



УДК 631.527.56:631.342

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЦМС В СЕЛЕКЦИИ КАПУСТЫ БЕЛОКОЧАННОЙ

Бондарева Л.Л., Старцев В.И.

ГНУ Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур

Использование гетерозисного эффекта служит прогрессивным направлением селекции капусты, дающим возможность значительно повысить урожайность и улучшить хозяйственно ценные признаки в сравнении с лучшими районированными сортами. В настоящее время наиболее эффективным способом получения гибридных семян капусты является гибридизация самонесовместимых инбредных линий. На основе самонесовместимости во ВНИИССОК созданы 4-х линейные гетерозисные гибриды капусты белокочанной различного срока созревания: ультраскороспелый F1 Аврора; среднепоздний F1 Снежинка. Ведется дальнейшая селекционная работа: проведено размножение андростерильной формы с использованием методов биотехнологии, проведен поиск закрепителя стерильности и размножение отцовских форм.

В последнее время большинство селекционеров, занимающихся капустой, перешли на создание гетерозисных F1 гибридов. Гетерозис растений обеспечивает повышение урожайности и улучшение качества продукции, дает прибавку урожая (на 15-30% и более), устойчивость к болезням и вредителям, а также к неблагоприятным условиям внешней среды. Такие растения отличаются большей скороспелостью, лёжкостью, высокими вкусовыми качествами и другими хозяйственно ценными признаками.

Явление гибридной мощности растений впервые было описано в 1763 году русским учёным И. Кельрейтером, проводившим опыты по гибридизации двух видов табака. Гибридные растения быстро росли, раньше начинали цвести, имели больше цветков и были выше, чем родительские формы. Поэтому он рекомендо-

вал такой табак для использования в сельском хозяйстве и подробно описал метод получения гибридных семян. Работы по изучению гетерозисного эффекта у капусты были начаты в 20-30 годах XX века.

Существует множество гипотез, объясняющих эффект гетерозиса: гипотеза доминантности и гипотеза сверхдоминирования, гипотеза генетического баланса, гипотеза биохимического обогащения. Доктор Шахбазов В.Г. (1972) выдвинул гипотезу электронно-квантовой природы гетерозиса.

Резюмируя многочисленные гипотезы о природе гетерозиса, А.А. Жученко (2003) выделяет как наиболее существенный результат увеличение онтогенетической адаптивности гетерозигот за счёт согласованного взаимодействия всей системы генетических детерминант (ядерных и цитоплазматических) компонентов скрещи-

вания, общие и специфичные эффекты которого превышают влияние на приспособительные и хозяйственно ценные признаки каждого из них. Положительный эффект гетерозиса заключается не только в проявлении превосходства гибридов над родительскими формами, а также их лучшие возможности по сравнению с комбинационной селекцией:

- преодоление отрицательных генотипических корреляций между хозяйственно ценными признаками, а также тесно сцепленными генами, контролирующими полезные и неблагоприятные признаки;

- быстрая реализация известных и вновь обнаруженных хозяйственно ценных генетических источников (генов, блоков коадаптированных генов, цитоплазматических детерминант и пр.);

- создание гибридов F₁, соответствующих специфичным требованиям рынка по

скороспелости, морфологическим признакам товарной части урожая, качеству, в т.ч. вкусовым показателям, питательной ценности, пригодности к технологической переработке по специфике химического состава, устойчивости к определённым расам и штаммам вредных видов и т.д., за счёт использования широкого набора идентифицированных инбредных линий;

- получение гетерозисного эффекта по искомым признакам по сравнению с вероятностью получения их трансгрессивных проявлений и сочетаний при комбинационной селекции;

- обеспечение отличимости, однородности и стабильности предлагаемых к испытанию гибридов;

- прогноз характера проявления признаков в гибридах F_1 , а также применения с этой целью методов математического моделирования и средств ЭВМ.

Кроме того, при организации селекции на создание гибридов F_1 удаётся более оперативно реагировать на постоянно изменяющиеся технологии возделывания сельскохозяйственных культур.

