

ЗНАЧЕНИЕ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ В СОХРАНЕНИИ ТИПИЧНОСТИ СОРТОВ-КЛОНОВ ЗЕМЛЯНИКИ

Т. С. Фадеева

Структура и состав сортов и популяций у растений является продуктом действия факторов эволюции. Генотипический состав, генетическая и онтогенетическая изменчивость в популяции формируются в процессе длительной эволюции. Сортвые популяции селекционируются в направлении повышения продуктивности, причем адаптируются к условиям внешней агротехники.

Структура популяции, как и механизмы гомеостаза, присущие ей, будут зависеть в зависимости от основного способа размножения данного организма. Так, полимиктные популяции, где воспроизведение идет путем свободного скрещивания между особями, имеют значительные отличия от моноциклических, где постоянно осуществляется бесполое или аутбридное размножение и лишь изредка происходит скрещивание.

В полимиктной популяции (перекрестно-опыляющихся растений) при длительной эволюции в относительно постоянных условиях стабилизируется состояние многообразия коадаптированных генотипов, причем объем (количество) разных генотипов каждого нового поколения будет примерно тем же, что и в предыдущем поколении (Wright, 1956). Каждый из генотипов популяции имеет свой характерный объем и определенное значение в адаптации популяции, будучи представлен в системе коадаптированных генотипов.

Вегетативное размножение является одной из форм половой изоляции, и при этом способе размножения в эволюции и селекционном процессе имеет значение не столько коадaptация разных генотипов популяции, сколько преимущества отдельных клонов (Синская, 1963).

При вегетативном размножении отбор идет в направлении обособления и совершенствования индивидуальных генотипов—клонов. Это придает сортам-клонам своеобразную для них структуру и характер генетической и онтогенетической изменчивости. Следует обратить внимание и на то, что сорт-клон своеобразен не только по имеющейся у него генетической изменчивости, но и в отношении путей возникновения изменений в клоне. Вегетативное размножение может накапливать и сохранять у особой клона высокую гетерозиготность, различные дефекты полового процесса, которые не сохранились бы при половом размножении. В изменении клона (индивидуального генотипа) могут иметь значение соматические мутации, онтогенетические адаптации, т. е. в клоне удерживаются изменения, приобретенные в данном онтогенезе и носящие характер модификаций или длительных модификаций.

Выявление генетической структуры растений сортов-клонов и выяснение характера изменчивости, присущей клону, возможно осуществить генетическим методом анализа — инбридингом и системой скрещиваний.

Генетическая изменчивость у сортов-клонов садовой земляники изучалась рядом исследователей (Comstock; Kelleher a. Moggow, 1958, и др.). Авторами показана высокая изменчивость селективируемых признаков в популяции семян сортов-клонов. При этом показано, что характер генетической изменчивости здесь отличен от той, которая присуща панмиктической популяции.

Эффект инбридинга у сортов октоплоидной земляники изучался исследователями Советского Союза, США и Канады. Камминс и Дженкинс (Cummings a. Jenkins, 1923) инбридировали 9 сортов с целью определить наследуемость «совершенного» (термафродитного) типа цветка. С. Х. Дука и И. Соколовский (1938) сообщили о значительном разнообразии форм и депрессии по признакам мощности куста и его продуктивности (Луиза, Иосиф Магомед, Шарилес и др.). Дрейн и Фистер (Drain a. Fister, 1937) также констатировали депрессию и выщеление 25% нестрелистых семян в инбридном потомстве у одного из сортов. Большая работа по изучению инбридинга у земляники в течение двух-трех поколений проделана Джоном и Синглетоном (Jones a. Singleton, 1940). Они продемонстрировали снижение мощности в потомствах от самоопыления; уменьшение размера растений, снижение устойчивости к заболеваниям, уменьшение количества и размера цветков и ягод. Можно сказать, что в инбридных потомствах у земляник по морфологическим признакам получено такое разнообразие форм, которое вообще известно для разных сортов земляники.

Работа по самоопылению сопровождалась отбором более продуктивных форм. В специальном исследовании по изучению эффекта инбридинга у земляник, проводимом Морроу и Дарроу (Morrow a. Darrow, 1952) в течение 14 лет, велись отборы лучших растений из 1 потомств с целью использования их в дальнейших скрещиваниях. На один из отборов не мог быть непосредственно выделен как сорт, так как отбор по продуктивности сильно уступал сортам.

