с пыльцевой фертильностью и пыльцевой стерильностью в соотношении 1:1, поэтому в начале цветения из питомника приходится удалять растения с пыльцевой фертильностью (Max-Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg-Volksdorf, неопубликованные данные)

текает настолько быстро, а инбредная депрессия проявляется так рано, что растения, предназначенные для клонирования или для продолжения инбридинга, трудно обнаружить на более поздних этапах. При повторении всех технологических операций при отборе, и начиная второй цикл из оставленных про запас образцов семян, полученных от лучших линий первого цикла, можно добиться улучшений в результате периодического отбора.

На рисунке 22 показаны только две линии, необходимые для оценки на комбинационную способность в испытании для подбора родителей гибридов F_1 . Однако в настоящее время их число возросло. Таким образом, для оценки на специфическую комбинационную способность между первым и вторым циклами отборов проводится еще и диаллельное анализирующее скрещивание при искусственном опылении в пределах изолированных пар клонов.

9.5. Приемы и методы, позволяющие экономно проводить скрещивания

9.5.1. Использование самонесовместимости

Несмотря на широкое применение в генетике системы *Nicotiana* в качестве теста для определения механизма действия самонесовместимости гаметофитного типа, ни один из ее типичных представителей, за исключением *Nicotiana*, а также *Petunia* (и, возможно, *Antirrhinum*), пока не нашел практического применения этой хорошо отрегулированной системы свободного опыления. Напротив, часто нарушение опыления в бутонах при продолжительном отборе лучших самоопыленных особей в каждом поколении приводит к нарушению функционирования этой системы. В то время как у таких объектов, как *Petunia* или *Nicotiana*, можно получить достаточное количество семян в процессе простого скрещивания и этим окупить затраты ручного труда, у других видов цветочных культур производство гибридов F_1 зависит от использования самонесовместимости. Тем не менее такие представители семейства Compositae, как *Bellis* или *Gerbera*, по-видимому, обладают спорофитным типом самонесовместимости (см. [16]). В случае проявления гаметофитного типа самонесовместимости каждый из множественных S аллеломорфов действует индивидуально, способствуя тем самым независимому действию каждой пылевой трубки, несущей тот или иной из двух аллеломорфов S при прорастании ее в ткани столбика. Спорофитный тип между двумя видами S -аллеломорфов приводит к доминированию. При самонесовместимости гаметофитного типа от скрещивания

$$\text{♀ } S_1S_3 \times \text{♂ } S_2S_3$$

образуется потомство с генотипом S_1S_2 и S_3S_2 . Если самонесовместимость спорофитного типа с доминированием S_3 над S_2 , в столбике, несущем ген S_3 , прекращается рост всех пылевых тру-

бок, поскольку они также несут ген S_2 и обладают реакцией гена S_3 , в результате завязывания семян не происходит.

Несмотря на сложность селекционного процесса, самонесовместимость спорофитного типа применяют при производстве гибридов F_1 кочанной и кормовой капусты. На декоративных культурах генетический анализ систем, имеющих практическое применение, пока еще не проводился. Однако нет необходимости в определении отношения доминирования различных S -аллеломорфов и т. д. для практического применения, особенно если соответствующие виды декоративных растений могут размножаться вегетативно (см. рис. 22). Возможность получать большие клоны, обладающие самонесовместимостью и хорошей комбинационной способностью, в значительной степени упрощает любую схему селекционного процесса. Когда аналогичным образом у *Bellis* или *Heliotropium* в 1960 г. были получены первые гибриды F_1 , по-прежнему наблюдалось снижение мощности и фертильности клонов, обусловленное поражением вирусами (например, вирусом мозаики огурца). Для сохранения родительского клона, а следовательно, и гибридов F_1 инбредные линии, из которых был отобран этот клон, помещают в холодную камеру. В результате удается получить генетически идентичные растения, из которых можно выделить еще один клон. В настоящее время полное обновление любого клона, поражаемого вирусом, можно довольно легко и быстро осуществить с применением метода культуры меристем. Обновление основных клонов следует проводить регулярно каждый второй год.

9.5.2. Пыльцевая стерильность

9.5.2.1. Мужская стерильность, обусловленная моногенными рецессивными факторами стерильности пыльцы

Мужская фертильность, т. е. формирование интактной пыльцы подобно хлорофиллу, относится к числу наиболее чувствительных образований в онтогенезе покрытосеменных растений. Любое нарушение в слаженной работе этого тонкого механизма, подобного конвейерной линии на производстве, возникает иногда под влиянием множества самых различных повреждений. Вследствие этого, как показал Кашон [4], на *Delphinium* и *Antirrhinum* (см. [15]), использование рецессивного моногенного фактора типа *ms* — мужская стерильность (т. е. без интактной пыльцы, выявляемой при индуцированных мутациях, инбридинге или межвидовых скрещиваниях) не представляет проблем. Несмотря на то что в литературе имеется мало данных относительно этого явления [19, 22] существуют доказательства, что подобные моногенные рецессивные факторы стерильности пыльцы следует использовать в производстве гибридов F_1 *Calceolaria*, *Salvia splendens*, *Impatiens walleriana*, а также вышеупомянутых цветочных культур.

Поскольку в пределах женской родительской линии любого гибрида F_1 , полученного при использовании моногенного рецес-

Рис. 24. Проявление гетерозиса у гибридов F_1 *Ageratum houstonianum* (слева) по сравнению с инбредной депрессией родительских клонов (справа). (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)

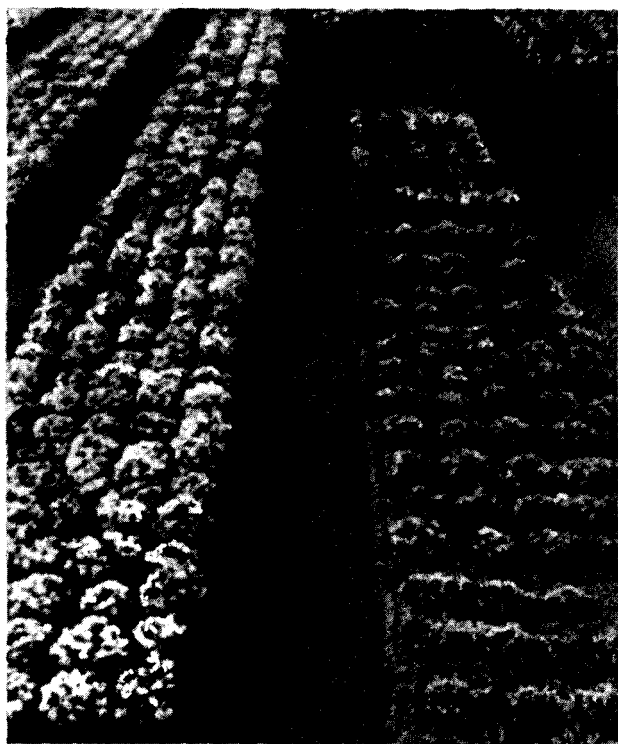
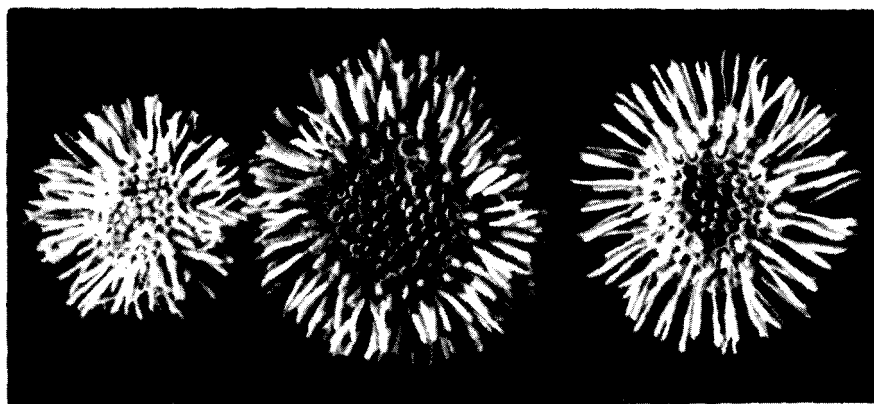


Рис. 25. Цветки *Ageratum houstonianum* трех генотипов: без пыльца (слева); с нормальным количеством пыльца (справа); с незначительным количеством пыльца (в центре), возможно с формулой $ms_1ms_1Ms_2ms_2$. (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные).



сивного фактора *ms*, в результате скрещивания ♀ *msms* × ♂ *Msms*, только 50 % растений были с мужской стерильностью; анализ линии, расщепляющейся в соотношении 1:1 с выбраковкой генотипов *Msms* с пыльцевой фертильностью и удалением раскрывшихся цветков растений *msms*, предполагает использование значительных затрат ручного труда. Более того, вторая деланка для поддержания расщепляющейся линии в соотношении 1:1 должна быть разбита на изолированном участке с использованием семян, собранных с растений *msms*, опыляемых растениями *Msms*. В качестве альтернативы следует учитывать, что проводить вегетативное размножение женского растения предпочтительнее методом культуры тканей, осуществление которого будет зависеть от количества семян, собранных с одного семенного родительского растения, выращенного в вазонах, и т. д.

В роде *Ageratum* (рис. 24, 25) при получении гибридов F_1 в равной степени возможно использование гена или самонесовместимости. Использование растений с признаком пыльцевой стерильности, расщепляющимся в соотношении 1:1, даст экономию затрат при поддержании материнских растений при выращивании в теплице в зимний период. Это, в свою очередь, является неотъемлемой частью работы, проводимой с самоопыляемыми клонами. Кроме того, линия, размножаемая половым путем, как и в случае с пыльцевой стерильностью, не будет подвержена вирусным заболеваниям. В этих случаях будет эффективно применение метода культуры тканей для получения женского родителя. По-видимому, пыльцевая стерильность обусловлена действием двух независимо расщепляющихся генов, о которых для рода *Antirrhinum* сообщает Кашон [4] и которые нам удалось обнаружить в роде *Ageratum*. В результате расщепления из 15 форм, обладающих пыльцевой фертильностью, пыльцевая стерильность обнаруживается только у одной, характеризующейся к тому же крайне низкой продуктивностью. Поэтому приходится создавать парный гибрид типа $ms_1Ms_1ms_2ms_2$ и на его основе выделять линию с расщеплением в соотношении 1:1. Имеются подтверждения тому, что в роде *Ageratum* типы $Ms_1ms_1ms_2ms_2$ в зависимости от экологических условий обнаруживают неполную фертильность (см. рис. 25). В таком случае предпочтение будет отдаваться моногенному контролю признака пыльцевой стерильности.

9.5.3. Признак махровости цветка, приводящий к мужской стерильности

В большинстве случаев (кроме, например, рода *Petunia*) явление махровости цветков происходит в результате преобразования пыльников в лепестки венчика, от чего цветок становится абсолютно женским, особенно если преобразование полное. Таким образом, признак махровости цветка можно использовать в качестве формы с мужской стерильностью при производстве гибридов F_1 при условии, что насекомые-опылители будут посещать такие

цветки, продуцирующие недостаточное количество пыльцы. В противном случае пришлось бы проводить искусственное опыление, что очень трудоемко на махровых цветках, поскольку их пестики скрыты среди лепестков венчика, например в роде *Gerbera*. Еще одно неперемное условие состоит в том, что признак махровости цветков, необходимый для гибрида F_1 , должен наследоваться доминантно от женского родителя. Поскольку у растений с махровыми цветками изредка образуются единичные полумахровые цветки, в которых пыльца продуцируется в небольших количествах, так что становится возможным осуществление принудительного самоопыления или скрещивания сибсов, а в потомстве можно проводить отбор гомозигот по признаку махровости цветка. Недостаточная пыльцевая продуктивность часто зависит от экологических факторов, неудовлетворительного минерального питания или окончания вегетативного роста растений и, следовательно, может быть вызвана искусственно. На рисунке 26 представлена схема селекционного процесса, успешно применявшаяся на садовой гвоздике (*Dianthus caryophyllus*), у которой в качестве маркера мужской стерильности использовали признак махровости цветка [21]. Для размножения гомозиготных растений с махровыми цветками необходимы их тщательная изоляция и искусственное опыление. В настоящее время были испытаны также диплоидные карликовые

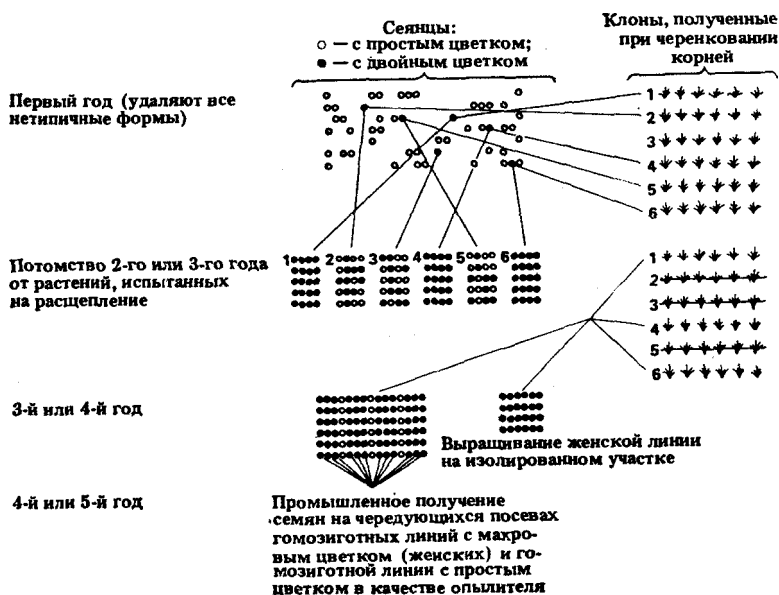


Рис. 26. Селекционная программа для *Dianthus caryophyllus*, у которых признак махровости цветка используется как маркер мужской стерильности. [R. Reimann-Philipp, Entwicklungsarbeiten zur Züchtung von F_1 -Hybriden bei Blumen. Z. Pflanzenzüchtung 51 (1964)]

розы многоцветкового типа с использованием программы, представленной на рисунке 26. Однако некоторое время цветки в F_1 будут полумахровыми, но в этом случае оно не должно выбраковываться.

9.5.4. Мужская стерильность, обусловленная аномалией цветка

Помимо махровости цветков, существуют и другие аномалии, приводящие к утрате мужского пола, например признак «Золушка» (*Cinderella*) у *Begonia semperflorens* Link et Otto. Так как ген, ответственный за этот признак, рецессивный, а растения не имеют андроеца (поскольку тычинки преобразовались в пестично-подобные, но абсолютно стерильные образования), их, возможно, лучше всего получать с частотой 50 % от беккросса ♀ *cc* × ♂ *Cc*. Первоначально признак «Золушка» у диплоидной *Begonia* типа *Semperflorens* расценивался лишь как курьез и не использовался в селекции гибридов F_1 . Возможно, причина этого заключалась в том, что частота встречаемости только 50 % растений в пределах материнского родителя соответствует женским растениям, а все остальные приходилось выбраковывать из-за слишком низкой продуктивности. Еще одной причиной была популярность во многих странах дорогостоящих гибридов F_1 *Begonia* типа *gracilis*, проявляющегося только у триплоидных или тетраплоидных гено-типов. Однако при производстве триплоидного сорта женский родитель должен быть тетраплоидным, поскольку только диплоиды в состоянии продуцировать такое количество интактной пыльцы, необходимое для оптимального завязывания семян. Вследствие этого признак «Золушка» не мог быть использован в качестве родительской формы с мужской стерильностью *Begonia* при производстве гибридов F_1 до того, как в исходном материале было успешно проведено удвоение числа хромосом, и до того, как этот ген был передан сортам типа *gracilis*. После того как расщепление в соотношении 1:1 стало нормой, мужской стерильности удавалось добиться при укреплении беккроссом симплекса ♀ *cccc* × ♂ *Cccc*. В результате материал, получивший название *Maternelle*, был пригоден к использованию. Однако, как и махровые, аномальные цветки типа «Золушка», также не посещались насекомыми-опылителями, поэтому пыльцу приходилось либо наносить вручную, либо с помощью вентилятора.

На рисунке 27 показано, как пыльца мужских цветков ($2n$) с помощью вентилятора переносится на женские ($4n$). От соотношения мужских растений на участке и частоты проведения вентилирования будет зависеть семенная продуктивность. Однако в любом случае она будет меньше, чем при проведении полного опыления вручную. Поэтому следует разрешить вопрос о преимуществах кастрации или опыления вручную, замененных вентилированием. При производстве гибридов F_1 у *Begonia semperflorens* экономия труда, по-видимому, и возможна, однако при этом не-

Рис. 27. Вентиляция *Begonia semperflorens* для переноса пыльцы растений с мужской фертильностью СС на растения с мужской стерильностью сссс. (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)



Рис. 28. Справа — растение с мужской стерильностью, обусловленной отсутствием лепестков венчика, тычинок и пыльников у мутанта *Femina Tagetes erecta* [2]. Слева — нормальное растение (Federal Research Centre for Horticultural Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)



обходимо относительно небольшое количество материнских растений, каждое из которых после искусственного опыления будут давать 0,5 г семян, или приблизительно 40 000 семян. Таким образом, более предпочтительно вегетативное размножение наилучшего семенного родителя с мужской стерильностью и искусственное опыление клона. Однако расщепление женских линий в соотношении 1:1 и вентилирование, возможно, и будут иметь шансы на успешное получение гибридного сорта F_1 , требующее значительного расхода семян.

