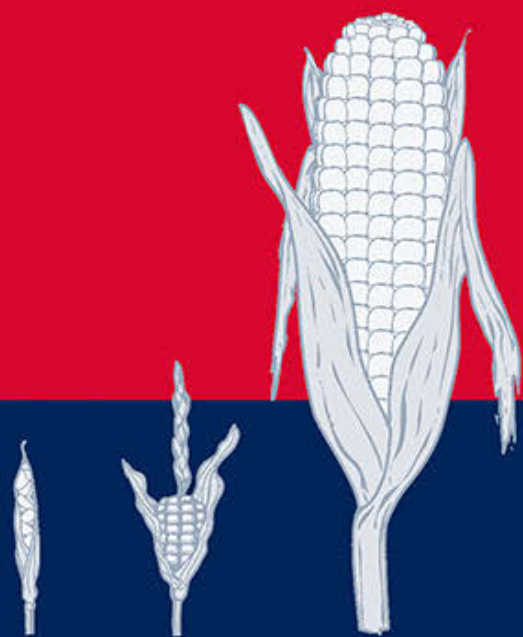


Хайко Беккер

Селекция растений



КМК

УДК 631.52(075.8)

ББК 41.3я73-1

Б42

Беккер Х. Селекция растений. Пер. с нем. д.с.-х.н., проф. В.И. Леунова. Под ред. В.И. Леунова и к.с.-х.н. Г.Ф. Монахоса. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 425 с., 3 цв. вкл.

Классический учебник по селекции растений (первое немецкое издание в 1993 г.). Автор — университетский преподаватель, одновременно ведущий полевые работы и создающий новые сорта растений. В двадцати главах книги охвачены практически все методы классической селекции и самые современные подходы с использованием молекулярной генетики, физиологии, биохимии и биотехнологии, включающие создание удвоенных гаплоидов и трансгеноз. Обсуждаются цели селекции растений, организация и апробация сортов, урожайность как одна из целей селекции, требования к качеству растительной продукции, понятия устойчивости и толерантности растений, селекционного успеха, феномен гетерозиса, четыре основных метода селекции — клоновая, линейная, гибридная и популяционная. Дан обзор популяционной и количественной генетики, использования и поддержания генетических ресурсов, мутационной генетики и геномной инженерии. Учебник богато иллюстрирован, а все основные селекционные мероприятия сопровождаются экономическим анализом. В «Дополнении» дан перечень основных сельскохозяйственных культур с указанием их происхождения и эволюции, значения, основных целей и методов селекции. Издание снабжено предметным указателем.

Книга адресована селекционерам, растениеводам, агрономам, преподавателям и студентам сельскохозяйственных вузов.

© 2011 by Eugen Ulmer KG, Stuttgart,
Germany

© 2015, Товарищество научных изданий
КМК, издание на русском языке

ISBN 978-5-9906564-8-2

Содержание

Предисловия к немецким изданиям	5
Предисловия к русскому изданию	7
1. Цели селекции растений	9
1.1. Эволюция и селекция растений	9
1.2. Селекция растений сегодня: общественные условия	18
1.3. Селекция растений и продовольственная безопасность	21
1.4. Растения в качестве возобновляемых источников сырья и энергии	23
1.5. Селекция растений и биологическое разнообразие	27
1.6. Задачи и структура этой книги	30
2. Сортоведение	34
2.1. Организация селекции и размножения семян	35
2.2. Защита сортов	38
2.3. Допуск сортов	42
2.4. Апробация сортовых посевов	46
2.5. Семена как средство производства	48
2.6. Правила репродукционного размножения	49
3. Урожай	54
3.1. Урожайность, как селекционная цель	54
3.2. Оценка урожая в полевых испытаниях	59
3.3. Селекция растений и физиологические основы урожая	62
4. Качество	76
4.1. Требования к качеству растительной продукции	76
4.2. Три примера: рапс, пшеница, картофель	80
4.3. Возможности и границы селекции на качество	90
5. Устойчивость и толерантность	97
5.1. Устойчивость против болезней и вредителей	97
5.2. Стратегии селекции на устойчивость	103
5.3. Толерантность против абиотических стрессов	113
6. Популяционная генетика	121
6.1. Некоторые основные понятия	121
6.2. Свободное опыление и инцухт	125
6.3. Отбор и мутации	131
7. Количественная генетика	138
7.1. Количественная изменчивость	138
7.2. Наследуемость	145
7.3. Взаимодействие генотип–среда	147
7.4. Анализ генетической ценности	153
7.5. Идентификация отдельного гена (QTL-анализ)	156