В ряде исследований приведены результаты сравнительного анализа потомств от скрещиваний между собой отборов (линий), выделенных при инбридинге, и от скрещивания сортов. Джонс и Синглетон (1940) проанализировали 284 комбинации скрещиваний и установили, что межлинейные гибриды не превышают по показателям межсортовые. Поэтому авторы считают, что инбридинг земляник с целью получения межлинейных гибридов при селекции не рационален. Инбридинг у земляник требует длительного периода времени, а теоретически каждая межлинейная комбинация может быть воспроизведена при межсортовой гибридизации и изолирована вегетативным размножением.

Но вместе с тем при инбридинге у земляник могут быть выделены формы, ценные по каким-либо отдельным свойствам или имеющие высокую комбинативную ценность. Оверкач, Фистер и Дрейн (Overcash, Fister a. Drain, 1943) сообщили, что скрещивания форм из потомств от самоопыления сортов Fairfax и Missionary дали семена, не уступающие межсортовым гибридам. Анстей и Уилкокс (Anstey a. Wilcox, 1950) получили от скрещивания линий, выделенных при инбридинге, потомства с содержанием витамина С, превышающим родительские формы.

Подводя итоги исследований по инбридингу, Морроу и Дарроу (Morrow a. Darrow, 1952) считают, что главная ценность инбридирования земляник заключается в возможности генетической оценки сорта и концентрировании в инбредных линиях одного или ряда свойств.

В настоящей работе поставлена задача выяснения характера гетерозиготности растений сортов-клонов земляники и генетической основы, определяющей продуктивность и сортовую типичность. Методом анализа явился инбридинг, а также последующая система скрещиваний линий и сортов. Оценка инбредных потомств проводилась в сравнении с сортом-клоном и сеянцами от межсортных скрещиваний.

Начиная с 1962 г., велось инбредирование сортов октоплоидной земляники *Fragaria ananassa* Duch. (Коралка, Иосиф Магомет, Луиза, Красавица Загорья и др.), гексаплоидной *F. moschata* Duch. (Миланская) и диплоидных форм и сортов.

Результаты наших наблюдений по сортам крупноплоидных земляник полностью согласуются с теми данными, которые известны в литературе. Следует лишь отметить своеобразный характер расщепления в потомствах различных сортов. Сеянцы каждого сорта, несмотря на большое разнообразие в пределах потомства, имели отличительные морфологические особенности. Так, у сорта Коралка все сеянцы имели сравнительно темную окраску листьев, вогнутый лист, очень низкую продуктивность из-за наличия одного-двух соцветий на куст и мелких ягод. Сеянцы от самоопыления сорта Победитель все были со светлым и друмовидным листом, но сильно различались по продуктивности: чем ближе приближалась по урожаю к растению клона, некоторые сеянцы отличались и уровнями вкусовыми качествами ягод.

Общая для инбредных потомств всех сортов явилась не только изменчивость форм, но и снижение мощности растений, а главное — продуктивности куста (устойчивости плодоношения и величины урожая). Инбредные сеянцы, таким образом, полностью утратили сортовую типичность и уровень продуктивности сорта. Этот анализ свидетельствовал о том, что изучаемые нами сорта представлены высокогетерозиготными растениями.

Инбридинг для сортов клубники озвучен в литературе меньше, поэтому на результатах инбридинга сорта-клона клубники Миланская остановимся подробнее. Этот сорт клубники, в отличие от других, имеет гермафродитные цветки, что позволило проводить самоопыления у отдельного растения.

Изучение инбредных потомств проводилось в сравнении с одновозрастными растениями этого же сорта-клона (саженцами), сеянцами от внутрисортных и межсортных скрещиваний и частично с сеянцами другого сорта клубники Шпанка. У Миланской ягоды завязываются сравнительно хорошо от свободного опыления и от самоопыления (Фадеева и Кутузова, 1960). Сеянцы F_1 заметно разнообразятся по размерам куста и типу листа, но в основном это варьируется в морфологический тип сорта (рис. 1). В небольшом количестве в F_1 появились желто-зеленые растения: на 50 растений — 2 желто-зеленых типа *virescent*, стойко сохраняющие этот признак в клоне. Значительное разнообразие имелось по типу куста, высоте цветоноса и типу соцветия (рис. 2). Соцветия у сеянцев разнообразны и напоминают соцветия типа зонтика, односторонней кисти, завитка и др.