У видов рода *Tagetes* или других представителей сем. Compositae (например, *Zinnia* [4]), у которых в любом случае опыление должно происходить в полевых условиях с помощью насекомых-опылителей, искусственное опыление не рекомендуется, поэтому необходимо иметь материнские линии, дающие, по крайней мере, 50 % женских растений.

На примере мутанта Femina — *Tagetes erecta* (рис. 28), интродуцированного Больцем [2], следует упомянуть, что он является одной из нескольких рецессивно наследуемых аномалий цветка в сем. Compositae. Уровень женской фертильности также может уменьшиться, поэтому, как показали наши опыты с Femina, для получения достаточного количества семян необходим предварительный трудоемкий отбор. Поскольку у *Tagetes erecta* требуется получать гибриды F_1 с махровыми цветками, возникает еще одна проблема, связанная с тем, что этот доминантно исследуемый признак должен вносить свой вклад в гибрид F_1 по линии женского родителя, а мужской родитель должен продуцировать пыльцу и, следовательно, иметь простые цветки. Однако признак махровости цветка не проявляется непосредственно у женских растений Femina. Его приходится идентифицировать при проведении анализирующих скрещиваний между линией с простыми цветками в качестве опылителя и различными линиями, дающими расщепление: 50 % Femina: 50 % нормальных растений, но при этом все они должны быть с полностью махровыми цветками. Тогда можно ожидать, что гомозиготность по признаку махровости цветка будет у всех растений этой линии, а также у отдельных растений мутантной линии Femina.

9.5.5. Гетеростилия

Примула представляет собой прекрасную модель использования генетического механизма, обеспечивающего свободное опыление путем предотвращения самооплодотворения, что обуславливается гетеростилией, распространенной у большинства видов рода *Primula* и дающей в любой популяции расщепление в соотношении 50 % растений с длинными столбиками (pin): 50 % с короткими (thrum) (рис. 29). Эти различия в длине столбиков, или, более правильно, в положении, которое кольцо из пыльников и пестик занимают по отношению друг к другу в пределах венчика, способствуют тому, что пестики свисают над пыльниками у цветков типа

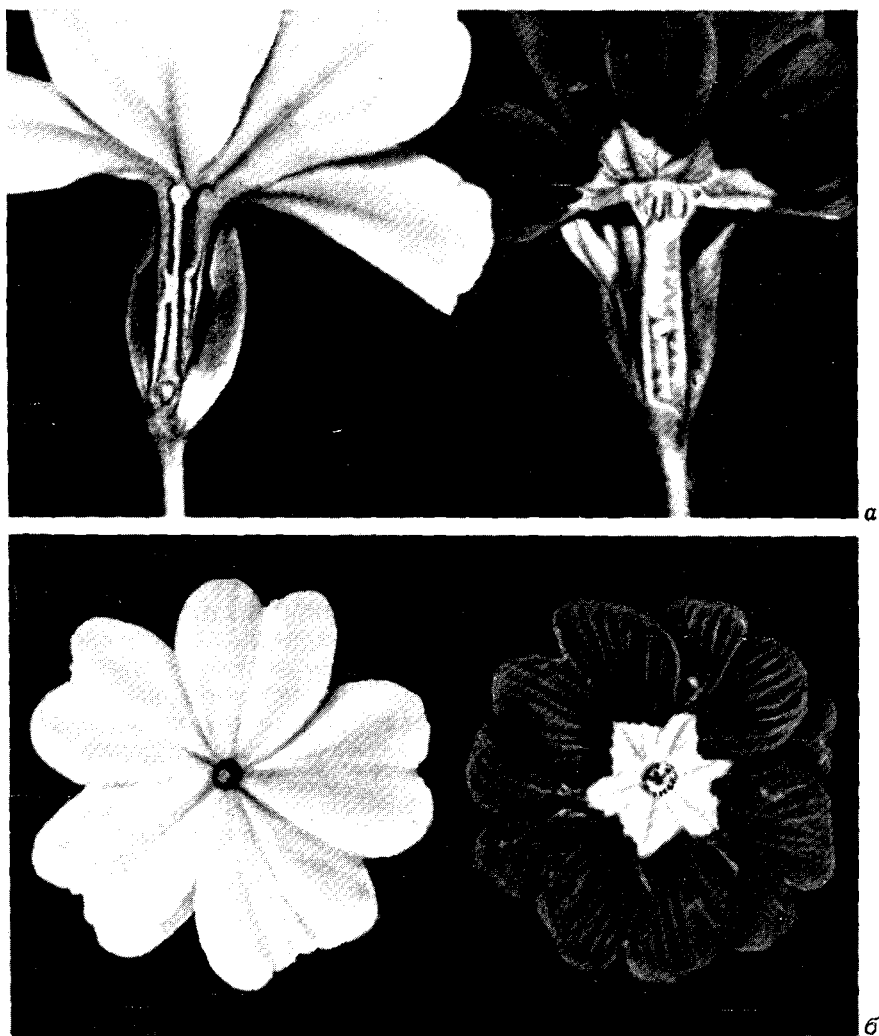


Рис. 29. Цветки типа *rip* (слева) и типа *thrum* (справа) *Primula vulgaris*:
 а — в разрезе по вертикали; б — вид сверху. (Federal Research Centre for Horticulture Plant Breeding, Ahrensburg, неопубликованные данные)

rip, в то время как обратное явление наблюдается у цветков типа *thrum*. Насекомые, посещающие цветки, ведут себя так, что пыльца с цветков типа *rip* переносится на цветки типа *thrum* и наоборот. Оплодотворение по схеме $rip \times rip$ или $thrum \times thrum$ можно провести искусственно, однако при опылении насекомыми оно не происходит. В пределах единичного цветка до некоторой степени происходит самоопыление, вызванное насекомыми. Однако обычно это не приводит к самооплодотворению в тех случаях, когда име-

ется также чужеродная пыльца, поскольку она, по-видимому, обладает более высокой конкурентной способностью.

По данным Даурик [6], искусственное опыление у цветков типа *thrum* вызывает расщепление в соотношении 3 *thrum*: 1 *pin*, поэтому растения с цветками типа *pin* являются гомозиготными и имеют рецессивный характер наследования данного признака. В то же время растения с цветками типа *thrum* гетерозиготны и несут доминантный ген *S*, ответственный за признак короткостолбчатости и дающий характерное расщепление при беккроссе в соотношении 1 *Ss*: 1 *ss*. На примере *Primula obconica* Даурик провела исследование явления гомостилии (пыльники и пестик находятся на одном уровне в пределах венчика), обусловленной действием третьего аллеломорфа *s'*. Было показано, что он доминирует над *s* (*ss'*-гомостилия), рецессивен по отношению к *S* и способствует самоопылению у растений с признаком гомостилии. Возможно, аллеломорф *s'* возник в результате мутации или внутригенного кроссинговера, а рассматриваемый локус представляет собой некий комплекс, состоящий из субгенов, сочетание которых имеет большее значение, чем просто морфологические различия, и подразумевающий наличие сложного механизма самосовместимости или несовместимости. Как было показано Кросби [5], у *Primula vulgaris* также обнаружен аллеломорф *s'*. Хотя растения с признаком гомостилии с генотипами *ss'* или *s's'* преимущественно самоопыляющиеся, как было установлено, в изменяющихся соотношениях они опыляются также пыльцой растений с цветками типа *thrum*. Наличие совместимости при скрещивании по схеме гомостилия $\times$ *thrum* и дополнительно по схеме *pin* $\times$ гомостилия было показано Даурик и для *Primula obconica*. При проведении генетического анализа аутотетраплоидных сортов у тетраплоидных генотипов *Primula obconica* была выявлена тенденция к снижению уровня несовместимости, тем не менее в тетраплоидных популяциях примулы, по-видимому, существуют механизмы, регулирующие соотношение 50 % *Ssss* *thrum*: 50 % *ssss* *pin*. Теоретически возможно получение гибридов F_1 примулы, но только без применения кастрации и искусственного опыления.

Разделение типов *pin* от *thrum* в пределах каждой инбредной линии и объединение вместе типов *pin* одной линии с типами *thrum* другой линии на изолированном участке, доступном для насекомых-опылителей, теоретически вооружает селекционеров самым экономичным методом производства гибридов. У видов примул, легко размножаемых вегетативно, например у *Primula acaulis*, улучшения выравнивости признаков можно добиться при объединении в пары клонов, полученных от родительских инбредных линий. Практически, при промышленном производстве примулы предпочтительнее не только искусственное опыление (хотя эта работа и доставляет неудобства, так как проводится в довольно холодных теплицах), но и применение кастрации с удалением венчика вместе с кольцом из пыльников, по крайней мере, у цветков типа *thrum*. Причиной этому является не только случайное нару-

шение механизма несовместимости, вызванное гомостилией и других аномалий цветков. До сих пор трудности при выращивании примул (например, *Primula acaulis* или *Primula elatior*) как горшечных культур в относительно холодных теплицах и подготовка их к искусственному опылению, плотно расположив вазоны с растениями в один ряд на стеллажах, а также капсулирование собранных семян, по-видимому, компенсируются преимуществами, которые достигаются при свободном опылении в налаженной системе производства.

9.5.6. Цитоплазматический и цитоплазмально-генный контроль мужской стерильности

Использование какого-либо типа мужской стерильности, расщепляющейся в соотношении 1:1 (раздел 4.2), у декоративных культур легкоосуществимо, а сложность состоит в определенных сроках получения материнской линии, состоящей только из женских растений. Усилия селекционеров направлены на осуществление этой проблемы для повышения продуктивности растений при их гибридизации. Реальная возможность в этом отношении существует в роде *Petunia*, у которой пыльцевая стерильность наследуется цитоплазматически с передачей по материнской линии, т. е. все потомства, полученные от искусственно опыленного растения с мужской стерильностью, будут также стерильными. До последнего времени некоторые из лучших международных сортов F_1 предлагались для выпуска в продажу как *Petunia* с мужской стерильностью. Однако определенные недостатки, по-видимому, связаны с использованием доминантной цитоплазматической мужской стерильностью, а возможно, и с нарушением проявления мужской стерильности у материнского родителя, обусловленного действием некоторых экологических факторов, опадением или аномалией цветков в F_1 . В настоящее время мужская стерильность практически не используется. Тем не менее работы по изучению переноса этого признака путем трансплантации [8] или генетического восстановления фертильности [14] все еще представляют немалый интерес. На первый взгляд, нет необходимости в получении семян для гибридов F_1 *Petunia*, поэтому присутствие гена — восстановителя фертильности необязательно. Однако можно ожидать, что цветки гибридов F_1 с восстановленной фертильностью будут без аномалий, проявляющихся у генотипов с мужской стерильностью, которые, по-видимому, должны приводить к их удалению. Характер наследования восстановления фертильности усложняется участием, по крайней мере, трех генов и действием экологических факторов [14].

Цитоплазматическая мужская стерильность у *Petunia* представляет большой интерес и в отношении возможностей проведения гибридизации вегетативно, путем слияния протопластов стерильных и фертильных генотипов. Помимо изучения природы стерильности и характера ее наследования, необходимо установить

роль цитоплазмы при ядерно-цитоплазматических взаимодействиях, приводящих к гетерозису [18].

В роде *Ageratum* признак пылевой стерильности (раздел 9.4.2) контролируется рецессивным геном в сочетании со стерилизующей цитоплазмой. В этом случае при гипотетическом скрещивании ♀ (S) *msms* × ♂ (N) *msms* может быть получена материнская линия, состоящая только из растений, не имеющих пыльцы, где (S) — стерильная, а (N) — восстанавливающая цитоплазма. Однако в любой другой испытывавшейся цитоплазме ген *ms* вызывал пылевую стерильность, поскольку именно он обуславливает эффект стерильности, обеспечивая при этом получение только 50 % растений *msms* у женского родителя.

После выявления цитоплазматически-генного контроля мужской стерильности [10] и возможности получения у них гибридов F_1 у масличных сортов подсолнечника в роде *Helianthus* Кашон [4] предложил использовать это явление и у декоративных видов подсолнечника. Однако еще у одного представителя сем. Compositae — *Zinnia* Кашону удалось обнаружить мужскую стерильность, проявление которой было обусловлено только действием рецессивных генов без совместного действия стерильной цитоплазмы.

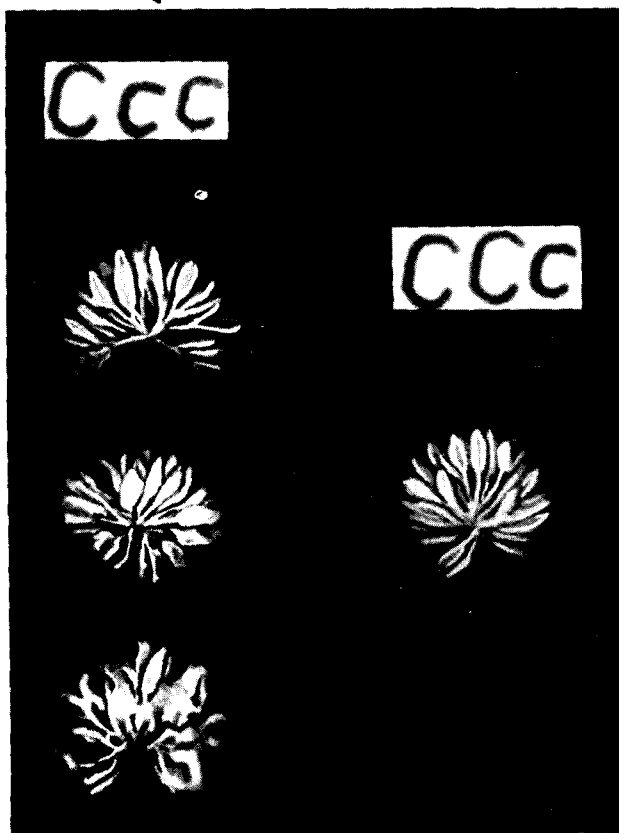
9.6. Триплоидия

Преимущества возделывания триплоидных сортов хорошо известны: у них мало семян или семена не завязываются вовсе, что приводит к непрерывному цветению вместо нормального завершения его после оплодотворения. К сожалению, у значительного числа декоративных культур при налаженном производстве гибридов F_1 , по той или иной причине не удается получать триплоиды. Например, у растений рода *Petunia* или *Cyclamen* при скрещивании типа $4n \times 2n$ в основном образуются тетраплоиды или диплоиды в результате отбора гамет с нередуцированными или ненормально редуцированным числом хромосом. Поэтому формы подобно *Ageratum houstonianum*, у которой легко получают триплоиды при скрещивании $4n$ (со стерильной пылью, см. рис. 23) $\times 2n$, составляют исключение. Образование триплоидов происходит:

В исключительных случаях	В редких случаях	Свободно
<i>Cyclamen</i>	<i>Petunia</i>	<i>Ageratum</i>
<i>Antirrhinum</i>	<i>Gerbera</i>	<i>Begonia semperflorens</i>
		<i>Begonia (socratana \times dregei)</i>
		<i>Rosa \times multiflora</i>
		<i>Tagetes</i>
		<i>Viola tricolor</i>

В онтогенезе триплоиды имеют тенденцию к образованию непарных хромосом, образуя в различных частях растения гипотриплоидную изменчивость, что приводит к невыравненности признаков. Это явление характерно для триплоидной *Begonia semperflo-*

Рис. 30. Тычинка *Begonia semperflorens* с пониженной фертильностью (слева) по сравнению с нормальными тычинками генотипа CCc (справа). (Max - Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg-Volksdorf, неопубликованные данные)



gens. Несмотря на преимущества триплоидов, было высказано предложение о замене их тетраплоидами. При использовании триплоидов приходится учитывать возможные изменения в проявлении доминирования, обусловленные модифицированными количественными отношениями доминантных и рецессивных аллеломорфов. Снижение эффекта гена *C*, контролирующего проявление нормальной фертильности у мужских цветков *Begonia semperflorens*, наблюдается в результате его противодействия двойной дозе гена *c* в генотипе *Ccc*. В этом случае фенотип растений напоминает фенотип «Золушка» (рис. 30).

У некоторых цветочных культур часто встречаются триплоиды, например межвидовые гибриды *Tagetes*, у которых товарные триплоидные гибриды F_1 ($3n=36$) получают при скрещивании ♀ *Tagetes erecta* $2n=24$ (женский родитель с мужской стерильностью) × ♂ *Tagetes patula*, $2n=48$.

В отношении *Begonia semperflorens* остается спорным вопрос: ауто- или аллоплоидны тетраплоидные генотипы *gracilis*? Таким образом, природа триплоидов в отношении ауто- или аллоплоидии

также остается недостаточно известной. Поскольку нам удалось получить четкие тетрасомические расщепления по фактору *C* «Золушка» на материале *gracilis*, мы предпочитаем расценивать сорта типа *gracilis* как аутотетраплоиды. Однако триплоиды как истинные межвидовые гибриды *Begonia* [12] были получены при скрещивании *B. socotrona* ($2n=4x=56$, искусственно удвоенное число хромосом) $\times$ *B. degrei* ($2n=26$).