8. Селекционный успех — результативность отбора	168
8.1. Факторы селекционного успеха	168
8.2. Прямой и непрямой селекционный успех	175
8.3. Селекция на несколько признаков	180
8.4. Выбор среды в качестве фактора селекции	183
9. Гетерозис и инцухт депрессия	191
9.1. Феномен гетерозиса	192
9.2. Генетическая основа гетерозиса	195
9.3. Селекционные последствия	200
10. Генетические ресурсы	204
10.1. Использование генетических ресурсов	204
10.2. Поддержание генетических ресурсов	212
11. Скрещивание, возвратное скрещивание, слияние протопластов	221
11.1. Генетический рекомбиногенез	221
11.2. Возвратное скрещивание	225
11.3. Слияние протопластов	231
12. Индуцирование мутаций и полиплодия	236
12.1. Генные мутации	236
12.2. Хромосомные мутации	241
12.3. Геномные мутации	243
13. Генная инженерия	253
13.1. Обзор (1973–2009)	253
13.2. Методы	256
13.3. Возможности применения	263
13.4. Опасности	274
13.5. Законодательные условия использования	281
13.6. Перспективы	284
14. Четыре селекционных категории	290
15. Клоновая селекция	294
15.1. Селекционная схема	294
15.2. Поддерживающая селекция	297
15.3. Следующие вопросы клоновой селекции	298
16. Линейная селекция	305
16.1. Две классические селекционные схемы	305
16.2. Некоторые модификации	308
16.3. Оценка методов	312
16.4. Поддерживающая селекция	316
16.5. Рекуррентная селекция у самоопылителей	317
17. Гибридная селекция	321
17.1. Механизм создания гибридов	321
17.2. Гибридная селекция у самоопылителей	327
17.3. Гибридная селекция у перекрёстников	333
17.4. Производство семян и поддерживающая селекция	342
18. Популяционная селекция	348
18.1. Массовый отбор	348

18.2. Метод половинок	350
18.3. Синтетические сорта	351
18.4. Оценка методов	357
18.5. Поддерживающая селекция	358
18.6. Рекуррентная селекция у перекрестноопыляемых растений ..	359
19. Сравнение селекционных категорий	365
19.1. Фазы селекции	365
19.2. Выбор между различными типами сортов	369
19.3. Селекция видов со смешанным опылением	373
20. Обзор	376
20.1. Новая селекционная концепция "Omics" — «-омики»	376
20.2. Новые приемы анализа "high-throughput" — «высокопроизводительный скрининг»	384
20.3. Новые вызовы: изменчивость климата и мировая проблема питания	387
20.4. Видение будущего	390
Дополнение: ключевые слова для частной селекции растений	394
Список литературы	419
Предметный указатель	422

1. Цели селекции растений

- 1.1. Эволюция и селекция растений
- 1.2. Селекция растений сегодня: общественные условия
- 1.3. Селекция растений и продовольственная безопасность
- 1.4. Растения в качестве возобновляемых источников сырья и энергии
- 1.5. Селекция растений и биологическое разнообразие
- 1.6. Задачи и структура этой книги

*«Для чего вы работаете?
Я считаю, что единственная цель науки состоит в том, чтобы облегчить изнурительность человеческого существования»*

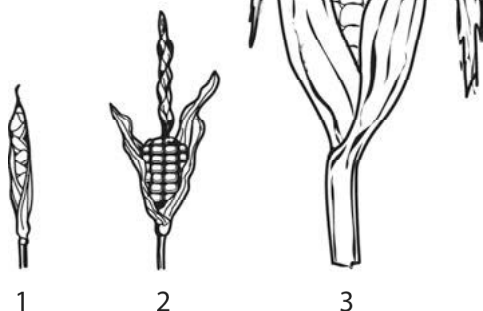
Бертольд Брехт
(1898–1956)
немецкий драматург
(«Жизнь Галилея»).