По мощности развития вегетативных органов сеянцы инбредных потомств от внутрисортного (внутриклонового) скрещивания мало чем отличались от одновозрастных саженцев клона (табл. 1). Однако сеянцы резко уступали сорту по признакам структуры урожая: числу соцветий, цветков, ягод (завязываемости ягод), размерам ягод (табл. 1 и 2). Поэтому по продуктивности куста все сеянцы в 5—10 раз уступали исходному сорту.

Сеянцы Миланская и Шпанка обнаружили значительное биологиче-

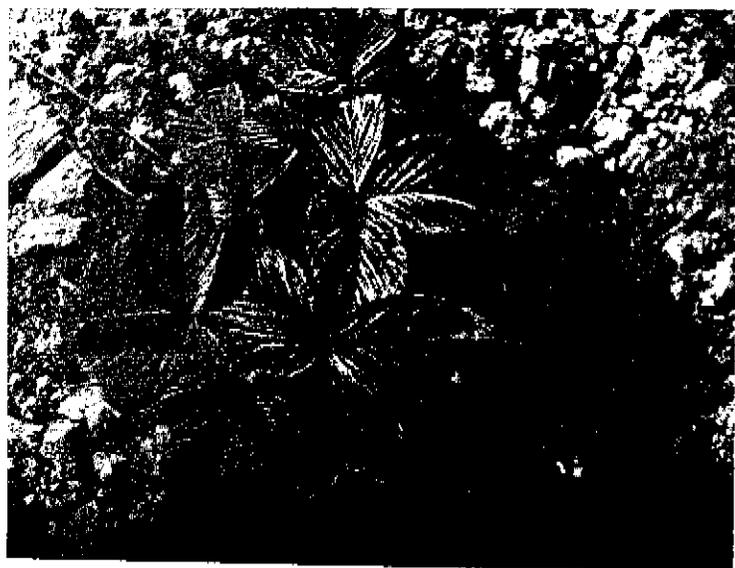


Рис. 1. Разные типы ссаицев сорта Миланскэя.



Рис. 2. Разные типы соцветий сеянцев сорта Миланская.

Таблица 1
Сравнительная характеристика сеянцев и растений клона Миланской в год первого плодоношения (3-й год жизни)

Материал	Высота куста и ст.	Число усев на куст (З У II)	Число розеток на усех куста (З У III)	Число на куст			Вес в г		
				цветошксов	цветков	ягод	ягод I порядка	ягод II порядка	всех ягод на кусте
Сорт-клон	9,1—25	Не учтено	15—20	75—80	50—60	3,1—0,3	1,9 ± 0,1	150—200	
Сеянцы { свободно- самоопыле- ния	9,8	25,4	45,3	5,0	25,9	14,1	0,53	7,8	
от опы- ления { внутрисор- тового	10,1	24,0	35,6	7,0	30,8	25,5	0,4	5,0	
	9,6	26,1	58,2	6,3	27,0	16,2	0,4	6,5	

Примечание. По сорту приведены средние данные по двум годам учета.

Сравнительная характеристика сеянцев и саженцев клубники (2-й год жизни)

Материал	Число				
	цветущих растений в %	соцветий на куст	цветков на растение	цветков в соцветии	
Миланская	сорт-клон	85,4 ± 5,3	6,1 ± 1,3	38,9 ± 2,1	6,3 ± 0,9
	сеянцы	18,8 ± 6,0	1,9 ± 1,1	11,7 ± 2,4	6,2 ± 1,4
Шпанка	сорт-клон	72,4 ± 3,1	9,2 ± 1,2	90,7 ± 4,2	9,9 ± 0,9
	сеянцы от свободного отщепления ♀	43,9 ± 2,8	5,0 ± 1,2	25,0 ± 2,5	3,0 ± 1,2
	то же, ♂		5,9 ± 1,3	48,6 ± 3,1	8,2 ± 1,3

свое отличие от растений сорта-клона, они утратили способность устойчивости плодоношения. Как правило, сортовые растения клубники в условиях нашей культуры плодоносят ежегодно, а сеянцы имеют способность к закладке плодовых почек даже при неблагоприятных условиях выращивания. Сеянцы двух- и трехлетнего возраста, выращенные в них, не плодоносят в случае, когда осенью эти растения были повреждены морозом. Была в Ленинградской, так они отличаются от клонов сорта-клона, выращенных осенью 1955 г.