В то время как диплоидные гибриды, известные как *Begonia*, *Gloire de Lorraine*, стерильны и их приходится размножать вегетативно, появилась возможность поставлять соответствующий материал в виде межвидовых триплоидных гибридов F_1 для размножения семенами.

9.7. Проявление гетерозиса у гибридов в последующих поколениях

Накоплено мало данных, свидетельствующих об успешном использовании у цветочных культур синтетических сортов, получаемых в результате механического смешивания семян нескольких инбредных линий, сбалансированных при диаллельных скрещиваниях. Производство синтетических сортов оказалось бы менее дорогостоящим, однако они не удовлетворяют завышенным требованиям стандарта в отношении выравниваемости признаков, крайне необходимых у цветков, в особенности клумбовых культур. Для выполнения этих требований были даже предприняты попытки к замещению нормальных гибридов F_1 гибридами, полученными от скрещивания двух клонов, выращенных из двух растений, отобранных из двух родительских инбредных линий и испытанных на комбинационную способность. По этой причине относительно высокая степень изменчивости синтетических сортов не допускается. Несмотря на это, к созданию синтетических сортов приступают в тех случаях, когда необходима высокая степень изменчивости, т. е. при смешивании окрасок цветков. Однако продуктивность такого сорта (смешанной окраски цветков) зависит от стабильности окрасок различных цветков с постоянной частотой от одного поколения к следующему. Это может быть достигнуто при смешивании семян чистых линий по требующимся окраскам.

С другой стороны, производство гибридов F_2 , по-видимому, может внести значительный вклад в дальнейшее развитие селекции декоративных культур. Однако гибриды F_2 , которые являются побочными продуктами гибрида F_1 , до некоторой степени вводят в заблуждение, поскольку в F_2 по любому признаку по закону Менделя проявляется 50 % полных гомозигот. У хорошего гибрида F_2 обе родительские инбредные линии должны полностью соответствовать не только двум типам окраски цветков в F_1 и F_2 и их расщеплениях, но также в отношении формы и особенностей роста и развития каждого растения в отдельности в потомстве F_1 . Помимо своей хозяйственной ценности, хороший гибридный сорт



Рис. 31. Гибрид F_2 *Ageratum houstonianum*. Расщепление окраски на характерные оттенки различных форм *Ageratum* [22]

F_2 может оказаться доходным в результате снижения затрат на производство соответствующего гибрида F_1 (рис. 31).

Для производства гибридных сортов у тетраплоидной фиалки трехцветной (*Viola tricolor*) Тренг [26] предложил использовать вместо простых двойные скрещивания, поскольку первые, как было установлено, оказываются полезными, если получены от линий при нежестком инбридинге. Эти предложения были сделаны на основании результатов количественного генетического анализа таких признаков, как число и диаметр цветков, масса свежих или высушенных семян, а также количество семян. Несмотря на тетрасомные расщепления, аналогичные трудности инбридинга становятся очевидными при анализе, описанном главным образом для диплоидов. Однако двойные гибриды не могут служить в качестве альтернативы, поскольку в роде *Viola* ожидание выравнивания признаков оказывается высоким в значительной степени.

9.8. Литература

1. Bennici A (1974) Cytological analysis of roots, shoots and plants: regeneration from suspension and solic in vitro cultures of haploid pelargonium. Z Pflanzenzücht 72:199—205
2. Bolz G (1961) Genetisch-züchterische Untersuchungen bei Tagetes: II. Her-

- stellung, Genetik und Verwendung röntgeninduzierter Mutanten in der Züchtung. Z Pflanzenzüchtung 45:121—142
3. Buttenschön H (1971) Problems of hybrid breeding in *Gerbera*. Eucarpia Meeting in Ornamentals, Wageningen 1971
 4. Cachon H (1980) La stérilité mâle: sa recherche et son utilisation en vue de la production de fleurs coupées chez *Antirrhinum*, *Delphinium*, *Helianthus*, *Zinnia*. Proceedings Eucarpia Section Ornamentals Meeting on Flower Plants with Sexual Reproduction, Versailles 1980, p 61
 5. Crosby JL (1959) Outcrossing on homostyle primroses. Heredity 13:127—131
 6. Dowrick PJ (1956) Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. Heredity 10:219—236
 7. Frankel R (1956) Graft-induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*. Science 124:684—685
 8. Frankel R (1962) Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*. Genetics 47:641—646
 9. Frimmel F (1941) Die Bedeutung der Züchtung von Heterosissorten. Z Pflanzenzüchtung 23:638—660
 10. Habura ECh (1957) Parasterilität bei Sonnenblumen. Z Pflanzenzüchtung 37:280—298
 11. Horn W (1966) Polycross-progeny of insect-pollinated plants. Proc XVII Int Horticult Congr, vol I
 12. Horn W (1974) F₁-hybrids in floriculture. Proc XIX Int Horticult Congr Warszawa, vol IV, pp 11—18
 13. Knösche R, Günther G (1980) Untersuchungen zur spontanen Polyploidisierung einer Gewebekultur von *Pisum sativum*. I. Der Nachweis von Restitutionszyklen. Biol Zentralbl 3:311—323
 14. Marrewijk GAM van (1969) Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. I. Special reference to the influence of environment. Euphytica 18:1—20
 15. Matouš J (1973) Male sterility in Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). Genet Slecht (Praha) 9(3):197—200
 16. Maurer J (1968) Untersuchungen zur Blütenbiologie an *Gerbera jamesonii* H. Bolus. Z Pflanzenzüchtung 59:288—303
 17. Meynet J (1978) Obtention of seed-propagated *Gerbera* varieties. Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding of Carnation and *Gerbera*, Alasio/Italy
 18. Miloux E, Bergounioux C, Perennes C (1980) Modification du cytoplasme de lignées de *Petunia hybrida* par fision de protoplastes. Analyse de leurs descendance en croisement. Eucarpia Section Ornamentals Meeting on Flower Plants with Sexual Reproduction, Versailles, 1980
 19. Morgenthal J (1969) Sommerblumen — Kultur, Samenbau, Züchtung. BLV-Verlagsges, München
 20. Preil W, Huhnke W, Engelhardt M, Hoffmann M (1977) Haploide bei *Gerbera jamesonii* aus in vitro-Kulturen von Blütenköpfchen. Z Pflanzenzüchtung 79:167—171
 21. Reimann-Philipp R (1969) Die Züchtung der Blumen, Parey, Berlin Hamburg
 22. Reimann-Philipp R, Ebbinghaus R (1979) Ageratum F₁-Hybriden. Gärtnerbörse Gartenwelt 79:620—621
 23. Schuster W (1969) Beobachtungen über männliche Sterilität bei der Sonnenblume (*H. annuus*), ausgelöst durch genetische, physiologische und induzierte chemische Faktoren. Theor Appl Genet 39:261—273
 24. Shull GH (1911) The genotype of maize. Am Nat 45:234—252
 25. Sitbon M (1981) Production of haploid *Gerbera jamesonii* plants by in vitro culture of unfertilized ovules. Agronomie 1(9):807—812
 26. Trang QS (1978) Untersuchungen zur Vererbung quantitativer Eigenschaften bei *Viola* × *Wittrockiana* Gams. Dissertation, Fak Gartenbau Landeskultur, TU Hannover
 27. Wricke G, Horn W (1971) Genetic and breeding research in *Gerbera*. Eucarpia Meeting on Ornamentals, Wageningen, p 85

ГЕТЕРОЗИС И МЕЖГЕНОМНАЯ КОМПЛЕМЕНТАЦИЯ: МИТОХОНДРИЯ, ХЛОРОПЛАСТ И ЯДРО

Х. К. Сривастава *

10.1. Введение

В 1907 г. Шелл ввел термин «гетерозис», подразумевая превосходство гетерозигот в отношении некоторых измеряемых признаков по сравнению с соответствующими гомозиготами [157]. Однако, поскольку гетерозис есть явление лучшего роста, развития, дифференцировки и созревания, обусловленных взаимодействием генов, метаболизма и среды, то простое объяснение гетерозиса, основанное только на гетерозиготности ядерного генома, представляется несостоятельным.

Молекулы ядерной ДНК, несомненно, являются главными генетическими детерминантами, объектами внутриорганизменной конкуренции и естественного отбора. Но обычно не принималось во внимание, что многочисленная и генетически различимая ДНК в органеллах цитоплазмы (мтДНК — в митохондриях и хлДНК — в хлоропласте) точно так же влияет на внутриклеточные конкурентные взаимодействия. Внутриорганизменное генетическое взаимодействие между клеточными органеллами и ядром может быть ответственным за интеграцию генетической информации, поступающей от разных геномов, поступления энергии и потока веществ в клетку. Из биохимического, физиологического, ультраструктурного анализа и анализа фрагментов ДНК при действии эндонуклеазы на многих организмах получено несколько четких указаний на то, что все три генетических источника: ядерный геном, митохондриальный геном (хондриом) и геном хлоропластов (пластом), а не только один из них, работают во время проявления гетерозиса (см. [52, 78]). Открытие комплементарности генома и пластома в биосинтезе ключевых ферментов системы органелл, например рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы/оксигеназы в хлоропластах [181] и цитохромоксидазы и аденозинтрифосфатазы в митохондриях [142], позволяет по-новому взглянуть на физико-химические и генетические механизмы проявлений гетерозиса.

Механизмы, объясняющие гетерозис на основе неаллельного взаимодействия или сверхдоминирования ядерных генов, имеют своих пристрастных сторонников (см. [44]). Показана роль цитоплазмы в проявлении гетерозиса [180]; имеются также убедитель-

* H. K. Srivastava. National Agricultural Research Project, Gujarat Agricultural University, Arnej, Ta. Dholka, District Ahmedabad-382230 (Gujarat)/India.

тельные данные, свидетельствующие, что органеллы (или их геномы) принимают непосредственное участие в гетерозисе [164]. В настоящем обзоре сделана попытка объединить данные, касающиеся комплементации митохондрий и хлоропластов, с современными представлениями о структуре и функциях органелльных геномов, поскольку состояние этой проблемы позволяет и требует сделать обобщения относительно вклада комплементации органелл в гетерозис. Цель настоящей главы состоит в том, чтобы объяснить эти явления на молекулярном уровне в терминах поведения органелл и органелльной ДНК. По моему убеждению митохондриальный и хлоропластный гетерозис в большой степени отражает межгеномные взаимодействия и является существенным компонентом общего гетерозиса.

10.2. Биохимические основы гетерозиса

Гетерозис — генетическое явление, возникающее в результате гетерозиготности, но каким образом гетерозиготность приводит к гетерозису, еще предстоит объяснить в терминах молекулярного действия. Традиционные теории, предложенные для объяснения гетерозиса, в первую очередь имеют в виду взаимодействие ядерного генома и состоят в следующем: 1) эпистаз, или неаллельное взаимодействие, при котором регуляция одним локусом экспрессии другого приводит к адаптивному превосходству гетерозиготы [53]; 2) сверхдоминирование, или межаллельное взаимодействие, заявляющее, что гетерозиготность сама по себе приводит к адаптивности [94], например межаллельная комплементация сбалансированного метаболизма; метаболические преимущества продуктов одного гена, образованных двумя разными аллелями перед продуктами, которые были образованы только одним локусом (моногенный гетерозис); преимущества сверхдоминирования гетерозиготы, дающей уникальные «гибридные продукты», полностью отличные от каждого из гомозиготных продуктов [60, 148, 164]; 3) физиологический стимул и начальное накопление лучше «забуференной» гетерозиготы по отношению к стрессам окружающей среды [7, 171]. Гетерозис проявляется в количественных признаках и выражается в мощном развитии вегетативных органов, увеличении урожая зерна, устойчивости к заболеваниям и в толерантности к стрессовым условиям засоления, кислотности, заболоченности или засухи и т. д. Показано, что гибриды обладают повышенным гомеостазом за счет гибких альтернативных генетически контролируемых путей обмена веществ [97]. Цепь физико-биохимических реакций в итоге приводит к созданию конечного урожая у сельскохозяйственных культур. Принято считать, что гены обеспечивают только основной план, определяют регуляцию процессов жизнедеятельности растения и управляют физиологическими реакциями.

Вклад гетерозиготности в улучшение физиологической активности был отмечен на трех стадиях развития растения, а именно:

эмбрионального развития, начальных этапов роста проростков и последующего роста гибрида.

По мнению Эшби [5, 6, 7], гетерозис связан с большой массой и размером зародыша. Имеется большое число исследований начальных этапов роста на протяжении первых двух недель прорастания, которые показали, что гетерозисные проростки имеют более высокую скорость роста, чем инбредные [63, 99, 164]. Основной физиологической активности роста ранних проростков являются формирование ферментных структур, перемещение, преобразование и использование питательных веществ, накопленных в семени, а затем построение протоплазмы для дальнейшей физиологической активности. На этой стадии гетерозисный эффект обычно появляется и проявляется в увеличении скорости роста и создании дифференциального уровня метаболизма, приводящего в конечном счете к количественным различиям в размерах, мощностии и урожайности.

Черри и др. [29] сообщили о больших количествах нуклеотидов в зародышах и более интенсивном синтезе РНК в гибридах по сравнению с инбредными формами и предположили, что это может быть причиной более быстрого роста, развития и дифференцировки гибрида. Большое число исследований более позднего роста и гетерозиса обнаруживает главным образом основные физиологические различия между инбредными формами и гибридами: хорошо развитую корневую систему у гибридов, приводящую к лучшему усвоению минеральных и питательных веществ, азота, фосфора и калия в противоположность инбредным формам [79]. Саркисян и Хуффакер [136] показали, что гибридный ячмень, происходящий от изогенных родителей, проявляет гетерозис по росту проростков и способности фиксировать CO_2 по пентозному пути, используя в качестве субстрата рибулозо-5-фосфат. Установлено, что способность хлоропластов гибридов к циклическому и нециклическому фосфорилированию является промежуточной между активностями родителей [110]. Исследования на проростках кукурузы показали, что гетерозисные гибриды обладают большей скоростью дыхания и большим количеством восстановленных сахаров [141]. Установлен также гетерозис по содержанию азота в митохондриях кукурузы [61].

Селекционеры придают большое значение потенциальной продуктивности сельскохозяйственных культур, в свою очередь зависящей от содержания в семени белков, углеводов, жиров и т. д., что является определяющим в изучении синтеза этих биохимических продуктов в гибридах и инбредных линиях. Нитратредуктаза (НР) — ключевой фермент азотного метаболизма, играющий главную роль в превращении нитратов в аммиак. Гетерозис по активности НР в гибридах кукурузы был неоднократно исследован в работах Хагеманна [60]. Установлено, что образование НР, являясь генетически контролируемым признаком, подвержено существенному влиянию сезонных изменений [186]. Общее заключение состоит в том, что даже если имеется гетерозис по активности НР,

гетерозисные гибриды обычно попадают в промежуточный ряд, поскольку они не достигают активности некоторых высокоинбредных особей [60]. Кроме того, все изученные гибриды проявляли гетерозис по урожайности зерна независимо от степени активности НР. Эти наблюдения свидетельствуют, что, хотя НР — важный фактор азотного метаболизма, не только он один необходим для достижения гетерозиса по конечным агрономическим признакам и урожайности. Таким образом, конечный гетерозис может быть получен от общей суммы всего комплекса метаболических и физиологических функций ферментов, имеющих в растительной системе. В настоящее время признано, что конечный продукт является прямым результатом сложной серии физико-химических реакций и в этой длинной цепи каждая из реакций может стать ограничивающим фактором.

Считается общепринятым, что биохимические свойства гетерозигот не всегда промежуточные как для мультимерных, так и (что удивительно) для мономерных ферментов. Предположение о том, что множество ферментов гетерозиготы имеют уникальные свойства, выходящие за пределы гомозигот [41], нуждается в объяснении на молекулярном уровне. Первое реальное указание о возможном взаимодействии различных аллельных субъединиц идет от экспериментов по димерному ферменту, щелочной фосфатазе из *Escherichia coli* [145]. Авторы наблюдали, что некоторые пары мутантных аллелей, каждый из которых в отдельности образует неактивные ферменты, при объединении в меродиплоиды проявляют свойства почти дикого фенотипа. Пример межгенной комплементации и уникального эффекта (по существу, аналогичного явлению сверхдоминирования) [163] был получен в работе по изучению гена *peak* у *Neurospora*. У *Neurospora* встречается большое число рецессивных мутаций локуса *peak*, что приводит к нелинейному расположению аскоспор в плодовой сумке. Другие примеры комплементации в гетерокарионах у *Neurospora* показаны также Бидлом и Кунарадтом [11]. Гетерозис, обусловленный гетерозиготностью по одному локусу вследствие сбалансированного метаболического взаимодействия, был описан Эмерсоном [40] при ингибировании потребности в сульфамиде у *Neurospora*. В сравнительном исследовании вариантов алкогольдегидрогеназы у кукурузы Шварц и Лоугнер [149] представили данные, показывающие, что в особях, гетерозиготных по аллелям *St*, дающим только фермент с низкой активностью, но высокой стабильностью при рН 10, и *F* аллели, образующей фермент с высокой активностью, но низкой стабильностью, гетеродимерная молекула (*FCom*) является уникально стабильной и активной. Эксперименты на эстеразе-5 *Drosophila pseudoobscura* [16] с использованием методов гибридизации субъединиц *in vitro* [68] показали, что для некоторых аллельных комбинаций формирование гетеродимерного фермента сопровождается усилением каталитической активности или пониженной чувствительностью к тепловой инактивации. Гетерозис по тепловой стабильности, наблюдавшийся Сингхом и др.