Селекционный процесс должен постоянно совершенствоваться, становиться более быстрым и эффективным. В современных условиях, отмечал С.Г. Абугалиев (1979), при большом масштабе скрещиваний совершенно необходимо найти критерии, которые могли бы помочь селекционерам безошибочно проводить браковку гибридных комбинаций в ранних поколениях. С этой целью он рекомендовал проводить изучение гетерозиса у растений первого поколения и затем наблюдать динамику изменения изучаемых параметров в последующих поколениях. На основании проведённых исследований он сделал вывод, что показатели потомства определяются не степенью проявления гетерозиса в первом поколении, а ходом снижения показателей в третьем и последующих поколениях. Если во втором и третьем поколении показатели признаков резко падают, следовательно, гетерозис обусловлен гетерозиготностью (сверхдоминированием) и шансов отобрать из этих комбинаций ценные сорта очень мало. Если падение показателей признаков постепенное, а среди «выщепенцев» наблюдаются явные проявления трансгрессии, то такие комбинации представляют большой интерес для селекции.

Как справедливо замечают Ю.Л. Гужов и Т.Ш. Ахмедов (2003), одной из самых сложных задач для селекционера является идентификация ценных генотипов по фенотипу растений при отборе на продуктивность или другие количественные признаки. В абсолютном большинстве случаев фенотип растений по количественным признакам не отражает его генотип по этим признакам. В результате эффективность первоначального отбора элитных растений в лучшем случае достигает 0,01 %. Повышению отбора может способствовать знание закономерностей варьирования хозяйственно важных признаков при разных типах их изменчивости, позволяющее «разглядеть» за модификациями нужные генотипы.

Для решения этой задачи, Ю.Л. Гужовым и др. (2003), был предложен общедоступный и надёжный метод использования модельных популяций в комплексе с компьютерными программами, позволяющими вычленять генотипическое варьирова-

ние количественных признаков из общего фенотипического и сопоставлять уровни их генотипической и модификационной изменчивости для более объективной оценки селекционной ценности генотипов и на этой основе использовать наиболее эффективную программу отбора.

Метод модельных популяций предполагает создание искусственной популяции из смеси генотипов сортов, клонов или гибридов, чётко различимых по генетически обусловленным маркерным признакам. В обязательном порядке предусматривается параллельное выращивание растений каждого генотипа в чистом посеве, где нет межгенотипических взаимодействий растений, обычно сопровождающихся их конкуренцией.

Сейчас учёными-селекционерами многих стран создано большое количество гибридов у культур, относящихся к роду *Brassica L.*, в том числе капусты кочанной, брюссельской, кормовой, листовой, цветной и брокколи.

В настоящее время наиболее эффективным способом получения гибридных семян капусты является гибридизация самонесовместимых инбредных линий. Благодаря самонесовместимости исключается возможность образования семян вследствие самоопыления или переопыления между растениями одной линии, в результате чего образуется 100% гибридной потомство, обладающее выравненностью по большинству хозяйственно ценных признаков, что даёт возможность эффективно применять механизированную уборку урожая (Жук О.Я., 1975). Наиболее часто используемым методом создания гетерозисных гибридов у капусты является 2-х и 4-х линейная гибридизация самонесовместимых линий.

Самонесовместимость у капустных растений определяется системой с участием множественной серией s-аллелей одного локуса. Она проявляется в неспособности пыльцы прорастать на поверхности рылец цветков растений, имеющих ту же s-аллель гена несовместимости. Установлено более 30 различных аллелей несовместимости у растений, 10 s-аллелей идентифицировано у кочанной капусты. На ее основе предложены различные ге-

нетические схемы получения гибридных семян (Pearson D.H., 1932; Ito S., 1954; Haruta T., 1957; Крючков А.В., 1977). Сортовые популяции капусты представлены особями, гетерозиготными по многим аллелям несовместимости. По степени выражения этого явления s-аллели значительно отличаются друг от друга. У различных культур семейства капустные, явление самонесовместимости имеет различное по силе и частоте встречаемости проявление. Например, у капусты брокколи самонесовместимость присутствует и имеет немного s-аллелей при высокой степени инбредности. Несмотря на то, что гибриды F_1 её имеют невысокое превосходство над сортами, работа по селекции на выраженность по морфологическим признакам и скороспелости постоянно ведётся (Колесников И.М., Игнатов А.Н., Харламов Д.М., 1997).