Цель селекции растений — так генетически изменять растения, чтобы они лучше соответствовали потребностям людей. Селекция появилась одновременно с сельским хозяйством, и их цели тесно связаны с общими целями выращивания культурных растений. В этой вводной главе будет дан, во-первых, краткий обзор истории селекции растений и развития методов селекции. Затем представлено влияние общественных и сельскохозяйственных условий на селекцию растений. Приведен обзор значения селекции растений для продовольственной безопасности и производства энергии и сырья. Показана взаимосвязь между селекцией растений и биоразнообразием, и в заключение, содержание этой книги.

1.1. Эволюция и селекция растений

Селекция растений — это не современное изобретение, она появилась в то же время, что и сельское хозяйство. Питание современного человечества было бы невозможно без использования культурных растений, которые возникли бла-

Рис. 1.1.
Початки дикого
злака теосинте
(1), одной из
старейших
культивируемых
форм кукурузы
(2), и сегодняшне-
го сорта
кукурузы (3)
(по Galinat 1988)



пример: из
теосинте —
кукуруза

годаря отбору человеком в прошлые столетия и тысячелетия.

Простым и показательным примером эволюции культурных растений является кукуруза (маис). На рисунке 1.1 показан початок дикого злака **теосинте** (Эвхлена мексиканская), старейшего початка кукурузы из пещеры около Нью-Мексико (возраст около 6000 лет) и початок современного сорта кукурузы. Древнейшее культурное растение — кукуруза — возникло благодаря отбору из **теосинте**; при скрещивании современных сортов кукурузы с **теосинте** можно получать фертильное потомство.

Превращение дикого растения **теосинте** в одну из главнейших сельскохозяйственных культур произошло не в результате современной научной

селекции растений, а в результате тысячелетнего отбора индейцами Центральной Америки. Первые початки кукурузы, привезенные Колумбом в Европу, уже были примерно такого же размера, как у наших современных сортов. Хотя с тех пор площади и урожаи кукурузы многократно увеличились, этот «большой скачок» от дикого вида к культурному произошёл как почти и у всех других растений, еще до начала влияния наших современных научных знаний на сельское хозяйство. Создание культурных растений является одним из наиболее важных достижений в истории человечества.

Характерные признаки культурных растений

Естественная эволюция диких видов в культурные привела к тому, что их потомки широко распространились. В интересах же человека было не распространение, а сбор семян для использования в пищу и других целей. Наиболее характерным признаком культурных растений является то, что у них ограничивается естественное распространение семян. Так, бобы у культурных гороха и бобов при созревании закрыты, тогда как у их диких предков раскрываются. У наших зерновых культур колос при созревании остается прикрепленным к стеблю, в то время как у диких злаков стержень колоса становится хрупким, и зрелый колос раз-

нераскрываю-
щиеся бобы

валивается. Особенно заметно это у кукурузы, которая стала полностью зависимым от человека «домашним» растением, и почти потеряла способность к естественному распространению. У созревшей кукурузы зерна плотно сидят в початке, и если бы их не собрали, то в какой-то момент они бы упали с растения в землю, на место, где находилось родительское растение.

колосья без
ломкости стержня

У кукурузы, зерновых и бобовых хорошо известен также второй признак окультуривания: как правило, семена и плоды намного крупнее, чем у диких родственников. Это также произошло в результате тысячелетнего отбора и еще до начала современной селекции растений.

размер семян

Третий типичный признак культурных растений не так очевиден, как предыдущие признаки. Семена очень многих диких растений имеют период покоя (физиологический покой), они не прорастают сразу после уборки, а часто очень медленно и в течение нескольких лет, чтобы уйти от некоторых неблагоприятных факторов, например, от засушливых периодов. В процессе окультуривания растений напротив, производился отбор тех, которые после посева быстро и равномерно прорастали, и не имели периода покоя.