[159] для октанодегидрогеназы и тетразолоксидазы также, может быть объяснен только присутствием уникально стабильных гетеромультимеров. Другие случаи ферментативного гетерозиса [81, 111] также, видимо, включают уникально функционирующие гетеромультимеры вариантов фермента, встречающихся в естественных условиях. Хотя детальное объяснение механизма (или механизмов) этих уникальных взаимодействий связано со ферой физической биохимии, явление биохимического гетерозиса, основанного на мультимерных формах фермента гибрида, по-видимому, является очень распространенным.

Наличие количественных различий макромолекул вместе с их заметными и иногда уникальными аллостерическими свойствами в случае гетерозисных гибридов является общепризнанным фактом. Результаты, полученные Конаревым и др. [86] на молодых и взрослых растениях кукурузы, показывают, что нуклеотидный состав вновь образующихся молекул мРНК гибридов отличается от нуклеотидного состава родительских мРНК в меньшей степени, чем родители различаются между собой. Детальный анализ нуклеотидного состава мРНК нескольких гетерозисных гибридов и их соответствующих инбредных родителей, кроме того, указывает на значительные различия в общем содержании популяции мРНК и активных сайтов генома. Согласно интерпретации авторов эти результаты означают, что взаимодействие между активными сайтами генома создает благоприятные условия для кумулятивных, эпистатических и комплементарных генов, принадлежащих к большинству функционирующих локусов в гетерозиготе. Показано также, что ДНК гибридов обладает более высокой репликативной активностью, большими повторами локусов рибосомальной РНК (или рДНК) и частотой относительно повторяющихся нуклеотидных последовательностей в активных сайтах генома [2]. По скорости и интенсивности синтеза ДНК гетерозисные гибриды кукурузы превосходят родительские типы, хотя синтез РНК у них остается на уровне лучшего родителя или слегка превосходит родительские показатели [85]. Кроме того, гибриды и их родители различаются по степени и природе активации ДНК. Действительно, это наблюдалось в экспериментах по измерению скорости синтезов ДНК и РНК в корреляции между количеством фракций диффузного и конденсированного хроматина (эу- и гетерохроматина) и в содержании функционально активных сайтов ядерной ДНК [84, 86]. Таким образом, представляется возможным проследить проявление гетерозиса почти на всех уровнях организации гибридного растения. На уровне ДНК гетерозис проявляется в усилении репликации, транскрипции и трансляции ДНК, в формировании дополнительной генетической информации в форме повторяющихся последовательностей рДНК комбинаций благоприятных генов и в увеличении эффективности ферментов и многих других регуляторных элементов внутри клетки.

10.3. Геномы органелл и цитоплазматические гены

Из открытий Корренса и Бауэра в 1909 г. стало известно, что мутации, определяющие фенотип пластид в высших растениях, часто проявляют неменделевское наследование. С того времени число таких открытий сильно возросло. В последние 10 лет были предприняты значительные усилия в изучении автономных генетических свойств органелл: митохондрий и хлоропластов. Большинство этих исследований, проведенных на различных организмах, включая высшие растения, широко обсуждалось в фундаментальных работах Сэйджер [131], Грюна [56] и Гиллхэма [52], а также в некоторых последних обзорных статьях Бёрки [20], Цаголова и Масино [175], Вейзила и др. [176]. В результате всех этих исследований выделилась область генетики органелл как законная и признанная дисциплина генетических исследований.

Относительно наследственности органелл необходимо выяснить следующее: 1). Несмотря на бесспорное сходство между геномами и белоксинтезирующими системами хлоропластов, митохондрий и прокариот, между ними имеются поразительные различия. Наиболее важной чертой генома органелл является наличие эукариотического свойства межцистронных спейсерных участков. Расщепленные гены («бессмысленные» участки ДНК, вставленные в «осмысленную» ДНК как вставочные последовательности) и сплайсинг РНК (отщепление бессмысленных последовательностей перед выходом РНК в цитоплазму), по-видимому, встречаются в митохондриях; в митохондриях дрожжей единственный ген по самой длинной молекуле рРНК является почти наверняка расщепленным [35]. До сих пор расщепление мозаичных генов не было открыто у бактерий. В отличие от генов митохондрий и хлоропластов бактериальные гены не разделяются таким способом, и это не является неожиданным, поскольку бактерии не обладают механизмами декодирования информации, закодированной в расщепленных генах. 2). Геномы органелл являются высокоизбыточными в расчете на клетку. Избыточность может быть достигнута либо наличием большого количества органелл на клетку с малым содержанием молекул ДНК в каждой, либо малым количеством органелл с большим содержанием молекул ДНК на органеллу. 3). Органеллы могут передаваться либо через двух родителей, либо через одного в зависимости от организма и органеллы. Цитоплазматические гены выявляются с использованием тех же фундаментальных законов Менделя по расщеплению родительских аллелей в потомстве гибридов, которое получается от контролируемого скрещивания родительских линий. В ядерных системах аллельное расщепление определяется поведением хромосом и аппарата веретена. В цитоплазматических системах правила расщепления отличаются от ядерных (см. [131]). Когда хлоропластные или митохондриальные гены передаются от двух родителей, они быстро расщепляются соматически в отличие от ядерных генов. 4). Выявление цитоплазматических генов основывается глав-

ным образом на формальных генетических критериях: менделевские отношения, различия в потомстве от реципрокных скрещиваний, соматическое расщепление во время вегетативного роста и передача при трансплантациях и слиянии гиф. Все эти критерии зависят от двух свойств, лежащих в основе цитоплазматических генов: а) двуродительская передача потомству аллелей от обеих родительских линий; б) предпочтительная передача потомству аллелей только от одной из родительских линий и в) быстрое превращение гетерозигот в гомозиготы, часто случающееся при соматическом расщеплении. 5). ДНК митохондрий и хлоропластов кодируют большинство если не все транспортные РНК. 6). В настоящее время доказано, что основная функция геномов органелл и их белоксинтезирующих систем состоит в построении компонентов внутренних мембран митохондрий и хлоропластов, на которых осуществляются транспорт электронов и синтез АТФ. Существуют веские доказательства, основанные на результатах митохондриальной эффективности (окислительная и фосфорилирующая активность), при сравнении цитоплазмы техасского типа кукурузы, обуславливающей развитие фертильной и стерильной пыльцы, что митохондриальные гены определяют реакцию кукурузы на инсектицид метомил, а также на токсин, образуемый грибом *B. tau-dis* [82]. 7). Взаимодействие ядра и органелл, по-видимому, является руководящим принципом в каждом случае, когда функционирует генетический аппарат органелл. Так, синтез митохондриальной внутренней мембраны, тилакоидных мембран хлоропластов, белоксинтезирующих систем органелл и даже образование рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы/оксигеназы происходит при взаимодействии двух геномов и двух белоксинтезирующих систем. 8). рРНК и тРНК митохондриальной системы трансляции кодируются в митохондриях, и возможно, что другие компоненты, хотя и кодируются в ядре, отличаются от компонентов в цитоплазматической системе трансляции. 9). Митохондрии млекопитающих имеют генетический код [3], отличающийся от других изученных митохондриальных систем [117], и различаются по декодирующему механизму. 10). Один генный интрон в митохондрии способен играть двойственную роль, будучи экзоном другого гена [23]. Имеется два варианта гена белковой части цитохрома *b* в митохондрии дрожжей: «длинный» ген, содержащий 6 экзонов (E_{1-6}), 5 интронов (I_{1-5}) и две длинные открытые рамки считывания в интронах (выводимые), непрерывные с предшествующим экзоном; и «короткий» ген, в котором не хватает первых трех интронов. Ранний шаг в процессинге первичного транскрипта длинного гена состоит в удалении I_1 , приводящем к образованию кольцевой РНК небольшого размера (10 S).

Цитоплазматические ДНК хлоропластов и митохондрий представляют собой двухнитевые ДНК (большой молекулярной массы и с характерным составом оснований), что было показано при экстракции их из выделенных и очищенных органелл. Митохондрии содержат кольцевую двойную спираль ДНК молекулярной

массой от 1×10^7 до 5×10^7 в зависимости от организма. Большой размер генома чаще встречается у грибов, простейших и высших растений. Митохондрии млекопитающих обычно имеют более мелкие ДНК молекулярной массой 1×10^7 . Таким образом, разумно допустить, что митохондриальный геном достаточно велик для того, чтобы кодировать и крупные и мелкие виды рибосомальной РНК и полипептидные компоненты ферментных систем, играющих ключевые роли в электронном транспорте при дыхании и фосфорилировании, как, например, цитохромоксидаза и комплекс F_1-F_0 в митохондриях. ДНК хлоропластные более крупные, чем известные митохондриальные ДНК. Индивидуальные хлоропласты таких водорослей, как *Chlamydomonas* и *Euglena*, содержат примерно столько же ДНК, как и бактериальный геном: молекулярная масса около $(1 \div 4) 10^9$. Если около 1500 пар оснований образуют один функциональный ген, то геном хлоропластов должен содержать около $(1,3 \div 1,5) 10^3$ генов. Принимая в расчет часто повторяющиеся гомологические звенья, расщепленные гены и регуляторные гены, можно предположить, что геном хлоропластов кодирует примерно 150—300 специфических белков молекулярной массой 50×10^3 . МтДНК и хпДНК большинства высших растений были идентифицированы при расщеплении эндонуклеазой [8, 12, 95, 179]. Результаты исследований, проведенных на кукурузе, показали заметные различия между ДНК митохондрий, выделенных из разных линий с ЦМС [34, 123], и меньшие различия в мтДНК из нормальных фертильных цитоплазм [96]. Несмотря на то что истинный характер наследования ДНК органелл при сравнении рестриктных фрагментов ДНК еще не выявлен, полученные данные позволяют предполагать материнское наследование, по крайней мере, в случае мтДНК кукурузы, но различия в хпДНК кукурузы пока еще однозначно не согласуются с однородительским типом наследования. Предстоит лучше понять значение этого явления с функциональной точки зрения и свойств этих фракций ДНК. Хотя сведения относительно митохондриальных генов высших растений все еще остаются фрагментарными, тем не менее было доказано, что из девяти белков, о которых известно, что они синтезируются в митохондриях дрожжей, шесть определяются мтДНК (см. [175]). Первые гены, выявленные в геноме дрожжей и кодирующие компоненты митохондриальной системы белкового синтеза, были обозначены, как *Syn* гены, определяющие транспортные и рибосомальные РНК митохондрий. Вторым важным классом митохондриальных генов дрожжей являются *Mit* гены, кодирующие белки, функционирующие в транспорте электронов и окислительном фосфорилировании.

10.4. Гетерозис и комплементация органелл

Участие митохондрий в гетерозисе показано при оценке дыхательных функций [отношение дыхания контроля и отношение АДФ:О (кислород) изолированных митохондрий] и повышении

активности ферментов в гибридах [164]. Имеются также данные, что митохондриальная комплементация (увеличение эффективности окислительного фосфорилирования искусственно смешанных митохондрий нескольких инбредных линий) коррелирует с гетерозисом у кукурузы на стадии проростков [104, 138]. Гетерозис хлоропластов, т. е. более высокие скорости фотосинтеза, также наблюдались на стадии проростков [160]. Термин «комплементация хлоропластов» обычно используется для обозначения более высокой активности смеси (1:1) хлоропластов, выделенных из родительских линий, по сравнению со среднеродительскими значениями. Термин «гибридный хлоропласт» используется здесь для обозначения хлоропластов, выделенных с помощью стандартного метода из гибридных проростков.

Результаты гетерозиса и комплементации по некоторым ключевым компонентам митохондриальных и хлоропластных функций для наиболее хозяйственно важных культур представлены в таблице 10.1. Наиболее сильные сорта кукурузы и сои более тесно коррелируют с активностью митохондрий, чем менее сильные сорта [62]. Корреляция между комплементацией митохондрий, гетерозисом и урожаем зерна рассматривается как указание на то, что митохондриальная активность является фактором, ограничивающим урожай, а увеличение митохондриальной эффективности — как биохимическая основа гетерозиса [103, 165]. Результаты также позволяют предполагать, что митохондриальные отношения АДФ:О прорастающей пшеницы коррелируют с метаболизмом проростков [45], что, в свою очередь, определяется метаболической активностью растения во время формирования и созревания семян. Положительная корреляция между урожаем семян и масла и митохондриальной активностью была выявлена у гвинейской масличной пальмы (*Elaeis guineensis*) [88]. Показана также зависимость между митохондриальной активностью и гетерозисом у *Asparagus* (Berville, *личное сообщение*). Установлено, что гибридные митохондрии имеют избыток липидов и фосфолипидов [168], линолевой кислоты во фракции жирных кислот [92] и более высокое содержание внутренней «связанной» воды [77]. Все это указывает на физико-биохимические изменения в метаболических системах во время проявления гетерозиса. Все эти наблюдения согласуются с мнением, что митохондрии играют существенную роль в проявлении гетерозиса. К сожалению, экспериментальные данные из некоторых лабораторий вызывают неоднозначную реакцию среди исследователей относительно практического применения исследований по комплементации — гетерозису органелл в повышении комбинационной способности по потенциальной семенной продуктивности генотипов в селекционных программах. Цобль и др. [187] не показали комплементации митохондрий у озимой пшеницы, а Эллис и др. [39] не смогли повторить результаты Мак-Даниэля [101], используя те же сорта ячменя. Дани и др. [38] отмечают невысокий эффект митохондриальной комплементации на сахарной свекле, что затрудняет вы-

10.1. Гетерозис и комплементация органелл у высших растений*

Параметры	Гетерозис и комплементация органелл	
	растение	литературный источник
<i>Митохондрии</i>		
Цитохромоксидаза	Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	[10, 100, 134, 165, 167]
Окислительное фосфорилирование (отношение АДФ:О)	Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	[45, 140, 165]
Индекс контроля дыхания	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[18, 19, 104, 138]
	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[18, 19, 105, 130]
	Ячмень (<i>Hordeum vulgare</i>)	[103]
	Соя (<i>Glycine max</i>)	[62]
	Горох (<i>Pisum sativum</i>)	[70]
	Люцерна (<i>Medicago sativa</i>)	[144]
Аденозинтрифосфатаза	Тыква (<i>Cucurbita maxima</i>)	[54]
	Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	[166]
	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[164]
	Рожь (<i>Secale cereale</i>)	178
	Хлопчатник (<i>Gossypium hirsutum</i>)	[125]
Содержание цитохромов и фосфолипидов	Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	[139, 168]
<i>Хлоропласты</i>		
Рибулозодифосфаткарбоксилаза/оксигеназа	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[73]
	Сорго (<i>Sorghum vulgare</i>)	[160]
	Ячмень (<i>Hordeum vulgare</i>)	
Фотофосфорилирование	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[17]
	Хлопчатник (<i>Gossypium hirsutum</i>)	[69]
Реакция Хилла	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[162]
	Хлопчатник (<i>Gossypium hirsutum</i>)	[126]
Содержание хлорофилла	Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	[122]
	Соя (<i>Glycine max</i>)	[170]
	Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	[47, 51]

* Комплементация митохондрий изначально определялась как повышенная эффективность окислительного фосфорилирования искусственно смешанных митохондрий определенных инбредных линий [104, 138]. Термин «комплементация хлоропластов» также используется в литературе для обозначения большей активности смеси 1:1 хлоропластов, выделенных из родительских линий, по сравнению со среднеродительской величиной. Результаты на уровне целых органелл, суборганелльном уровне и даже уровне отдельного фермента, теперь рассматриваются как примеры комплементации митохондрий и хлоропластов и очень часто связываются с явлением гетерозиса.

явление различий на уровне комплементации между генотипами и, следовательно, предсказание гетерозиса по урожайности корнеплодов. Однако недавние широкие исследования митохондриальной комплементации и урожайности зерна гибридной пшеницы дали новый подход к выявлению корреляции между гетерозисом

урожая в F_1 и митохондриальной эффективностью [10]. Уместно вновь обратиться к некоторым наблюдениям, сделанным Сэном [153] по оценке митохондриального гетерозиса и полученной *in vitro* комплементации митохондрий у пшеницы, ячменя и кукурузы. Им были получены отрицательные результаты по митохондриальному гетерозису и комплементации *in vitro*, не было также установлено корреляций между различными митохондриальными параметрами, высотой проростков и потреблением кислорода тканями проростка.

При обсуждении результатов автор, по-видимому, излишне подчеркнуто настаивает на концепции, что гибриды всех высших растений наследуют митохондрии только от матери или через цитоплазму.

Митохондрии гетерозисных гибридов не только демонстрируют превосходство в отношении активностей окисления или фосфорилирования, но также являются полиморфными или гетерогенными, что было обнаружено в опыте по разделению типов митохондрий в линейном градиенте плотности сахарозы (у кукурузы — Саркис-сян и Мак-Даниэль [137], у пшеницы — Сривастава, *неопубликованные данные*, 1972).