При оценке гибридных комбинаций капусты брокколи И.М. Колесниковым и др. (1997) был сделан вывод, что гетерозисный эффект у капусты брокколи обусловлен комплексным эпистазом. Варьирование линий по ОКС обусловлено аддитивными и доминантными эффектами генов, а по СКС – комплементарным эпистазом.

На основе самонесовместимости во ВНИИССОК созданы 4-х линейные гетерозисные гибриды капусты белокочанной различного срока созревания: F_1 Аврора – ультраскороспелый, созревающий на 5-7 суток раньше стандартного сорта Июньская 3200, со средней массой кочана 1,2-1,6 кг, с хорошими вкусовыми качествами; F_1 Снежинка – среднепоздний, с компактной листовой розеткой, позволяющей производить загущенную высадку рассады по схеме 70 x 40 см, образует небольшой кочан средней массой 2,0-2,5 кг, с белой окраской мякоти. Внутренняя кочерыга кочана занимает около 1/4 части высоты. Содержание сахаров достигает 7%, что расширяет возможности использования продукции (рис. 1).

Рис. 1. Гетерозисный гибрид F_1 капусты белокочанной среднепозднего срока созревания Снежинка



Создание гетерозисных гибридов капусты на основе самонесовместимости является очень трудоемким, требующим больших экономических затрат процессом, что в конечном итоге отражается на стоимости гибридных семян, поэтому еще в 1962 году на овощной опытной станции ТСХА была начата работа со стерильными формами капусты. Первым этапом её было отыскание растений с пыльцевой стерильностью на семенниках капусты в подмосковных колхозах и совхозах. Обследовались наиболее распространённые в этой зоне сорта: Номер первый грибовский 147, Белорусская 455, Московская поздняя 15, Слава 1305, Слава грибовская 231, Амагер 611 (Аверченкова З.Г., 1968).

Среди растений сортов Номер первый грибовский 147, Белорусская 455, Московская поздняя 15 не удалось найти не одного стерильного. У сорта Слава было обнаружено несколько растений, у которых на единичных ветвях находились и стерильные, и фертильные цветки, но в целом семенники были фертильные. И лишь у сорта Амагер 611 было найдено 12 стерильных семенных растений из 10000 просмотренных. Со стерильных растений были получены семена от свободного переопыления внутри сорта. Однократный отбор повысил процент стерильных растений с 0,12 в исходном образце до 3,6 и даже до 23,8, т.е. количество стерильных растений увеличивалось в 30-200 раз. У найденных Аверченковой З.Г. (1969) стерильных растений наблюдалось 2 типа пыльцевой стерильности.

I тип – цветок имеет вид кастрированного: тычиночные нити короткие, пыльники полностью усохли, сероватого цвета, пестик нормальных размеров. Это ярко выраженный тип стерильности. Таких семенников было всего 5 (из них 1 оказался при вторичном цветении осенью фертильным).

II тип – на первый взгляд цветок внешне мало отличается от фертильного: тычинки длинные, на уровне с рыльцем, пыльники кажутся выпуклыми. Но при внимательном осмотре цветка бросается в глаза прежде всего окраска пыльника – она светло-коричневая в отличие от светло-жёлтой у фертильного цветка; также заметно, что пыльник несколько поникший. При вскрытии пыльника содержимого не обнаруживается или обнаруживается небольшое количество аморфной массы оранжевого цвета. При просмотре её под микроскопом заметны круглые или деформированные пыльцевые зёрна, в несколько раз меньше по размерам, чем нормальные. Таких семенников было тоже 5, из них 1 – с частичной стерильностью: на нескольких осях находились фертильные цветки.

На основании всего этого было сделано предположение, что у капусты имеются растения полностью стерильные Sxxxz и полустерильные SxxZz, SxxZz, как это происходит у сахарной свёклы.