отсутствие
физиологического
покоя

Кроме того, культурные растения отличаются от своих диких предков часто тем, что они не содержат горьких веществ, которые являлись естественной защитой от вредителей. Лучшим примером этому является картофель, он имеет около 160 дикорастущих видов, клубни которых содержат алкалоиды. Клубни дикого картофеля горьки и кроме этого ядовиты. Более 4000 лет тому назад индейцы на высокогорьях Перу обнаружили спонтанно появившиеся мутанты, которые оказались безалкалоидными, и от которых произошли наши современные сорта картофеля.

отсутствие
горьких веществ

Родина культурных растений

Происхождение культурных растений привязано к различным частям света. Это связано с тем, что сельское хозяйство независимо друг от друга возникало в нескольких местах. Старейший центр земледелия расположен в «плодородном полумесяце», который протянулся от сегодняшней Палестины и далее дугой через Израиль, Иорданию, Сирию, восточную Турцию, Иран, Ирак и до Персидского залива. Там около 10000 лет тому назад возделывались виды пшеницы, ячменя, гороха и чечевицы, тысячелетия спустя они проникли оттуда в Центральную Европу. Другие центры земледелия расположены в Восточной Азии, Экватори-

«Плодородный
полумесяц»

альной Африке и Центральной Америке. Эти старейшие земледельческие центры привязаны к главным культурам, характерным для каждого центра, при этом, как правило, крахмалоносные сорта (зерновые) в каждом центре дополнялись белковыми (бобовые). Связь пшеница/ячмень и горох/чечевица возникла на Ближнем Востоке, в Азии это рис и соя, в Африке просо с вигной и в Америке кукуруза с различными видами фасоли.

О зарождении сельского хозяйства не имеется никаких письменных свидетельств и в связи с этим существуют различные теории. Кажется убедительным, что возделывание растений началось в результате разделения труда. Еще до того как люди стали оседлыми, заложили сады и вспахали поля, приручили скот, женщины уже начали собирать семена, плоды и корни съедобных растений, в то время как мужчины ходили на охоту. Вероятнее всего именно женщины начали возделывать растения поблизости от жилища и вести постоянный отбор.

передвижения
народов и обмен
семенами

В истории человечества происходили большие перемещения народов, связанные со сменой территорий, при этом люди брали с собой семена важнейших пищевых растений. Позже, во время захватнических войн или путешествий они охотно собирали экзотические растения. Таким образом, пшеница, ячмень, овёс, чечевица, горох, бобы и лён уже тысячи лет назад проникли с Ближнего Востока в Центральную Европу, а конопля, соответственно, из Китая.

«Родина»
культурных
растений

Уже в историческое время кукуруза и картофель были завезены из Центральной и Южной Америки в Европу, а подсолнечник — из Северной Америки. И наоборот пшеница распространилась из Европы в Африку и Америку, а соя из Азии — в Америку, земляной орех (арахис) из Америки в Африку, а сахарный тростник — из Азии через Европу в Америку. Поэтому понятие «местный» является сомнительным, в сущности, культурные растения не имеют родины. Мало того важнейшие из них являются космополитами, которые «путешествуют» по всему миру и возделываются повсеместно, там, где они могут удовлетворять потребности «местного» населения.

Начало современной селекции растений

В XIX веке началась новая эпоха в истории селекции растений в Европе. В то время как для значительной части крестьян отбор и производство семян были обыденным делом, некоторые из них стали больше внимания уделять селекции.

Производство и продажа семян стали для некоторых крупных производителей важной отраслью, и они всё больше «превращались» в селекционеров – семеноводов – предпринимателей. Некоторые из этих предприятий существуют до сего времени, как небольшие семейные предприятия.

→ Глава 8.
Селекционный
отбор

До конца XIX века селекция была основана почти исключительно на опыте и знаниях селекционеров. К началу XX века возникла генетика как новая наука, которая с самого начала занималась селекционными вопросами. Это привело к лучшему пониманию селекционных методов и к более эффективному планированию селекционных программ.