Рис. 3. Соцветие сеянца Миланской с мужскими цветками после отцветания.

У сеянцев Миланская имелось разнообразие не только по морфологии и размеру цветка, но и его половому типу: среди сеянцев были растения с гермафродитными и мужскими цветками, а также растения только с мужскими цветками, которые совсем не давали ягод (рис. 3). Кроме того, часть растений, завязывающих ягоды, давала неплохой

Завязывание ягод на растениях инбредного потомства Миланской и всхожесть семян, собранных с этих ягод

Материал	Число растений		Число цветков		Число семян			
	учтен-ных	из них с ягодами в %	учтен-ных	из них завязавших ягоды в %	учтен-ных	про-рос-ших	проросших в %	
Сорт-клон	25	100	975	95	3745	1073	28,6 ± 0,7	
Сеянцы	О ₁ СС	119	92,2	4416	63,7	3686	755	20,63 ± 0,6
	О ₂ СС	10	—	95	Един.	230	2	0,55 ± 0,5
	всего	129	92,2	4511	62,5	3916	757	19,3 ± 0,6

ные семянки. Так, семена на I_1 и I_2 , образующиеся на растениях сорта и I_1 , прорастали очень плохо (табл. 3).

Нужно сказать при этом, что семянки другого двудомного сорта Шпанка, собранные с женских растений, хорошо прорастают (80–90%), т. е. являются полноценными, имеющими нормальные семена. Семянки с ягод сорта Миланская, являющегося генетически мужским, в значительной степени представляют собой, очевидно, результат разрастания околоплодника без образования семян.

В I_2 Миланской продолжалось выщепление мужских растений, но общее количество растений I_2 было малым из-за низкой всхожести и плохой выживаемости семян. В I_3 имелись еще растения с частично гермафродитными цветками, но это были некрупные растения, плохо завязывающие мелкие ягоды. Из инбредных потомств сорта Миланская не удалось выделить ни одного продуктивного клона, так как не было мощных растений с гермафродитными цветками. Выделенные мужские растения-клоны, естественно, далее не могли самоопыляться и поэтому исследовались в скрещиваниях.

Итак, анализ сорта Миланская при инбридинге обнаружил его гетерозиготность по многим признакам и свойствам, и особенно по признакам продуктивности. Вследствие того, что инбридинг нарушил систему индивидуального генотипа сорта, в инбредных потомствах выщепились растения, имеющие частично гермафродитные цветки или даже мужские.

Скрещивание между собой форм из I_1 дало растения по продуктивности не выше I_1 , хотя по величине вегетативных органов наблюдалось



Рис. 4. Сеянец от межсортных скрещиваний Шпанка × Миланская.

некоторое увеличение мощности. Гибриды от межсортовых скрещиваний сортов Шпанка и Миланская были крупными, мощными, не уступали в этом сорту Шпанка, многие растения имели огромное количество соцветий (до 186 соцветий на куст), однако ягоды мелкие и плохого качества (рис. 4). Единичные растения из межсортовых скрещиваний, от которых получены клоны, имели высокие вкусовые качества ягод, но уступали сорту по продуктивности и устойчивости плодоношения.

Результаты скрещиваний ниже сопоставлены между собой по формулам продуктивности куста, в которых в качестве множителей дано среднее выражение структурных признаков урожая куста: (число соцветий) \times (число ягод в соцветии) \times (вес ягоды). В первый год плодоношения (1958) продуктивность куста была следующей:

Сеянцы внутрисортовых скрещиваний: (5) \times (5) \times (0,1) = 0,25 г.

Сеянцы межсортовых скрещиваний Шпанка \times Миланская:
(12) \times (8) \times (1) = 96 г.