Для поддержания стерильности было предложено три способа:

С помощью отбора предполагалось довести процент стерильных растений у свободно переопыляющихся семей до 95% и выше.

Найти отцовские формы, закрепляющие стерильность. Чтобы производить постоянно стерильные растения Sxxxz, нужно их опылять фертильными партнёрами типа Nxxxz. В этом случае постоянно появляются в потомстве стерильные растения.

Предполагалось найти стерильных мутантов, которые при смене условий выращивания становились бы стерильными. З.Г. Аверченкова исходила из работ Рундфельда, обнаружившего среди сорта белокачанной капусты Ditmarscher allerfrühester в полевых условиях стерильные растения, которые при цветении их в марте в теплице были фертильными. Таким образом, по её мнению, можно было бы поддерживать стерильную форму путём высадки семенников примерно в январе в теплицу для цветения. Кроме того, предполагалось использовать формы, которые при вторичном цветении фертильны. И в том, и в другом случае опыление должно было производиться с помощью пчёл. Но эти работы не нашли продолжения.

Нам удалось получить в потомстве инбредной линии андростерильное растение капусты белокачанной среднепозд-

Амагер 611, Зимовка 1474, Московская поздняя 15, Каширка 202 и др.

В камерах искусственного климата, работающих в лаборатории, в зимне-весенний период 2005-2006 гг. были проведены скрещивания, в результате которых получено 112 гибридных комбинаций с использованием стерильной формы. При проведении скрещиваний не было выявлено проблем с завязыванием семян в стручке у всех комбинаций, в среднем завязывалось от 10 до 34 семян в стручке.

В открытом грунте в полевых условиях была проведена оценка этих гибридных комбинаций по основным хозяйственно ценным признакам: выравненности по морфологическим признакам (листовой розетке, форме кочана, его величине и внутреннему строению), а также оценка на устойчивость к болезням (слизистому и сосудистому бактериозам, фузариозному увяданию и фомозу).

Рис. 2. Гибридная комбинация капусты белокачанной среднепозднего срока созревания на основе ЦМС (линия В выделена из I₅ сорта Парус)



него срока созревания. Цветок у этого растения отличался от фертильного и имел короткие тычиночные нити, пыльники сухие серовато-желтого цвета, пестик нормального размера. С помощью клонального микроразмножения в лаборатории биотехнологии ВНИССОК на следующий год были размножены растения этой стерильной формы.

Была разработана схема получения А, В и С линии. В качестве опылителя для этой стерильной формы в работу были включены созданные ранее самосовместимые линии капусты белокачанной различных поколений инбридинга, полученные из сортов селекции ВНИССОК: Слава 1305, Июньская 3200, Номер первый грибовский 147, Белорусская 455,

На следующем этапе работы было проведено размножение исходной стерильной формы с использованием методов биотехнологии, проведен поиск закрепителя стерильности и размножение отцовских форм, т.е. самосовместимые линии, с помощью которых был получен высокий гетерозисный эффект.

Было установлено, что во всех гибридных комбинациях наследование формы кочана происходило по отцовской линии. Поэтому удалось быстро, с помощью насыщающих скрещиваний, получить линии – стерильные аналоги трех групп спелости: ранней, средней и поздней, которые в изученных комбинациях скрещиваний давали высокий гетерозисный эффект при 100% гибридности (табл.1).

1. Основные хозяйственные ценные признаки перспективных гибридов F₁ капусты белокочанной, 2007 год