Обнаружение полиморфизма митохондрий в гетерозисных гибридах кукурузы и пшеницы указывает на двуродительскую передачу митохондрий, а присутствие нового, специфического гибридного типа показывает, что типы митохондрий определяются не только прямой генетической передачей.

Флавелл и Барретт [45] сформулировали гипотезу для объяснения превосходства действия митохондрий в гетерозисных гибридах, основанную на включении некоторых немитохондриальных молекул, влияющих на митохондриальную активность. Известно, например, что перемещающиеся элементы кукурузы движутся из одного сайта в другой и объединяются в некоторых сайтах с помощью механизма рекомбинации, который, по-видимому, не зависит от гомологии включенных последовательностей [169]. Активность гена сахарозосинтетазы кукурузы регулируется транспозирующим элементом, и, поскольку кДНК сахарозосинтетазы уже была клонирована, представляется возможным выделить геномную ДНК, содержащую ген сахарозосинтетазы, и определить перемещающиеся элементы, расположенные рядом с этим геном [33].

Характерным для транспозирующих элементов являются прямые повторы длиной в несколько сот пар оснований, длина и последовательность которых являются специфическими для каждой семьи элементов и которые весьма напоминают повторы бактериальных транспозонов [26]. Отсюда появляется возможность, несмотря на отсутствие прямых доказательств о родстве этих элементов, что они могут быть ответственны (например, *сoria*-подобные элементы у *Drosophila melanogaster*) за целый ряд одинаковых генетических событий (стабильных и нестабильных мутаций, делеций, инверсий и транслокаций), так же как и

бактериальные транспозоны [43]. Другая возможность состоит в том, что существует межмолекулярная гетерогенность мтДНК у высших растений. Как установили Шах и сотр. [155] (для кукурузы), а Кетье и Ведель [124] (для других высших растений), это, по-видимому, согласуется с возрастающим количеством данных о больших молекулярных массах мтДНК растений, полученных при рестрикционном анализе.

Межмолекулярная гетерогенность может быть результатом существования серии отдельных, различающихся молекул ДНК внутри митохондрии или присутствия нескольких типов митохондрий внутри клетки.

Гипотеза о том, что митохондриальный гетерозис и комплементация в гетерозисных гибридах прямо связаны с гетерогенностью генома и с адаптивными преимуществами и что они, возможно, контролируются межгеномным взаимодействием, подробно изложена в последующих разделах. Функции митохондрий являются важными не только в производстве энергии АТФ, но также в регуляции клеточного метаболизма, включая синтезы ядерной ДНК и РНК. Митохондрии путем снабжения энергией АТФ существенно влияют на транскрипцию ядерного генома [185], так же как и на решающие стадии биосинтеза хлоропласта [143] у высших растений. Кроме того, цитохромоксидаза является важнейшим дыхательным ферментом. Она обнаружена во всех аэробных организмах — от бактерии до человека — и отвечает за потребление 90 % кислорода живыми организмами. Это — мембранный белок, состоящий из многих субъединиц, три из его полипептидов кодируются мтДНК и синтезируются на митохондриальных рибосомах. Митохондриальные гетерозис и комплементация, как было показано, достоверно коррелируют с гетерозисом по урожаю у многих культур [19, 45, 100, 102, 134]. Наши оригинальные исследования по митохондриальной комплементации вместе с проведенными к настоящему времени результатами других лабораторий в силу их большого значения для семеноводства и селекции растений показывают возможность использования оценок отношений АДФ:О или активности цитохромоксидазы в качестве начального «сита» в оценке возможных генотипов родителей для гетерозисного скрещивания.

Электронно-микроскопические исследования показывают, что для гибридов характерно наличие более сильноразвитой тонкой структуры митохондрий [4] и хлоропластов [67], чем для их родителей. Увеличение в размерах ламелл и тилакоидных мембран хлоропластов гибрида прямо коррелирует с содержанием в них хлорофилла [116]. В дополнение к увеличению активности ключевых ферментов в цикле Кальвина у гибридных хлоропластов, кукурузы и сорго был показан гетерозис по содержанию хлорофилла [47, 73, 114]. Согласно данным, полученным по комплементации хлоропластов, основанным на реакции Хилла и циклическом фосфорилировании, активность хлоропластов у кукурузы возрастает от 21 до 60 % [120]. Было также обнаружено, что повышенная

активность, обусловленная комплементацией хлоропластов, тесно связана с уровнем гетерозиса по семенной продуктивности. Эти наблюдения над гетерозисом и комплементацией хлоропластов, так же как и митохондриальной комплементацией, предполагают, что гибриды способны сохранять энергию в своих органеллах.

Гетерозис и комплементация на уровне органелл в отношении ключевых связанных и растворимых ферментов, по-видимому, представляет собой распространенное явление у высших растений. Относительно этого могут возникнуть два вопроса, требующие объяснения: а) как следует интерпретировать данные по органелльной комплементации в терминах генетики? и б) каков механизм гетерозиса, обусловленного межгеномным взаимодействием? На эти вопросы нет простых ответов. Рекомбинация генов митохондрий и хлоропластов у высших растений не может быть изучена непосредственно прямым методом, поскольку отсутствуют подходящие маркеры и потому, что цитоплазматические гены в реципрокных скрещиваниях проявляют смещение в сторону материнского наследования.

С точки зрения специалиста-генетика было бы важно в первую очередь объяснить генетические законы наследования органелл, особенно в свете того факта, что у многих высших растений мужские и женские гаметы сильно различаются по размеру и содержанию ДНК органелл. В связи с высказываниями Бёрки [20], что генетика органелл является в значительной степени проблемой внутриклеточной популяционной генетики, имело бы смысл экстраполировать разработанные представления по генетике митохондрий у дрожжей [21] и генетике хлоропластов у *Chlamydomonas* [133] на рекомбинацию генов органелл и гетерозисное преимущество у высших растений.

Важно ответить на следующие вопросы, перед тем как делать какие-либо обобщения относительно органелльной комплементации и гетерозиса: 1) Соответствует ли передача генов в органеллах материнскому, однородительскому или двуродительскому наследованию? 2) Каков генетический механизм, объясняющий отсутствие геномов от одного родителя в потомстве от трех видов зигот: а) материнской зиготы (МЗ), потомство которой имеет целиком материнский генотип, б) двуродительской зиготы (ДРЗ) с потомством отцовского и материнского генотипов и в) отцовской зиготы (ОЗ) с потомством целиком отцовского генотипа? 3) Что является единицей расщепления в генетике передачи органелл.

Прямые наблюдения относительно частот генов органелл в потомстве или их молекул ДНК во время гаметогенеза, оплодотворения и клеточного деления, т. е. молекулярной цитогенетики геномов органелл, для большинства организмов отсутствуют. Также остается спорным вопрос, является ли генетическая система органелл функционально диплоидной или полиплоидной. В работе Вона и др. [177] была описана ультраструктурная модификация пластид и митохондрий во время созревания пыльцы у видов с прямым материнским наследованием. У исследованных растений

эти органеллы либо изменяются, либо разрушаются во время микроспорогенеза, элиминируя действие отцовской органелльной ДНК. Однако у некоторых видов показано двуродительское наследование признаков пластид, и, следует ожидать, что у этих видов, по-видимому, в генеративных клетках встречаются нормальные пластиды [58, 59]. Обзор механизмов наследования пластид представлен в работе Сирса [152]. Два вида, обладающие изменениями в органеллах и материнским наследованием признаков пластид, относятся к классу однодольных (*Hosta* и *Orysa*) [177]. При изучении ультраструктуры пыльцы у *Chlorophytum comosum* были обнаружены пластиды, неизменные, по-видимому, и в вегетативных, и в генеративных клетках. Эти данные по ультраструктуре согласуются с двуродительской передачей пластид в вышеупомянутом роде. Однако по сравнению с митохондриями листа митохондрии пыльцевых зерен с миелоноподобной и аномальной системой крист, по-видимому, дегенерируют. Поскольку пластиды пыльцы этого вида не дегенерируют, вполне возможно, что генетика передачи митохондрий не зависит от передачи пластид у высших растений.

10.5. Система передачи ДНК органелл

Данный раздел начинается с короткого напоминания о структуре и функции органелльной ДНК, что послужит фоном для обсуждения комплементации органелл, гетерозиса и межгеномного взаимодействия. Одна растительная клетка содержит много молекул хпДНК и (или) мтДНК. Эти органелльные геномы упакованы в одну или несколько органелл, каждая из которых может содержать много молекул ДНК. ДНК локализована в дискретных участках, называемых «нуклеоидами» по аналогии с подобными участками у прокариот [121, 182]. Каждый хлоропласт в клетках паренхимы листа *Beta vulgaris* содержит 4—18 нуклеоидов, и каждый нуклеоид имеет 4—8 молекул хпДНК [65]. Гаплоидные клетки дрожжей содержат 1—45 митохондрий на клетку с общим содержанием нуклеоидов от 10 до 32, а каждый нуклеоид по расчетам содержит 4—5 молекул мтДНК [183]. Популяция геномов органелл внутри клетки подразделяется на субпопуляции в индивидуальных органеллах и в нуклеоидах, и эти «популяции в популяциях» усложняют генетический анализ передачи органелл [184]. Хлоропластные или митохондриальные гены, видимо, присутствуют в виде многочисленных (не избыточных) копий, распределенных по некоторому числу независимых ДНКсодержащих нуклеоидов внутри органеллы, проявляя полиплоидную организацию генома. Каждый вид имеет свои собственные молекулы мтДНК и хпДНК, так что каждая молекула, видимо, несет в себе полный набор генов органелл, но представленных в многочисленных копиях в каждой клетке [83]. Органеллы, таким образом, аналогичны высокополиплоидным ядрам в организмах с гаплоид-

ным числом хромосом. Было замечено, что ДНК, содержащие нуклеоиды митохондрий крупнее и имеют тенденцию к более высокому содержанию ДНК в эмбриональных и растительных клетках, одноклеточных организмах и клетках культуры ткани [112]. Однако информация относительно генетической изменчивости как количественных, так и качественных признаков оргanelльных ДНК на органеллу и на нуклеоид на молекулярном уровне для растительных клеток еще явно недостаточна. Также крайне не хватает информации о распределении нуклеоидов и молекул ДНК митохондрий и хлоропластов во время клеточного деления.

Зиготы большинства оогамных видов, по-видимому, имеют сильное начальное смещение в пользу материнского родителя [36, 108]. Однако у *Cryptomeria japonica* показан большой перевес ОЗ, малое количество МЗ и ДРЗ и общее смещение оказывается в пользу отцовских хлоропластов [116]. У четырех основательно изученных видов (*Chlamydomonas*, дрожжи, *Petargonium* и *Oenothera*), где показана наибольшая частота ДРЗ, есть основания считать, что большинство если не все зиготы получают интактные органеллы от обоих родителей, а дегенерация целых органелл не обнаружена в зиготах ДРЗ у *Chlamydomonas* [27], *Oenothera* [108] и дрожжей [119]. Пока еще не получен ответ на некоторые вопросы относительно двуродительской передачи органелл: 1). Во всех ли случаях, где это считается общепринятым, происходит исключение ДНК отцовской органеллы (например, случаи материнского наследования) или она: а) присутствует, но в столь ничтожных количествах, что современные методы не в состоянии это уловить, или б) селективно элиминируется из зиготы? 2) Если зигота формируется с данной смесью органелльной ДНК от обоих родителей (например, одна треть от всех растений рода [78]), то сохраняется ли такая смесь в течение ее жизни или постоянная селективная элиминация с помощью ферментативной системы модификации-рестрикции, как это постулируется Сэйджером [133] в модели одnorodительского наследования для *Chlamydomonas*, является всеобщей? 3) Что определяет в гетероплазматических организмах, таких, как большинство сельскохозяйственных растений, какие именно органеллы включаются в репродуктивные клетки (половые или парасексуальные)?

В противоположность гипотезе одnorodительской передачи Сэйджера, Чанг [30, 31] отдает предпочтение двуродительской передаче хпДНК у *Chlamydomonas*, а его последние результаты [32] показывают, что до 95 % хпДНК обоих родителей деградирует в зиготе, но отцовская хпДНК деградирует быстрее. При наследовании признаков компонентов урожая и качества зерна гибридной кукурузы были выявлены заметные эффекты отцовских органелл, полученных от мужских гамет [46, 127]. Эти исследователи, однако, считают, что на экспрессию отцовских геномов органелл ДРЗ могут оказывать влияние геномы материнских органелл.

Таким образом, пока еще слишком рано делать окончательные выводы относительно разрушения отцовских или материнских органелл (или их геномов) в ДРЗ. Единицей расщепления, видимо, является группа молекул мтДНК или хпДНК, возможно, соответствующих нуклеоидам, однако нет прямых доказательств для исключения возможности того, что, по крайней мере, в некоторых организмах целая митохондрия или ее части могут действовать как единица расщепления. Рекомбинация органелльных генов широко распространена у многих организмов [13, 93, 174], а также имеет место между молекулами мтДНК внутри одной и той же митохондрии у *Rhagadesium*, где имеется слабое или отсутствует полностью слияние митохондрий [1]. Гаплоидные клетки *Chlamydomonas* имеют около 46 молекул мтДНК [129] на некоторых стадиях жизненного цикла, в упакованных мелких митохондриях, а в остальное время — в небольшом числе крупных митохондрий [118]. Гаметы этого вида имеют одну большую, а иногда от одной до четырех мелких митохондрий, преобразующихся в большое число мелких митохондрий в зиготе [55]. Эти изменения в числе митохондрий на клетку предполагают наличие у них слияния и разделения и могут быть вызваны в некоторых случаях генетической рекомбинацией. Было получено прямое доказательство формирования гетеродуплекса в мтДНК вегетативных клеток и зигот дрожжей на молекулярном уровне [154]. Родительские мтДНК различались по плотности [109, 156]. Обнаружено, что потомство молекул мтДНК имеет промежуточную с родителями плотность, что свидетельствует о формировании ДНК из фрагментов мтДНК от каждого родителя. Фонти и др. [48] при скрещивании линий дикого типа дрожжей, мтДНК которых различалась по сайтам рестрикции, обнаружили, что некоторые потомки имеют мтДНК с фрагментами рестрикции, характерными для обоих родителей; никаких новых фрагментов у каждого из родителей обнаружено не было. Это служит неопровержимым доказательством того, что исходное соотношение молекул мтДНК обоих родителей в зиготе дрожжей непосредственно влияет на образующееся соотношение митохондриальных генов в потомстве [22]; данный факт подтверждает гипотезу, что дрожжевые клетки содержат смешанную популяцию генетически функциональных молекул мтДНК.

10.6. Полиморфизм и рекомбинация органелл

Гетерозисные гибриды кукурузы [137] и пшеницы (Srivastava, *неопубликованные данные*) имеют полиморфные митохондрии. Полиморфизм хлоропластов пшеницы был выявлен также с помощью электронно-микроскопических методов [67]. Смешанные гетеропластидные клетки с нормальными и мутантными хлоропластами были обнаружены по границам зеленых и белых областей пестролистных листьев ячменя [80]. Было показано, что фотосин-

тетически продуктивные растения C_4 кукурузы, сорго, проса африканского и сахарного тростника содержат два типа хлоропластов (диморфизм хлоропластов) с различными фотохимическими функциями и структурой [161]. Значение полиморфизма органелл, или гетерогенности, в проявлении гибридной мощности и внутриклеточного гомеостаза получило объяснение в ряде работ [135, 166]. Как же может быть объяснено явление полиморфизма органелл с позиций молекулярной генетики? Генетический полиморфизм в любой форме рассматривается как адаптивное качество, обеспечивающее увеличение разнообразия генотипов, что приводит к сглаживанию условий окружающей среды. Гипотеза, рассматривающая полиморфизм органелл как результат органелльной рекомбинации между геномами органелл от отцовского и материнского источников, обусловленной двуродительской (неменделевской) передачей, очень привлекательна, но требует тщательной экспериментальной проверки. У видов растений, проявляющих преимущественно материнское или однородительское наследование органелл, нельзя не принимать во внимание точку зрения, что полиморфизм (или гетерогенность) органелл происходит в результате рекомбинации внутри органелл, т. е. между молекулами мтДНК или хпДНК внутри одной и той же митохондрии или хлоропласта соответственно без всякого физического контакта. Независимо от того, какой механизм ответствен за происхождение органелльного полиморфизма, вполне вероятно, что наблюдаемая корреляция между комплементацией и гетерозисом органелл и гибридной мощностью происходит в результате взаимодействия между полиморфными органеллами в гибриде. Недавнее исследование по распределению хпДНК в парасексуальных гибридах, как показало изучение полипептидного состава рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы (РДФК-азы), указывает, что хлоропласты из обоих родителей остаются вместе и распределяются по дочерним клеткам от двух родителей, отдавая предпочтение одному или другому типу [28, 106].