Сорт-клон Миланская¹: (6 - 8) \times (5 - 8) \times (1) = 24 - 100 г.

Мы видим, что скрещивания внутрисортные и межсортовые, так же как и межлинейные, не реставрируют сортовой типичности: хотя сеянцы достаточно мощные, однако не продуктивные. Таким образом, достигают уровня сорта. Гибриды от межсортовых скрещиваний, по морфологии и продуктивности также были очень разнообразными, достигли уровня сорта. Итак, результаты скрещиваний подтверждают гетерозиготность сортов, участвующих в скрещиваниях, и показывают тип характера гетерозиготности, присущий сорту, сформированной при комбинации, которая не встретилась ни в F_1 , ни в F_2 , ни в F_3 комбинациях, хотя общее число потомков этих скрещиваний превышает 10000 растений. Из межсортовых скрещиваний, где было более 700 растений, удалось выделить 5 растений, которые приближались к сорту Шпанка — двудомное растение). Ни одного продуктивного растения с гермафродитным цветком в этих скрещиваниях не выделено.

Итак, во всех скрещиваниях ($I_1 \times I_2$, $I_1 \times$ Миланская, Миланская \times Миланская, Шпанка \times Миланская) не удалось выделить тип сорта Миланская с гермафродитным цветком. Это говорит о том, что сортовая типичность Миланской поддерживается при вегетативном размножении (сохраняется лишь в клоне) и, очевидно, определяется гибридной генотипом, который встречается при скрещивании лишь с малой вероятностью.

Скрещивание межсортовых гибридов Шпанка и Миланская, в отличие от сорта Миланская вскрыло интересный факт, дающий основание предполагать своеобразные пути совершенствования индивидуального клона на протяжении селекции сорта. Число растений с гермафродитным типом цветка достоверно различно в реципрокных комбинациях (табл. 4), это говорит о том, что гермафродитный тип цветка развивается преимущественно в цитоплазме сорта Миланская и с меньшим успехом в цитоплазме сорта двудомного растения Шпанка. Эти данные, как и данные предыдущего исследования (Фадеева, 1961), привели нас к заключению, что признак «гермафродитный тип цветка» у клубники детерминируется не только ядерными элементами, но в своей реализации зависит от типа цитоплазмы.

Изменение цитоплазмы возникает, очевидно, в процессе селекции и может длительно сохраняться при вегетативном размножении, от

¹ Для сорта даны пределы варьирования средним по годам

Таблица 4

Завязываемость ягод у растений беккроссов межсортового гибрида Шпанка ×
 × Миланская (G) с сортом Миланская (M)

Комбинация	% растений, завязывающих ягоды			Всего растений
	полностью	частично	не завязывают	
M × G	8,2 ± 1,7	13,3 ± 2,2	78,5 ± 4,1	248
G × M	0	6,6 ± 1,4	93,4 ± 1,4	297

способствует «совершенствованию» клона. Подобную индивидуальную изменчивость клона можно рассматривать как онтогенетическую адаптацию индивидуального генотипа, которая является одним из путей создания и сохранения сортовой типичности у сортов-клонов.

Итак, высокая гетерозиготность по признакам структуры урожая, характерная для сортов земляники, очевидно обеспечивает эффект гетерозиса и является основой высокой продуктивности. У земляники не только инбредные потомства, но и большинство гибридных сеянцев представляются растениями менее продуктивными, чем сорт. В гибридах нам не удалось реставрировать исходный сорт. Следовательно, реставрация сорта-клона требует не только восстановления оптимальной гетерозиготности, но и проведения той селекции в клоне, которая создает индивидуальные онтогенетические адаптации, совершенствующие клон.

Как известно, в панмиктической популяции скрещивание поддерживает оптимум гибридности особей популяции, это и обеспечивает устойчивость гомеостаза, являющегося основой генетического гомеостаза сорта популяции (Lerner, 1954; Mather, 1955). Разрушение оптимальной гетерозиготности нарушает сортовую типичность (Нарбут, 1963, и др.).