№ образца	Листовая розетка		Лист			Кочан			Длина кочерыги	
	длина, см	высота, см	количество, см	длина, см	ширина, см	диаметр, см	высота, см	масса, кг	наружной, см	внутренней, см
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Зимовка 1474										
403	63,3	27,7	13	32,3	33,3	20,3	17,5	3,34	18,3	8,6
404	62,7	29,2	12	35,3	31,7	19,3	19,5	3,23	16,6	6,2
465	70,3	28,1	14	37,3	28,8	20,5	18,9	3,18	17,7	9,8
501	67,2	22,4	15	39,3	33,0	19,9	18,0	3,28	23,6	9,2
527	69,3	21,3	16	42,0	31,3	20,7	18,3	3,57	21,7	8,3
459	70,9	29,4	17	36,2	29,3	21,3	19,4	3,23	18,0	9,5
526	70,8	24,9	10	37,4	33,4	21,5	17,7	3,82	19,9	8,9
579	63,3	27,3	15	35,4	30,0	19,2	16,8	3,07	18,3	6,5
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Московская поздняя 15 и Каширка 202										
390	72,3	32,0	18	35,7	31,3	21,8	21,3	4,53	18,6	10,5
453	74,0	32,7	14	30,3	41,0	23,3	22,8	4,83	23,7	6,0
507	71,0	31,6	16	38,4	31,3	25,0	20,6	5,00	20,0	11,7
349	86,0	32,2	17	34,7	34,6	19,0	21,5	4,06	18,5	5,5
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Подарок 2500										
509	66,6	29,0	13	35,7	32,6	20,6	17,7	3,31	22,9	8,3
449	66,5	27,8	13	34,0	32,0	20,2	16,0	3,35	22,0	8,5
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Амагер 611										
505	64,4	24,4	17	35,2	31,0	19,7	17,8	2,88	17,0	7,0
523	71,0	22,0	19	36,0	31,7	23,0	19,0	3,83	17,5	8,0
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Парус										
455	78,0	25,3	20	44,0	41,0	23,2	18,5	3,81	23,0	9,0
583	73,2	26,1	14	38,0	40,2	20,7	20,3	4,03	17,8	7,4
Гибриды, полученные с использованием линий из сорта Белорусская 455										
457	69,4	22,6	16	40,9	33,2	21,5	17,2	3,28	24,2	9,9
398	63,3	27,3	17	35,3	27,6	17,7	18,2	2,67	18,0	8,7
506	74,0	23,1	15	40,5	35,6	22,1	18,3	3,45	20,4	6,7
Гибриды, полученные с использованием линий из иностранных сортообразцов										
576	72,7	29,8	15	34,3	28,7	21,8	17,8	3,74	14,5	9,6
514	75,0	27,0	14	33,7	29,7	20,2	16,7	3,16	11,2	9,7
510	70,0	31,7	17	34,7	32,0	24,7	20,8	3,97	14,3	9,5
513	70,7	24,5	13	38,0	36,0	22,8	16,8	3,58	8,3	8,5
511	75,3	30,8	15	42,3	40,0	20,2	21,7	3,76	11,3	7,8
545	72,3	27,3	14	35,7	33,0	20,8	18,2	3,73	13,0	8,2

Выводы

Созданные гетерозисные гибриды капусты белокочанной различных групп спелости, Аврора (скороспелый) и Снежинка (среднепоздний), полученные на основе самонесовместимости по 4-х линейной схеме, отличаются высокой урожайностью, выравненностью, улучшенными вкусовыми качествами, но требуют высоких затрат на воспроизводство родительских линий. Способ получения гетерозисных гибридов на основе ЦМС позволяет значительно ускорить селекционный процесс, упростить поддержание родительских линий, сделать семеноводство гетерозисных гибридов более эффективным.

Литература

1. Аверченкова З.Г. К методике выделения стерильных форм у белокочанной капусты // В кн. Гетерозис в овощеводстве, Изд. «Колос», Л., 1968 – С. 293-296
2. Колесников И.М., Игнатов А.Н., Харламов Д.М. Состояние и перспективы гетерозисной селекции брокколи. // Материалы II – го Междунар. симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». - Пушино, 1997. - Т.IV - С.320-322
3. Крючков А.В. Схема выведения четырехлинейных гибридов капусты на основе самонесовместимости // Изв. ТСХА, 1977, вып. 1. – С.124-131.
4. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Самара, 2003, С.260
5. Pearson O.H. Incompatibility in broccoli and production of seed under cages. 1932. P. 468-472.
6. Ito S. On a breeding system in cruciferous vegetables // Res. Bull. No. Takii Plant Breeding and Experiment station, Japan. 1954. P. 56.
7. Haruta T. Breeding of vegetables and flowers. In Sheibunto Shinokoshia, Tokyo. 1957. P. 424-425.