Равновесие между фотосинтезом и фотодыханием у многих видов, в том числе и у многих сельскохозяйственных растений, определяется кинетическими свойствами РДФК-азы [71]. Фотосинтез идет с участием карбоксилазы, тогда как активность оксигеназы катализирует первую реакцию фотодыхательного пути. В этих реакциях CO_2 и O_2 являются конкурирующими субстратами. Поскольку O_2 тормозит карбоксилирование, а фотодыхание окисляет восстановительный углерод до CO_2 (с неизвестной пользой для растения), предполагается, что эффективность фотосинтеза и, следовательно, увеличение продуктивности, могут быть повышены генетическими изменениями фермента, повышающими карбоксилирование или понижающими оксигенацию. Анализ РДФК-азы, выделенной из различных видов, показал значительные различия (видовая изменчивость) в ее специфичности к субстратам CO_2 и O_2 . Давление отбора, по-видимому, изменило фермент в сторону более эффективного связывания CO_2 . Недавно была

продемонстрирована экспрессия генов большой субъединицы РДФК-азы хлоропластов кукурузы и пшеницы в клетках *E. coli* [50]. Экспрессия генов хлоропластов в клетках *E. coli* как общее явление было бы выгодно по следующим причинам: 1) синтез *in vivo* антигенов, кодированных хлоропластом, в бактериальных колониях или фаговых бляшках позволил бы использовать твердофазный радиоиммунологический анализ для быстрой идентификации интересующих клонов, минуя долговременный метод *in vitro* сцепленных систем транскрипции-трансляции для идентификации клонов [25]; 2) стала бы осуществимой идентификация некоторых хлоропластовых генов комплементацией мутантов в клетках *E. coli*; 3) можно было бы осуществить *in vitro* и *in vivo* мутагенез и модификацию клонируемых генов хлоропласта, а результаты таких изменений в экспрессии гена и природе продукта могли бы контролироваться в бактериальных клетках; 4) использование *E. coli* для синтеза белков хлоропласта, представленных в растительной клетке в незначительных количествах, и для очистки субъединиц олигомерных ферментов.

Доказательство того, что уровень синтеза больших субъединиц РДФК-азы может быть увеличен при использовании фаговых промоторов, должно облегчить проверку механизма сборки голоферментов РДФК-азы и каталитической функции изолированных больших субъединиц, не денатурировавших при выделении [50].

Из-за отсутствия прямых экспериментальных доказательств нельзя исключить, что обе родительские хпДНК сохраняются в зиготах и подвержены случайному расщеплению, в точности подобному расщеплению ядерных генов. Было проведено исследование нескольких парасексуальных гибридных растений, содержащих пластиды от обоих родителей [90, 106], но они не могут быть изучены более детально из-за слабого роста или низкой жизнеспособности. Гибриды, по-видимому, получают геномы хлоропластов от обоих родителей; молекулы хпДНК от обоих родителей подвержены непрерывной деградации [32] во время созревания зиготы, хотя некоторое уменьшенное количество органелльных геномов остается и в конечном итоге гибриды, обладающие генетически компетентным пластомом в дополнение к гибридному ядерному геному, хорошо растут, успешно конкурируют и подвергаются естественному отбору. Это достаточно правдоподобно, поскольку недавно было показано, что восстановление в дыхательно-дефицитных дрожжах происходит в результате рекомбинации между разными митохондриальными геномами [15].

Клеточные линии соматического гибрида человека и грызуна были исследованы на присутствие мтДНК человека и грызуна методом разделения в градиенте плотности и гибридизации с комплементарным РНК [66]. 13 из 18 исследованных линий показали наличие ковалентносвязанных последовательностей мтДНК человека и грызуна, по всей вероятности, объединенных рекомбинацией.

10.7. Межгеномные взаимодействия: комплементация и гетерозис органелл

В обзоре работ по рекомбинации генома органелл (или внутриорганелльной рекомбинации) и полиморфизма органелл, включающего нуклеотиды или молекулы ДНК, могут быть сделаны некоторые обобщения для интерпретации явления комплементации-гетерозиса органелл. Наша гипотеза состоит в том, что некоторые ключевые части клеточного метаболизма, включая активности митохондрий и хлоропластов, координированно регулируются мультигеномами, так что улучшенная мощность, обусловленная поднятием уровня скорость ограничивающих реакций, отражается на многих биохимических системах. Она предсказывает: 1) межгеномное взаимодействие между генами ядер и органелл в гетерозисе является преобладающей темой; 2) гетерозис в большей степени связан с повышенной эффективностью митохондрий и хлоропластов; 3) гетерозис органелл — результат комплементации между полиморфными митохондриями и хлоропластами, которые передаются от двух родителей (неменделевски) в гибриды F_1 .

В защиту этой гипотезы можно сослаться на недавние эксперименты по слиянию изолированных протопластов двух сортов *Nicotiana tabacum* и регенерации растений табака из получившихся цитоплазматических гибридов (или цибридов); генетический и биохимический анализы с расщеплением эндонуклеазой показали, что мтДНК цибридов отличаются от родительских ДНК и от смеси их между собой и что новые ДНК в цибридах являются результатом рекомбинации митохондриальной ДНК [176]. Неаллельные взаимодействия (эпистаз) и взаимодействия сверхдоминирования могут рассматриваться как ситуация, при которой один ген комплементирует экспрессию другого (см. [42]). Генные локусы, эпистатические или сверхдоминирования, по-видимому, имеются в геномах ядер и органелл соответствующих особей F_1 (гетерозиготных-гетероплазменных). Возможный действенный механизм гетерозиса мог бы включать комплементацию белков или отдельных полипептидов.

Недавнее исследование Дани и Тейрера [37], направленное на выявление факторов, воздействующих на рост корня сахарной свеклы с использованием некоторых гибридных комбинаций, различающихся по гетерозису, показывает, что рост корнеплода сахарной свеклы есть результат клеточного деления и роста, происходящих одновременно. Генетические различия в росте корнеплодов были обусловлены генетическими различиями в размере клетки и (или) генетическими различиями в скорости клеточных делений. Генетические различия в скорости клеточных делений обусловлены главным образом неаддитивными генными эффектами (доминантные или эпистатические). Было обнаружено, что гетерозисные гибриды имеют большие скорости клеточных делений, чем их родительские инбредные линии. С использованием физико-биохимических показателей: отношение скорости транспорта электронов

на 1 моль хлорофилла а/б, а также методов электрофореза тилакоидных полипептидов также были выявлены генетические различия в составе и функциях тилакоидных мембран, выделенных из хлоропластов некоторых мутантных линий ячменя с сильным и слабым развитием гран [133]. Возможный механизм действия гетерозиса на уровне митохондрий и хлоропластов должен включать комплементацию белковых или полипептидных субъединиц, кодируемых генами ядра и органелл, имеющими неаддитивные генные эффекты вместо уникального ядерного генома. Образующиеся в результате межгеномного взаимодействия в органеллах гибридного организма продукты обмена, по всей вероятности, обеспечивают повышение их структурных и каталитических функций. Напротив, инбредные родители благодаря поддержанию более высокой степени однородности генома и, следовательно, меньшим возможностям для эффективного межгеномного взаимодействия лишены этих полезных физико-биохимических свойств. Подобная интерпретация гетерозиса, основанная на межгеномном взаимодействии, по-видимому, вполне удовлетворительна, так как большинство ферментных систем органелл (например, рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза в хлоропластах и комплекс аденозинтрифосфатазы и цитохромоксидазы в митохондриях) содержат полипептиды, кодируемые генами ядра и органелл, а рибосомальные белки органелл в основном являются продуктами ядерных генов. Типичная ситуация прослеживается для межгеномных взаимодействий во взаимодействии между: а) геномом и пластомом, б) геномом и хондриомом, в) пластомом и хондриомом, г) геномом, пластомом и хондриомом и д) генетически активными нуклеоидами полиморфных митохондрий и хлоропластов в клетке. Многие мультимерные ферменты мембранных систем митохондрий и хлоропластов, являющиеся продуктами эпистатических генов сверхдоминирования органелл, так же как и ядра, должны обладать превосходством при межгеномном взаимодействии. Остается рассмотреть механизм межгеномного взаимодействия (комплементация между геномами ядра и органелл): действует ли он через системы транскрипции-трансляции, систему синтеза белка или же через те и другие? По нашему мнению, активный источник межгеномного взаимодействия, определяющий активные функции органеллы, связан либо с мРНК, либо с полипептидными субъединицами, кодируемыми ядерными генами.

Увеличение гетерозиса было установлено по взаимодействию между ядерными и цитоплазматическими генами, при сравнении реципрокных скрещиваний инбредных линий кукурузы [74, 158]. Был разработан тест для однородительского материнского вклада цитоплазмы в появление гетерозиса по двум признакам у гибрида *Nicotiana tabacum* × *N. glutinosa* [91]. С помощью этого теста можно выявить любые различающиеся вклады материнского и отцовского родителей в гетерозисную продуктивность гибридов. У подсолнечника взаимодействие геном — пластом приводит к гетерозису по высоте растения, массе 1000 семян, содержанию

лузги и масла [128]. Кроме того, пластомный мутант (тип *chlorigina*) в различных генетических фонах проявлял специфическую комбинационную способность. Недавно был показан широкий ядерно-цитоплазматический полиморфизм по признаку мужской стерильности у *Origanum vulgare* [75, 76]. *N. tabacum* проявляет значительный гетерозис при росте каллуса и заложении корней в культуре ткани после слияния протопластов [72].

Детальный механизм(ы) межгеномного взаимодействия, приводящий к проявлению гетерозиса, еще не выяснен. Не менее трудно из-за недостатка экспериментальных данных выявить четкие различия между комплементацией, обусловленной гетерогенными ядрами и гомогенными элементами цитоплазмы при материнском наследовании органелл, и комплементацией, обусловленной гетерогенными ядрами и гетерогенными цитоплазматическими геномами при двуродительской передаче органелл, словно природа и научные методы препятствуют исследованию генетической структуры ядра, митохондрий и хлоропластов, особенно у сельскохозяйственных культур.

Ученые из различных лабораторий мира получают данные, подтверждающие материнское или смешанное наследование генов органелл. Материнский характер наследования цитДНК был показан у *Oenothera bacteriana* и *Oenothera odorata* [57]. Однако недавно был предложен механизм, основанный на смешанном наследовании генов хлоропластов у *Pelargonium* [172]. У *Pelargonium* высокие частоты двуродительского и отцовского потомства, так же как и материнского, не свидетельствуют в пользу существования сильного материнского смещения, такого, как это обнаружено у *Oenothera*, у которой в нормальных условиях отцовского потомства не бывает [78, 146, 147]. Результаты электронно-микроскопических исследований показывают, что в генеративных клетках и спермиях *Pelargonium* содержится много пластид [59, 98]. Маловероятно, что ни одна из них не проникает в яйцеклетку, и еще маловероятнее, что материнские пластиды не выявляются в родительской зиготе. Поэтому было бы надежнее по-прежнему придерживаться распространенного мнения [52, 59, 78, 131], что подобно *Chlamydomonas*, дрожжам, *Oenothera* и *Pelargonium* зигота сельскохозяйственных культур является смешанной клеткой, получающей цитоплазматические гены от обеих родительских гамет.

Повышенный интерес селекционеров растений в использовании молекулярной и соматической генетики, помимо традиционных методов селекции, вызван тем, что эти новые методы (например, интеграция экзогенной ДНК в клеточные геномы растения-хозяина, трансформация без интеграции с использованием ДНК растительных вирусов для переноса экзогенной ДНК в клетки хозяина, выделение генов растения или нужных последовательностей из крупных ядерных геномов и слияние соматических клеток) преодолевают ограничения в обмене генами между организмами и органеллами, что присуще традиционным методам селекции.

Новым является смешивание цитоплазмы, получаемое при слиянии протопластов. Несмотря на относительную легкость объединения двух генотипов пластид в общей цитоплазме при слиянии протопластов, трудно сохранить их вместе. Неизбежным результатом будет возможное соматическое расщепление двух видов на два соматических подвида, каждый из которых представляет только один из двух генотипов пластид в этой ткани [14, 28]. Было высказано предположение, что использование в селекции мутации *albino* может привести к однонаправленному расщеплению в случае половой несовместимости видов [89]. Благоприятные возможности для повышения цитоплазматической гетерогенности, ведущей к межгенному взаимодействию и гетерозису при слиянии протопластов, могут расширяться при использовании митохондрий, а не хлоропластов, так как митохондриальная рекомбинация в гибридах *Nicotiana tabacum* при слиянии протопластов доказана [15]. Анализ хпДНК гибридов доказывает двуродительский способ наследования и распределения пластид непосредственно на уровне ДНК [107]. Тем не менее материнские и отцовские пластиды остаются генетически неизменными в гибридах. Однако невозможно различить следы рекомбинации между молекулами материнской и отцовской ДНК, как это было описано для *Chlamydomonas* [24, 132]. Является ли рестрикционный характер хпДНК неизменным или смешанным, можно определить после образования гибрида [107]. Род *Pelargonium* обнаруживает двуродительский способ наследования хлоропластов, т. е. пластиды передаются и яйцеклетками (материнские), и спермиями пыльцевых трубок (отцовские) [59]. Благодаря таким свойствам можно проследить передачу, сортировку и распределение материнских и отцовских пластид в скрещиваниях, поскольку двуродительское наследование пластид обеспечивает благоприятные возможности для комбинирования генетически различных пластид в гибридах. Изменчивость межвидовых пластов была выявлена в роде *Nicotiana* [8, 9, 14, 49], *Zea* [34, 173] и *Oenothera* [64]. Устойчивая межвидовая гетерогенность пластома наблюдалась для австралийских видов *Nicotiana debneyi* [150, 151].

10.8. Заключение

Цитоплазматические гены митохондрий и хлоропластов находятся в особом отношении к ядру. Генетические органеллы полуавтономны, но ДНК органелл уникальны. Несколько ключевых ферментных систем органелл подобно цитохромоксидазе и аденозинтрифосфатазе митохондрий и рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазе/оксигеназе хлоропластов (называемой также белок фракции 1, представляющей собой наиболее распространенный на Земле белок) частично кодируется цитоплазматическими генами, оставаясь внутри органелл. Хлоропласты и митохондрии — основные поставщики энергии клетки, поэтому в ходе эволюции отбор с огромной силой воздействовал на геномы органелл. Все имеющие-

ся сведения о функции генома органелл в добавление к известным генам ДНК-зависимого синтеза РНК (рибосомальные и транспортные РНК) указывают на наличие трех классов генов органелл: структурные гены, кодирующие специфические компоненты мембраны; структурные гены, кодирующие молекулы с промежуточной экспрессией генов либо внутри органеллы, либо в каком-нибудь другом месте клетки. Старая пословица «Мал золотник, да дорог» соответствует описанию и значению митохондриального генома.

Гибриды обладают некоторыми физико-биохимическими свойствами: 1) ДНК гибридов обладает высокой репликативной активностью, повторами локусов РНК и повторяющимися последовательностями в геноме активных сайтов; 2) гибриды содержат больше мультимерных ферментных форм с уникальными и улучшенными функциями; 3) вновь образованная мРНК гибрида отличается по нуклеотидному составу от родителей; 4) митохондрии и хлоропласты гибридов имеют более сильно развитую ультраструктуру; 5) хлоропласты гибридов имеют превосходство в размере ламелл и структуре тилакоидной мембраны с более высоким содержанием хлорофилла. Эти результаты показывают, что гетерозис проявляется в усилении репликации ДНК, транскрипции и трансляции, появлении дополнительной генетической информации в виде повторов последовательностей ДНК благоприятной комбинации генов и в повышении эффективности ферментов и многих других регуляторных внутриклеточных элементов.

Гетерозис и комплементация в отношении активности митохондрий и хлоропластов наблюдалась у многих хозяйственно важных культур. Представлены аргументы в пользу полиморфизма органелл, способного передаваться от двух родителей (неменделевское наследование), а также его генетической связи с комплементацией и гетерозисом. К существенным компонентам гетерозиса относят и превосходство функциональных свойств митохондрий и хлоропластов, обусловленное геномной и межгеномной комплементацией. Обсуждена гипотеза определяющего механизма гетерозиса, основанная на межгеномном взаимодействии. Был выдвинут тезис, что митохондриальный гетерозис и комплементация в гетерозисных гибридах непосредственно связаны с геномной гетерогенностью и адаптивными преимуществами и регулируются межгеномным взаимодействием. Функциональный уровень гетерозиса, по-видимому, является результатом более высокой скорости клеточных делений, а не большего размера клеток за счет их растяжения. Скорость клеточных делений гибридов сахарной свеклы связана с неаддитивными (доминантными или эпистатическими) генными эффектами. И неаллельные взаимодействия, и взаимодействия сверхдоминирования могут рассматриваться как ситуация, при которой один ген влияет на экспрессию другого. Возможный механизм гетерозиса может бы включать комплементацию полипептидных субъединиц генов и ядер, и органелл, обладающих неаддитивными генными эффектами вместо уникальных

ядерных генов. В результате межгеномного взаимодействия митохондрий и хлоропластов гибридных организмов ожидается улучшение структурных, каталитических и регуляторных функций, приводящее к гетерозису и адаптивному преимуществу.