Основные принципы современных селекционных методов не изменились с XIX столетия. Исключением является селекция гибридов, которая добилась определенных результатов в течение XX века по многим важным культурам. Для того, чтобы заниматься селекцией гибридов, требуются основательные знания в области генетики, так как здесь используют генетические феномены гетерозиса и инцухт-депрессии.

→ Глава 9:
Гетерозис и
инцухт-депрессия

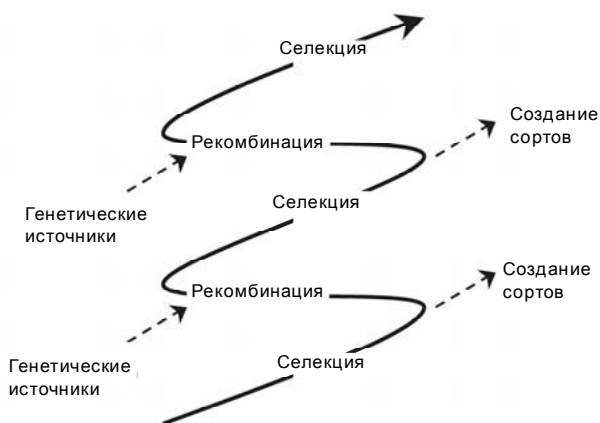
Основа всех селекционных методов: рекуррентная, или возвратная селекция

В основе всех селекционных методов лежит рекуррентная, или повторяющаяся селекция (англ. *recurrent selection*): каждая селекционная схема приводит к созданию нового сорта, который, как правило, достаточно однороден, и почти не содержит генетическую изменчивость, а потому для создания следующего сорта селекционером должна задаваться опять новая изменчивость. Селекция, таким образом, в известной степени вынуждена постоянно колебаться между ограничением изменчивости признаков и созданием новой изменчивости.

Общая схема рекуррентной селекции изображена на рисунке 1.2. Селекционный материал при этом постепенно улучшается. Из генетически разнородной исходной популяции отбираются лучшие генотипы. Они служат основой и приводят к созданию новых сортов, но одновременно эти генотипы рекомбинируются благодаря скрещиваниям, чтобы создать новую изменчивость. В этой улучшенной популяции снова отбираются лучшие генотипы и по окончании вновь рекомбинируются. Благодаря использованию генетических источников постоянно вводятся новые изменения в эти системы, так как иначе раньше, или позже существующее генетическое изменение было бы исчерпано.

повторяющиеся
циклы селекции
(отбора) и
рекомбиногенеза

Рис.1.2.
Общая схема
рекуррентной
селекции



Схема, представленная на рисунке 1.2, очень общая и очень абстрактная. Ее конкретное воплощение во многом зависит от естественной системы опыления вида, которая является определяющей для популяционной структуры сорта. В зависимости от системы опыления произошли различные селекционные категории с различными селекционными методами.

→ Глава 6.
Популяционная
генетика

→ Глава 14.
Четыре селекцион-
ных категории

→ Глава 15.
Клоновая селекция

→ Глава 16.
Линейная селекция

→ Глава 18.
Популяционная
селекция

→ Глава 16.
Гибридная селекция

→ Глава 19.
Сравнение
селекционных
категорий

У некоторых видов, например у картофеля, размножение происходит не семенами, а вегетативным способом (**вегетативное размножение**). Таким способом создаются сорта, у которых растения генетически идентичны, то есть являются клонами.

У видов, семена которых образуются в результате **самоопыления**, селекционеры создают линейные сорта, а при **перекрестном опылении**, сорта-популяции. В особой ситуации находятся гибридные сорта, которые создаются путем **целевой комбинации** двух родительских компонентов.

Сравнение достоинств и недостатков гибридных сортов очень интересно, так как у некоторых важных культур, таких как рапс или рожь в настоящее время на рынке помимо гибридных сортов представлены также другие типы сортов.

Развитие способов (методов) селекции

Если селекция растений и сельское хозяйство примерно одного возраста, то используемые ими приемы (методы) работы во времени сильно менялись. Простейший и прошедший через тысячелетия селекционный прием — это отбор спонтанно появлявшихся изменений. Около 1800 г., то

есть до проведения знаменитых опытов Менделя, у гороха или картофеля, например, проводили искусственные скрещивания, чтобы получать новые изменения.