10.9. Литература

1. Adoutte A (1977) La genetique des mitochondries chez la paramesie. PhD thesis, Univ Paris-Sud, Centre-d'Orsay
2. Ali-Zade MA, Aliev RT (1980) Method of measuring the heterotic effect in first generation hybrids. Referativnyi Zhurnal 9:65—95
3. Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, Young IG (1981) Sequence and organization of the human mitochondrial genome. Nature (Lond) 290:457—465
4. Arslanova SV (1973) The effect of gamma radiation on the ultrastructure of the mitochondria in cotton varieties differing in radio-sensitivity. Uzb Biol Zhur 3:6—9
5. Ashby E (1930) Studies in the inheritance of physiological characters. I. A physiological investigations of the nature of hybrid vigour in maize. Ann Bot (Lond) 44:457—467
6. Ashby E (1932) Studies in the inheritance of physiological characters. II. Further experiments upon the basis of hybrid vigour and upon the inheritance of efficiency index and respiration rates in maize. Ann Bot (Lond) 46:1007—1032
7. Ashby E (1937) Studies in the inheritance of physiological characters. III. Hybrid vigour in tomato part I. Manifestation of hybrid vigour from germination to the onset of flowering. Ann Bot (Lond) New Ser 1:11—41
8. Atchison BA, Whitefield PR, Bottomley W (1976) Comparison of chloroplast DNAs by specific fragmentation with Eco R I endonuclease. Mol Gen Genet 148:263—269
9. Aviv D, Fluhr R, Edelman M, Galun E (1980) Progeny analysis of the interspecific hybrids: *Nicotiana tabacum* (CMS) plus *Nicotiana sylvestris* with respect to nuclear and chloroplast markers. Theor Appl Genet 56:145—150
10. Barratt DHP, Flavel RB (1977) Mitochondrial complementation and grain yield in hybrid wheat. Ann Bot (Lond) 41:1333—1343
11. Beadle GW, Coonaradt VL (1944) Heterocaryosis in *Neurospora crassa*. Genetics 24:291—308
12. Bedbrook JR, Bogorad L (1976) Endonuclease recognition sites mapped on *Zea mays* chloroplast DNA. Proc Natl Acad Sci USA 73:4309—4313
13. Belcour L, Begel O (1977) Mitochondrial genes in *Podospira anserina*: Recombination and linkage. Mol Gen Genet 153:11—21
14. Belliard G, Pelletier G, Vedel F, Quetier F (1978) Morphological characteristics and chloroplast DNA distribution in different cytoplasmic parasexual hybrids of *Nicotiana tabacum* by protoplast fusion. Mol Gen Genet 165:231—237
15. Belliard G, Vedel F, Pelletier G (1979) Mitochondrial recombination in cytoplasmic hybrids of *Nicotiana tabacum* by protoplast fusion. Nature (Lond) 281:401—403
16. Berger E (1974) Esterase of *Drosophila* II. Biochemical studies of esterases — 5 in *D. pseudoobscura*. Genetics 78:1157—1172
17. Berville A (1977) L'heterosis: approches physiologiques et perspectives. Agron Trop 32:141—147
18. Berville A, Labib A, Thiellement H, Kouame B (1976) Heterosis mitochondrial. I. Results preliminaires chez un hybride simple de mais. Ann Amel Plant 26:607—622
19. Berville A, Garnier H, Aranda G, Fetizon M, Cassini R, Poter B, Cornu A, Vuillaume E (1977) In: Interspecific hybridization in plant breeding, 8th Congr Eucarpia, pp 221—225
20. Birky CW (1978) Transmission genetics of mitochondria and chloroplast. Annu Rev Genet 12:471—512

21. Birky CW, Demko CA, Perlman PS, Strausberg R (1978) Uniparental inheritance of mitochondrial genes in yeast: Dependence on input bias of mitochondrial DNA, and preliminary investigations of the mechanisms. *Genetics* 89:615—651
22. Boker E, Kaudewitz F, Richmond V, Schweyen R, Thomas DY (1976) Experimental variation of the number of mitochondrial genome participating in mitochondrial genetics. In: Bandlow W, Schweyen RJ, Thomas DY, Wolf K, Kaudewitz F (eds) *Genetics, biogenesis and bioenergetics of mitochondria*. de Gruyter, Berlin, pp 99—115
23. Borst P, Grivell LA (1981) One gene's intron is another gene's exon. *Nature (Lond)* 289:439—440
24. Boynton JE, Gillham NW, Harris EH, Tingley SL, Winkley-Swift KV, Adams GMW (1976) Transmission, segregation and recombination of chloroplasts and mitochondria. In: Bucher T, Neupert W, Sebald W, Werner S (eds) *Genetics and biogenetics of chloroplast and mitochondria*. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam New York, pp 629—636
25. Broome S, Gilbert W (1978) Immunological screening method to detect specific translation products. *Proc Natl Acad Sci USA* 75:2746—2749
26. Calos MP, Miller JH (1980) Transposable elements. *Cell* 20:579—582
27. Cavalier-Smith T (1970) Electron microscopic evidence for chloroplast fusion in zygotes of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Nature (Lond)* 228:333—335
28. Chen K, Wildman SG, Smith HH (1977) Chloroplast DNA distribution in paraxial hybrids as shown by polypeptide composition of fraction 1 protein. *Proc Natl Acad Sci USA* 74:5109—5112
29. Cherry JH, Hagemann RH, Rutger JH, Jones JB (1960) Acid soluble nucleotides and ribonucleic acid of different corn inbreds. *Crop Sci* 2:133—136
30. Chiang KS (1968) Physiological conservation of parental cytoplasmic DNA through meiosis in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci USA* 60:194—200
31. Chiang KS (1971) Replication, transmission and recombination of cytoplasmic DNAs in *Chlamydomonas reinhardtii*. In: Boedman NK, Linnane AW, Smilie RM (eds) *Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplasts*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam New York, pp 235—249
32. Chiang KS (1976) On the search for a molecular mechanism of cytoplasmic inheritance: Past controversy, present progress and future outlook. In: Bucher T, Neuper W, Sebald W, Werner S (eds) *Genetics and biogenesis of chloroplasts and mitochondria*. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam New York, pp 305—312
33. Cocking EC, Davey MR, Pental D, Power JB (1981) Aspects of plant genetic manipulation. *Nature (Lond)* 293:265—270
34. Conde MF, Pring DR, Levings CS III (1979) Maternal inheritance of organelle DNAs in *Zea mays-Zea perennis* reciprocal crosses. *J Hered* 70:2—4
35. Crick F (1979) Split genes and RNA splicing. *Science* 204:264—271
36. David I, Blackler AW (1972) Maternal and cytoplasmic inheritance of mitochondrial DNA in *Xenopus*. *Dev Biol* 29:152—161
37. Doney DL, Theurer JC (1979) Physiological genetics of heterosis. *Annu Meet Am Soc Agron*, Fort Collins, Col, August 5—10, pp 60
38. Doney DL, Theurer JC, Wyse RE (1976) Mitochondrial complementation in sugarbeet. *Crop Sci* 12:493—494
39. Ellis JRS, Brunion CJ, Palmer JM (1973) Can mitochondrial complementation be used as a tool for breeding hybrid cereals? *Nature (Lond)* 241:45—47
40. Emerson SA (1948) Physiological basis for some suppressor mutations and possibly for one gene heterosis. *Proc Natl Acad Sci USA* 34:72—74
41. Fincham JRS (1966) Genetic complementation. Benjamin, New York, pp 143
42. Fincham JRS (1972) Heterozygous advantage as a likely general basis for enzyme polymorphisms. *Heredity* 28:387—391
43. Finnegan DJ (1981) Transposable elements and proviruses. *Nature (Lond)* 292:800—801
44. Fischer HE (1976) Heterosis. VEB Fischer, Jena, pp 163
45. Flavell RB, Barratt DHP (1977) Mitochondrial efficiency and grain yield in wheat. *Ann Bot (Lond)* 41:1323—1331

46. Fleming AA (1975) Effects of male cytoplasm on inheritance in hybrid maize. *Crop Sci* 15:570—573
47. Fleming AA, Palmer JH (1975) Variation in chlorophyll content of maize lines and hybrids. *Crop Sci* 15:617—620
48. Fonty G, Goursot R, Wilkie D, Bernardi G (1978) The mitochondrial genome of wild type yeast cells. VII. Recombination in crosses. *J Mol Biol* 119:213—235
49. Frankel R, Scowcroft WR, Whitefield PR (1979) Chloroplast DNA variation in isonuclear malesterile lines of *Nicotiana*. *Mol Gen Genet* 169:129—135
50. Gatenby AA, Castleton JA, Saul MW (1981) Expression in *E. coli* of maize and wheat chloroplast genes for large subunit of ribulose biphosphate carboxylase. *Nature (Lond)* 291:117—121
51. Giles KL (1974) Chloroplast survival and division in vitro. *Plant Cell Physiol* 15:281—285
52. Gillham NW (1978) Organelle heredity. Raven, New York, 650 pp
53. Gowen JW (1952) Heterosis. Iowa State College Press, Ames, Iowa, 552 pp
54. Grimwood BG (1972) Mitochondrial respiration, energy conservation and heterosis in *Cucurbita* and *Drosophila*. PhD thesis, Ariz State Univ, pp 110
55. Grobe B, Arnold CG (1975) Evidence of a large, ramified mitochondrion in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Protoplasma* 86:291—294
56. Grun P (1976) Cytoplasmic genetics and evolution. Columbia Univ Press, New York
57. Hachtel W (1980) Maternal inheritance of chloroplast DNA in some *Oenothera* species. *J Hered* 71:191—194
58. Hagemann R (1976) Plastid distribution and plastid competition in higher plants and the induction of plastome mutations by nitroso-urea-compounds. In: Bucher T, Neupert W, Sebald W (eds) Genetics and biogenesis of chloroplasts and mitochondria. Elsevier/North-Holland, Amsterdam New York, pp 331
59. Hagemann R (1979) Genetics and molecular biology of plastids of higher plants. *Stadler Symp* 11:91—116
60. Hagemann RH, Leng ER, Dudley JW (1967) A biochemical approach to corn breeding. *Adv Agron* 19:45—83
61. Hanson JB, Hagemann RH, Fisher ME (1960) The association of carbohydrates with the mitochondria of corn scutellum. *Agron J* 51:49—52
62. Hanson WD, Moreland DE, Shriner CR (1975) Correlation of mitochondrial activities and plant vigour with genotypic background in maize and soybeans. *Crop Sci* 15:62—66
63. Hatcher ESJ (1940) Studies in the inheritance of physiological characters V: Hybrid vigour in the tomato part III. A critical examination of the relation of embryo development to the manifestation of hybrid vigour. *Ann Bot (Lond)* 4:735—764
64. Hermann RG, Possingham JV (1980) Plastid DNA—the plastome. In: Reinert J (ed) Chloroplasts. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 45—95
65. Hermann RG, Kowallik KV, Bohnert HJ (1974) Structural and functional aspects of the plastome. *Port Acta Biol Ser A* 14:91—110
66. Horak I, Coon HG, Dawid IB (1974) Interspecific recombination of mitochondrial DNA molecules in hybrid somatic cells. *Proc Natl Acad Sci USA* 71:1828—1832
67. Hraska S (1978) The relationship between number of chloroplasts and number of lamellae in the grana of the chloroplasts of winter wheat hybrids. *Polnohospodarstvo* 24:22—27
68. Hubby J, Narise S (1967) Protein differences in *Drosophila*. III. Allelic differences and species differences in in vitro hybrid enzyme formation. *Genetics* 57:291—300
69. Imamaliev AA, Rakhmankulov SA, Azizkhodzhaev A (1975) The effect of hybridization on the structure of function of the photosynthetic apparatus in cotton. *Fiziol Rost* 22:923—928
70. Israelstam GF, Fukumoto K (1977) Activity of mitochondria isolated and purified from dwarf and tall, light grown pea seedlings. *Biol Plant* 19:53—58

71. Jordan BD, Ogren WL (1981) Species variation in the specificity of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase. *Nature (Lond)* 291:513—515
72. Keyes GJ, Deaton WR, Collings GB, Legg PD (1981) Hybrid vigour in callus tissue cultures and seedlings of *Nicotiana tabacum*. *J Hered* 72:72—78
73. Khanna R (1974) Physiological aspects of heterosis. PhD thesis, IARI, New Delhi, India
74. Khera AS, Bhalha SK (1976) Cytoplasmic effects on quantitative characters in maize. *Theor Appl Genet* 47:271—274
75. Kheyr-Pour A (1980) Nucleo-cytoplasmic polymorphism for male sterility in *Origanum vulgare*. *J Hered* 71:253—260
76. Kheyr-Pour A (1981) Wide nucleo-cytoplasmic polymorphism for male sterility in *Origanum vulgare*. *J Hered* 72:45—51
77. Khokhlova LP, Denisova GA, Suleimanov IG, Pankratova SI, Stupishina EA, Khazina RG (1975) Analysis of quantitative and qualitative studies of the state of water in the mitochondria. *Ref Zh* 12:T78
78. Kirk JTO, Tilney-Bassett RAE (1978) The plastids: Their chemistry, structure, growth and inheritance. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam New York
79. Kiesselbach TA, Weightling RM (1935) The comparative root development of selfed lines of corn and their F1 and F2 hybrids. *J Am Soc Agron* 27:538—541
80. Knoth R, Hagemann R (1977) Struktur und Funktion der genetischen Information in Plastiden. XVI. Die Feinstruktur der Plastiden und der elektronenmikroskopische Nachweis echter Mischzellen in Blättern der Plastommutationen auslösenden Genmutante Albstrians von *Hordeum vulgare*. *Biol Zent* 96:141—150
81. Koehn RK, Perez JE, Merritt RB (1971) Esterase enzyme function and genetical structure of populations of the fresh water fish *Notropis stramineus*. *Am Nat* 105:51—69
82. Koeppe DE, Cox JK, Malone JK (1979) Mitochondrial heredity: A determinant in the toxic response of maize to the insecticide methomyl. *Science* 201:1227—1229
83. Kolodner R, Tewari KK (1975) The molecular size and conformation of the chloroplast DNA from higher plants. *Biochem Biophys Acta* 402:372—390
84. Konarev VG (1973) Biochemical principles and molecular genetics in breeding plants for proteins. *Prik Bot Genet Sel Ser* 52:5—28
85. Konarev VG (1976) In: Janossy A, Lupton FGH (eds) *Heterosis in plant breeding*. Elsevier, New York, pp 81—94
86. Konarev VG, Tuterev SL (1971) In: *Biochemical and cytochemical methods of nucleic acid determination in plants*. Kolos, Moscow
87. Konarev VG, Arhmetov RR, Gilyasetdinov SY (1974) Some premises of the study of the molecular genetic nature of heterosis. *Selsk Biol* 6:653—673
88. Kouame B (1978) Bases biochimiques de l'heterosis chez le palmier a huile *Elaeis guineensis*. *Oleagineux* 33:267—275
89. Kumar A, Wilson D, Cocking EC (1981) Polypeptide composition of fraction 1 protein of the somatic hybrid between *Petunia parodii* and *Petunia parviflora*. *Biochem Genet* 19:255—261
90. Kung SD, Gray JC, Wildman SG, Carlson PS (1975) Polypeptide composition of fraction 1 protein from parental hybrid plants in the genus *Nicotiana*. *Science* 187:353—355
91. Lapushner D (1980) A test for uniparental maternal plasmatypic contributions to the heterotic expression of two traits in a *Nicotiana tabacum* × *N. glutinosa* hybrid. *J Hered* 71:433—439
92. Lahib A, Kader JC (1977) Characterization of mitochondrial fractions isolated from four genotypes of wheat coleoptiles. *Phytochemistry* 16:1481—1484
93. Lazarus CM, Turner G (1977) Extranuclear recombination in *Aspergillus nidulans*: closely linked multiple chloramphenicol and oligomycin resistance loci. *Mol Gen Genet* 156:303—311
94. Lerner IM (1959) *The genetic basis of selection*. Wiley, New York
95. Levings CS III, Pring DR (1976) Restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA from normal and Texas cytoplasmic male-sterile maize. *Science* 193:158—160

96. Levings CS III, Pring DR (1977) Diversity of mitochondrial genomes among normal cytoplasms of maize. *J Hered* 68:350—354
97. Lewis D (1954) Comparative self-incompatibility in angiosperms and fungi. *Adv Genet* 6:235—285
98. Lombardo G, Gerola FM (1968) Cytoplasmic inheritance and ultrastructure of the male generative cell in higher plants. *Planta* 82:105—110
99. Luckwill LC (1937) Studies in the inheritance of physiological characters. IV. Hybrid vigour in the tomato, part 2. Manifestation of hybrid vigour during the flowering period. *Ann B of New Ser (Lond)* 1:379—408
100. Lupton FGH (1976) Physiological basis of heterosis in wheat. In: Janossy A, Lupton FGH (eds) *Heterosis in plant breeding*. Elsevier/North-Holland Bio-medical Press, Amsterdam New York, pp 71—80
101. McDaniel RG (1971) In: Nilan RA (ed) *Barley genetics*, vol II. Washington State Univ Press, Pullman, pp 323—337
102. McDaniel RG (1972) Mitochondrial heterosis and complementation as biochemical measures of yield. *Nature New Biol* 236:190—191
103. McDaniel RG (1975) Mitochondrial efficiency in eight paired barley. *Barley Genet News Lett* 5:29—30
104. McDaniel RG, Sarkissian IV (1966) Heterosis. Complementation by mitochondria. *Science* 152:1640—1642
105. McDaniel RG, Sarkissian IV (1970) Kinetics of mitochondrial complementation. *Physiol Plant* 23:335—342
106. Melchers G, Sacristan MD, Holder AA (1978) Somatic hybrid plants of potato and tomato regenerated from fused protoplasts. *Carlsberg Res Commun* 43:203—218
107. Metzlaiff M, Borner T, Hagemann R (1981) Variations of chloroplast DNAs in the genus *Pelargonium* and their biparental inheritance. *Theor Appl Genet* 60:37—41
108. Meyer B, Stubbe W (1974) Das Zahlenverhältnis von mütterlichen und väterlichen Plastiden in den Zygoten von *Oenothera erythrosepala* Barbas (Syn. *Oe. lamarckiana*). *Ber Dtsch Bot Ges* 87:29—38
109. Michaelis G, Petrochilo E, Slonimski PP (1973) Mitochondrial genetics. III. Recombined molecules of mitochondrial DNA obtained from crosses between cytoplasmic *Pelite* mutants of *Saccharomyces cerevisiae*: Physical and genetic characterization. *Mol Gen Genet* 123:51—65
110. Milfin BJ, Hagemann RH (1966) Activity of chloroplast isolated from maize inbreds and their F_1 hybrids. *Crop Sci* 6:185—187
111. Miller S, Percy R, Berger E (1975) Polymorphism at the alpha-glycerophosphate dehydrogenase locus in *Drosophila melanogaster*. I. Properties of adult allozymes. *Biochem Genet* 13:175—188
112. Nass MMK (1976) Mitochondrial DNA. In: King RC (ed) *Handbook of genetics*, vol V, chap 17. Plenum Press, New York
113. Nielsen NC, Smilli RM, Henningsen KW, Wettstein D von (1979) Composition and function of thylakoid membranes from grana-rich and grana-deficient chloroplast mutants of barley. *Plant Physiol* 63:174—182
114. Nosberger VJ (1970) Separatabdruck aus Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung, vol IX, No 3/4, pp 235—256
115. Oakley KM, Clark-Walker GD (1978) Abnormal mitochondrial genomes in yeast restored to respiratory competence. *Genetics* 90:517—530
116. Ohba K, Iwakawa M, Okada Y, Mural M (1971) Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of Sugi, *Cryptomeria japonica*. *D Dan Silvae Genet* 20:101—107
117. Ojala D, Montoya J, Attardi G (1980) The putative mRNA for subunit II of human cytochrome oxidase starts directly at the translation initiator codon. *Nature (Lond)* 287:79—82
118. Osafune T, Mihara S, Hase E, Ohkuro I (1975) Electron microscopic studies of the vegetative cellular life cycle of *Chlamydomonas reinhardtii* in synchronous culture. III. Three dimensional structure of mitochondria in the cells at intermediate stages of the growth phase of the life cycle. *J Electron Microsc* 24:247—252
119. Osumi M, Shimoda C, Yanagishima N (1974) Mating reaction in *Saccharomy-*

- ces cerevisiae*. V. Changes in the fine structure during the mating reaction. Arch Microbiol 97:27—38
120. Ovchinnikova MF, Yakovlev A (1978) Complementation of chloroplasts and the prediction of heterosis. Selekt Semenovadst 2:77—79
 121. Pmon E, Barratt M, Routa M, Dufresne C, Mounolou JC (1978) Evidence for a mitochondrial chromosome in yeast. Chromosoma 65:383—389
 122. Planchon C (1976) Heterosis, combining ability and photosynthesis in bread wheat (*Triticum aestivum*). In: Janossy A, Lupton FGH (eds) Heterosis in plant breeding. Elsevier, New York, pp 95—104
 123. Pring DR, Levings CS III (1978). Heterogeneity of maize cytoplasmic genomes among male-sterile cytoplasms. Genetics 89:121—136
 124. Quetier F., Vedel F (1977) Heterogenous populations of mitochondrial DNA molecules in higher plants. Nature (Lond) 268:365—368
 125. Rakhmankulov SA (1975) Adenosine triphosphatase activity of the mitochondria in cotton in relation to the manifestation of heterosis. Ref Zh 3:55—118
 126. Rakhmankulov SA, Zapruder EG, Azizhodzhaev A (1976) Activity of photochemical reaction in the chloroplasts and the contents of nucleic acids in different forms of cotton. Ref Zh 6:55—300
 127. Rao AP, Fleming AA (1978) Cytoplasmic-genotype effects in the GT 112 maize inbred with four cytoplasms. Crop Sci 18:935—937
 128. Rozoriteleva EK, Beletskii YD (1979) Genome-plastome interaction in sunflower II. A mutant plastome in different genetic backgrounds and its effect on heterosis. Genetics 15:1420—1426
 129. Ryan R, Grant D, Chiang KS, Swift H (1978) Isolation and characterization of mitochondrial DNA from *Chlamydomonas reinhardtii*. Proc Natl Acad Sci USA 75:3268—3272
 130. Sage GC (1973) The expression of heterosis for yield in restored F1 hybrid wheats and its interaction with seed rate and seed size. J Agric Sci Camb 81:125—129
 131. Sager R (1972) Cytoplasmic genes and organelles. Academic Press, London New York
 132. Sager R (1976) The circular diploid model of chloroplast DNA in *Chlamydomonas*. In: Bucher T, Newpert W, Sebald W, Werner S (eds) Genetics and biogenesis of chloroplasts and mitochondria. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam New York, pp 629—636
 133. Sager R (1977) Genetic analysis of chloroplast DNA in *Chlamydomonas*. Adv Genet 19:287—340
 134. Sagi F, Barbas Z, Kertesz Z (1976) Comparative investigations of heterosis effects under laboratory and nursery conditions. In: Janossy A, Lupton FGH (eds) Heterosis in plant breeding. Elsevier, New York, pp 115—112
 135. Sarkissian IV (1972) Mitochondrial polymorphism and heterosis. Z Pflanzenzüchtung 67:53—64
 136. Sarkissian IV, Huffaker RC (1962) Depression and stimulation by chloramphenicol of development of carboxylating enzyme activity in inbred and hybrid barley. Proc Natl Acad Sci USA 48:735—743
 137. Sarkissian IV, McDaniel RG (1967) Mitochondrial polymorphism in maize. I. Putative evidence of de novo origin of hybrid-specific mitochondria. Proc Natl Acad Sci USA 52:1262—1266
 138. Sarkissian IV, Srivastava HK (1967) Mitochondrial polymorphism in maize. II. Further evidence of a correlation of mitochondrial complementation and heterosis. Genetics 57:843—850
 139. Sarkissian IV, Srivastava HK (1971) Mitochondrial polymorphism. III. Heterosis, complementation and spectral properties of purified cytochrome oxidase of wheat. Biochem Genet 5:57—63
 140. Sarkissian IV, Srivastava HK (1973) Some molecular aspects of mitochondrial complementation and heterosis. In: Srb AM (ed) Genes, enzymes, and populations. Plenum Press, New York, pp 53—60
 141. Sarkissian IV, Kessinger MA, Harris W (1964) Differential rates of development of heterotic and non-heterotic young seedlings. I. Correlation of diffe-

- rential morphological development with physiological differences in germinating seeds. *Proc Natl Acad Sci USA* 51:212—218
142. Schatz G, Mason TL (1974) The biogenesis of mitochondrial proteins. *Annu Rev Biochem* 43:51—87
 143. Schiff JA (1975) In: *Mater Resp Konf Molodyh Uchenyh Dushanbe Donish*, pp 63—91
 144. Schneiter AA, McDaniel RG, Dobrenz AK, Schornhorst MH (1976) Mitochondrial efficiency of individual alfalfa plants as related to forage yield. *Agron J* 68:511—513
 145. Schlössinger MJ, Leventhal C (1963) Hybrid protein formation of *E. coli* alkaline phosphatase leading to in vitro complementation. *J Mol Biol* 7:1—12
 146. Schotz F (1974) Untersuchungen über die Plastidkonkurrenz bei *Oenothera*. IV. Der Einfluß des Genomes auf die Durchsetzungsfähigkeit der Plastiden. *Biol Zentralbl* 93:41—64
 147. Schotz F (1975) Untersuchungen über die Plastidkonkurrenz bei *Oenothera*. V. Die Stabilität der Konkurrenzfähigkeit bei Verwendung verschiedenartiger mutierter Testplastiden. *Biol Zentralbl* 94:12—26
 148. Schwartz D (1964) A second hybrid enzyme in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* 51:602—605
 149. Schwartz D, Laughner WJ (1969) A molecular basis for heterosis. *Science* 166:626—627
 150. Scowcroft WR (1979) Nucleotide polymorphism in chloroplast DNA of *Nicotiana debneyi*. *Theor Appl Genet* 55:133—137
 151. Scowcroft WR, Larkin PJ (1981) Chloroplast DNA assortments randomly in intraspecific somatic hybrids of *Nicotiana debneyi*. *Theor Appl Genet* 60:179—184
 152. Sears BB (1980) Disappearance of heteroplasmic state for chloroplast markers in zygospores of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plasmid* 3:18—34
 153. Sen D (1981) An evaluation of mitochondrial heterosis and in vitro mitochondrial complementation in wheat, barley, and maize. *Theor Appl Genet* 59:153—160
 154. Sena E, Welch J, Fogel S (1976) Nuclear and mitochondrial DNA replication during zygote formation and maturation in yeast. *Science* 194:433—435
 155. Shah DM, Levings CS III, Hu WWL, Timothy DH (1976) *Maize Genet Coop Newsl* 50:94—95
 156. Shannon C, Rao A, Douglas S, Criddle RS (1972) Recombination in yeast mitochondrial DNA. *J Supermol Struct* 1:145—152
 157. Shull G (1952) Beginnings of the heterosis concept. In: Gowen J (ed) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, pp 15—48
 158. Singh L, Hadley HH (1972) Maternal and cytoplasmic effects on seed protein content in soybean (*Glycine max*). *Crop Sci* 12:583—585
 159. Singh R, Hubby J, Lewontin RC (1974) Molecular heterosis for heat sensitive enzyme alleles. *Proc Natl Acad Sci USA* 71:1808—1810
 160. Sinha SK, Khanna R (1975) Physiological, biochemical, and genetic basis of heterosis. *Adv Agron* 27:123—170
 161. Slack CR, Hatch MD (1967) Comparative studies on the activity of carboxylase and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem J* 103:660—665
 162. Smirnova LF, Palilova AH, Gardzievich RP, Sushkevich LV (1975) Rate of Hill's reaction in maize plants with different types of cytoplasm. *Ref Zh* 7:55—139
 163. Srb AM, Weyman LJ (1966) Intergenic and intragenic complementation at the diploid level in *Neurospora crassa*. In: Srb AM (ed) *Plant breeding symposium*. Iowa State Univ Press, Ames, Iowa, pp 372—376
 164. Srivastava HK (1972) Mitochondrial complementation and hybrid vigor. *Ind J Genet Plant Breed* 32:215—228
 165. Srivastava HK (1974) Heterosis and complementation of isolated mitochondria from several wheat varieties. *Ind J Exp Biol* 12:79—81
 166. Srivastava HK (1975) Heterosis and homeostasis in mitochondria of wheat hybrid. 2nd Int Congr SABRAO, New Delhi, Sect 12:30—39

167. Srivastava HK, Sarkissian IV (1969) Heterosis, complementation, and homeostasis in mitochondria of wheat. *Genetics* 61:557
168. Srivastava HK, Sarkissian IV (1972) Mitochondrial polymorphism. IV. Phospholipid composition of mitochondria of a wheat hybrid and its parents. *Biochem Genet* 7:347—354
169. Starlinger P (1980) A reexamination of McClintock's "Controlling Elements" in maize in view of recent advances in molecular biology. In: Leaver CJ (ed) *Genome organization and expression in plants*. Plenum Press, London, pp 537—553
170. Starnes WJ, Hadley HH (1965) Chlorophyll content of various strains of soybeans, *Glycine max*. *Crop Sci* 5:9—11
171. Steward FC, Krikorian AD (1971) *Plants, chemicals, and growth*. Academic Press, London New York
172. Tilney-Bassett RAE, Birky CW (1981) The mechanism of the mixed inheritance of chloroplast genes in *Pelargonium*. Evidence from gene frequency distribution among the progeny of crosses. *Theor Appl Genet* 60:43—53
173. Timothy DH, Levings CS III, Pring DR, Conde MF, Kermicle JL (1979) Organelle DNA variation and systematic relationships in the genus *Zea*: *Teosinte*. *Proc Natl Acad Sci USA* 76:4220—4224
174. Treat L (1978) Vegetative segregation of mitochondrial genes in yeast. *Genetics* 88:100—101
175. Tzagoloff A, Macino G (1979) Mitochondrial genes and translation products. *Annu Rev Biochem* 48:419—441
176. Vasil IK, Ahuja MR, Vasil V (1979) Plant tissue culture in genetics and plant breeding. *Adv Genet* 20:115—142
177. Vaughn KC, Debonte LR, Wilson KG, Schaeffer GW (1980) Organelle alteration as a mechanism for maternal inheritance. *Science* 208:196—198
178. Vecher AS, Kilinger YF, Reshtnikov VN (1975) Adenosine triphosphatase and pyrophosphatase activity in isolated nuclei and chloroplasts of rye seedlings differing in ploidy. *Dokl Akad Nauk USSR* 19:648—651
179. Vedel F, Quetier F, Bayen M (1976) Specific cleavage of chloroplast DNA from higher plants by Eco R I restriction endonuclease. *Nature (Lond)* 263:440—442
180. Wagner RP (1969) Genetics and phenogenetics of mitochondria. *Science* 163:1026—1031
181. Wettstein D von, Poulsen C, Holder AA (1978) Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase as a nuclear and chloroplast marker. *Theor Appl Genet* 53:193—197
182. Whiteway MS, Lee RW (1977) Chloroplasts DNA content increases with nuclear ploidy in *Chlamydomonas*. *Mol Gen Genet* 157:11—17
183. Williamson DH (1976) Packaging and recombination of mitochondrial DNA in vegetatively growing yeast cells In: Bandlov W, Schweyen RJ, Thomas DY, Wolf K, Kaudewitz F (eds) *Genetics, biogenesis, and bioenergetics of mitochondria*. De Gruyter, Berlin, pp 99—115
184. Williamson DH, Johnston LH, Richmond KMV, Game JC (1978) Mitochondrial DNA and the heritable unit of the yeast mitochondrial genome: A review. In: Bandlov W, Schweyen RJ, Wolf K, Kaudewitz F (eds) *Mitochondria 1977*. De Gruyter, Berlin
185. Wolf G, Rempan J (1977) Evidence for cytoplasmic control of gene expression in higher plants. *Nature (Lond)* 265:470—471
186. Zieslerl JF, Rivenbark WL, Hagemann RH (1963) Nitrate reductase activity, protein content, and yield of four maize hybrids at varying plant populations. *Crop Sci* 3:27—32
187. Zoble RG, Fishbeck FK, Laizko E (1972) Complementation of isolated mitochondria from several wheat varieties. *Plant Physiol* 50:790—791

Оглавление

<i>Предисловие к русскому изданию</i>	5
<i>Предисловие к английскому изданию</i>	15
Глава 1. Биометрическая генетика гетерозиса. <i>Дж. Л. Джинкс</i>	17
Глава 2. Гетерозис кукурузы: теория и практика. <i>Дж. Ф. Спрэг</i>	71
Глава 3. Гетерозис и производство гибридных семян ячменя. <i>Р. Т. Рэмейдж</i>	98
Глава 4. Гибридная пшеница. <i>П. Уилсон, К. Дж. Дрисколл</i>	127
Глава 5. Гетерозис и производство гибридных семян злаковых кормовых трав. <i>Г. Кобэйб</i>	164
Глава 6. Гетерозис овощных культур. <i>О. Х. Пирсон</i>	181
Глава 7. Гетерозис томата. <i>М. Йорданов</i>	239
Глава 8. Гетерозис и гибридные сорта лука. <i>Б. Д. Даукер, Г. Х. Гордон</i>	272
Глава 9. Гетерозис декоративных культур. <i>Р. Райманн-Филипп</i>	288
Глава 10. Гетерозис и межгеномная комплементация: митохондрия, хлоропласт и ядро. <i>Х. К. Сривастава</i>	317

ГЕТЕРОЗИС

Зав. редакцией В. Е. Машковский
Редактор Е. В. Плотникова
Художник В. М. Лукьянов
Художественный редактор С. Н. Болоболов
Технический редактор С. В. Фельдман
Корректор Т. Т. Талдыкина

ИБ № 5180

Сдано в набор 06.05.87. Подписано к печати 30.07.87. Формат 60×90¹/₁₆.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура Литературная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 22. Усл. кр.-отт. 22. Уч.-изд. л. 25,72. Изд. № 574. Тираж
2600 экз. Заказ № 359. Цена 4 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат»,
107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 6 Союзполиграфпрома при Государственном
комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
109088, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.