В противоположность использованию спонтанной (случайной) изменчивости, при скрещиваниях предполагалось наличие специальных приемов (методов) скрещивания, а также целевого планирования в рамках селекционной программы. В XX веке появились возможности использовать облучение, или другие химические обработки для вызывания искусственных мутаций.

Приблизительно около 30 лет тому назад стало возможным изолировать отдельные гены и переносить их в иные, достаточно удаленные в эволюционном смысле, организмы. Такая «генная инженерия» привела к тому, что у селекции растений появились очень широкие возможности. Прошрое развитие селекционных приемов и методов представлено в таблице 1.1. О будущем же селекции растений будет сказано в конце этой книги.

Табл. 1.1. Источники генетических изменений в селекции растений

Приёмы (методы)	Время использования
Отбор спонтанных изменений	Не менее 10000 лет
Целевые скрещивания	Примерно с 1800 г.
Искусственное мутационное индуцирование	С 1927 г.
Перенос изолированных генов	С 1983 г.

→ Глава 11.
Скрещивания

→ Глава 12.
Индукцирование мутаций

→ Глава 13.
Генная инженерия

→ Глава 20.
Будущее селекции

Исторические достижения селекции растений

Увеличение урожаев в сельском хозяйстве основано на прогрессе в технике возделывания, интенсификации защиты растений и применении минеральных удобрений, а также благодаря генетически улучшенным сортам. Вклад селекции растений в увеличение урожаев может определяться двумя различными путями, которые представлены на примере ярового ячменя Австрии. В первом случае семена старых сортов, которые частично ещё возделывались и могли сравниваться, одновременно выращиваясь, с современными сортами.

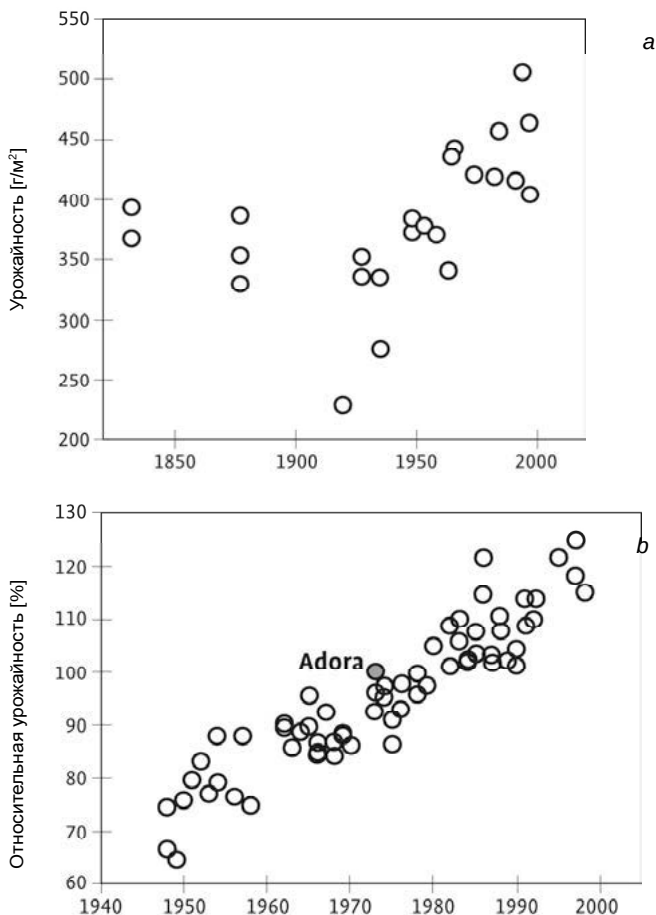
сравнение старых
и новых сортов

Сравнение 24 сортов с 1831 по 1996 г. представлено на рисунке 1.3 (а). Если до начала XX века почти не заметен селекционный прогресс, то у селекционных сортов показан постоянный растущий урожайный потенциал. Вторая возможность селекционного прогресса представлена на рисунке 1.3 (б). Здесь показаны урожаи всех новых сортов в официальных опытах за каждый год с 1948 по 1998 г. При этом урожаи в опытах сравнивались с стандартным сортом.

увеличение
урожаев при
проверке новых
сортов

У приведенных здесь за 50 лет данных, урожаи увеличились на 50%, то есть ежегодный рост был на 1%. Другие

Рис. 1.3.
 Генетически
 обусловленный
 рост урожая
 ярового Ячменя в
 Австрии
 (Grausgruber at al.
 2002): а) сравни-
 тельное возделы-
 вание старых и
 новых сортов; б)
 средние урожаи в
 официальных
 опытах, сравне-
 ние новых сортов
 относительно
 стандартного
 сорта (Adora=100)



исследования показали, что селекционный вклад в увеличение урожая в Центральной Европе в зависимости от культуры, ежегодно составлял 1–2%.

Сахарная свёкла

→ Вставка 1.1.
 Сахарная свёкла

В качестве примера культурного растения на вставке 1.1 показана эволюция сахарной свёклы. Она является самым молодым нашим культурным растением, и поэтому история её происхождения известна.

Толчком для селекции и возделывания сахарной свёклы был возникший недостаток сахарного тростника в XVIII веке. До конца XX столетия и сахарный тростник и сахарная свёкла имели в мировом сельском хозяйстве равные позиции, но затем возделывание сахарного тростника сильно расширилось после раскорчевки тропических лесов в Южной Америке, тогда как возделывание сахарной свёклы

сокращалось. Сегодня (2009) Сахарная свёкла возделывается на площади 4,3 млн га, в то время как сахарный тростник на 23,7 млн га, и около 75% мирового производства сахара получают из сахарного тростника. Пример сахарной свёклы показывает, что развитие селекции растений определяется биологическими особенностями и прогрессом в селекционных методах, но зависит также от социально-экономических и общественных интересов.

Вставка 1.1. Эволюция культурного растения и история селекции (на примере сахарной свёклы)

Производство сахара во всем мире основано в основном на двух культурах: сахарная свёкла (*Beta vulgaris*) и сахарный тростник (*Saccharum officinarum*). Сахарный тростник относится к семейству *Gramineae* (Злаковые), и тесно связан соответственно с зерновыми культурами. Сахарная свёкла относится к семейству *Chenopodiaceae* (Маревые, Лебедовые), а вид *Beta vulgaris* объединяет наряду с сахарной свеклой также кормовую свёклу, мангольд или листовую свёклу и столовую свеклу.

С исторической точки зрения видно, что производство сахара из сахарного тростника, старше. Сахарная свекла только в последние столетия используется для получения сахара. Этот успех является результатом селекционного отбора.

Сахарный тростник

- около 4000 лет до Рождества Христова: возделывание сахарного тростника в Индии для получения сахара.

- около 800 года после Рождества Христова: возделывание сахарного тростника в Италии и Испании.

- 1493: Христофор Колумб привёз сахарный тростник в Латинскую

Америку 1806: «Континентальная блокада»: Наполеон прекратил ввоз из-за океана, в том числе сахара из тростника.

Сахарная свёкла

- около 4000 лет до Рождества Христова: *Beta* возделывается как листовая и корнеплодный овощ в Средиземноморье.

- около 800 года после Рождества Христова: проникновение мангольда и столовой свеклы благодаря римлянам в Германию.

- 1561: первое упоминание о возделывании кормовой свеклы в качестве корма для скота в земле Рейнланд.

- 1747: свидетельство о наличии сахаров в корнеплодах физиком Andreas S. Marggraf

- 1786: начало отбора на повышенное содержание сахара учеником Marggraf, Fridrich Carl Achard, селекция «белой силезской сахарной свеклы», вероятно из гибрида от скрещивания между кормовой свёклой и Мангольдом.

- 1802: основание первого сахарного завода Achard в Cunern (Силезия).

- XIX столетие: непрерывный рост содержания сахара (рис. 1.4)