Растения сортов-клонов земляники и клубники также обладают высокой гетерозиготностью, что и обеспечивает гетерозисный тип развития: высокую устойчивость и продуктивность сорта. Однако в отличие от сортов-популяций у сорта-клона однажды созданная гетерозиготность сравнительно стабильно поддерживается, и сорт-клон представляет собой, таким образом, закрепленный гетерозисный генотип. Несомненно, что стабильность индивидуального генотипа относительная, так как генотип изменяется при мутационном процессе и совершенствуется отбором.

Однако высокий индивидуальный гомеостаз сорта-клона, его высокая устойчивость и хозяйственная продуктивность обеспечиваются не только гетерозиготностью, но и своеобразным типом онтогенетических адаптаций, изменением цитоплазмы, возможно своеобразными ядерно-цитоплазмными отношениями. Инбридинг, да и любой тип семенного воспроизведения сорта-клона, разрушает эту стройную систему индивидуального генотипа, при этом теряется и сортовая типичность. Тем более, что онтогенетические адаптации клона, базирующиеся на изменениях типа длительных модификаций, не воспроизводятся при семенном размножении. Эти особенности вегетативно размножаемых растений должны учитываться в процессе селекционной работы с ними.

ВЫВОДЫ

1. Инбредные потомства сортов-клонов земляники и клубники включали формы, различающиеся по типу куста, листа, размеру куста и особенно по продуктивности. Инбредные потомства не сохраняли

сортовой типичности и имели значительно более низкую продуктивность, чем сорт, хотя по развитию вегетативных органов часто не уступали сорту-клону.

2. Сорт-клон Миланская с гермафродитными цветками в I_1 — I_3 дает разнообразие по степени фертильности с выщеплением полностью мужских растений и растений, которые сохраняют способность разрастания цветоложа и околоплодника, но не дают всхожих семян.

3. Сортовой признак сорта-клона Миланская — гермафродитный цветок — осуществляется не только на основе высокой гетерозиготности растений клона, но, очевидно, при наличии отселектированного в процессе создания сорта типа цитоплазмы.

4. Гетерозиготность особей сорта-клона, их гетерозисный тип развития, а также онтогенетические адаптации клона участвуют в сохранении и поддержании сортовой типичности и обеспечении высокой продуктивности сорта.

THE SIGNIFICANCE OF HETEROZYGOSITY AND ONTOGENETIC ADAPTATIONS FOR THE RETENTION OF THE TYPICAL VARIETY CHARACTERISTICS IN THE CLONES OF STRAWBERRY (*FRAGARIA* SPP.)

T. S. Fadeyeva

The genetic constitution in clonal varieties of strawberry (*F. ananassa* Duch., *F. moschata* Duch. and *F. vesca* L.) has been studied. Heterozygosity of the individual plants and of the clonal varieties was shown by means of inbreeding, some strains which have been isolated in I_1 widely differing in their morphological and physiological characters of the vegetative and reproductive organs. On the basis of the results of inbreeding and of interstrain and intervarietal crosses it was concluded that the optimal heterozygosity of the plants in the clone, as well as the ontogenetic adaptations, provide the heterotic type of development of the variety at the high level of homeostasis.

It is this heterotic type of development of individual plants and individual adaptations of a clone which provide the stable and high yield of the clone — variety plants.

ЛИТЕРАТУРА

- Дука С. X. и И. Соколовский. 1938. «Яровизация», 1—2: 198—202.
Нарбут С. И. 1964. См. наст. сб.
Сняская Е. Н. 1963. Проблема популяций у высших растений, 2. Л., Сельхозгиз.
Фадеева Т. С. 1961. В сб.: Исследования по генетике. 1. Изд. ЛГУ: 92—106.
Фадеева Т. С. и В. Б. Кутузова. 1960. Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ, 18: 133—146.
Anstey T. H. a. A. N. Wilcox. 1950. Sci. agric., 30, 9: 367—374.
Cummings M. B. a. E. M. Jenkins. 1923. Vern. agr. exp. stat. bull.: 232.
Drain B. D. a. L. A. Fister. 1937. Proc. Amer. soc. hort. sci., 35: 60—66.
Jones D. a. W. R. Singleton. 1940. Connect. agr. exp. stat. new., Conn. bull. July: 435.
Comstock R. E., T. Kelleher. a. E. B. Morrow. 1958. «Genetics», 43: 5.
Lerner I. M. 1954. Genet. chomeostasis. Edinburgh, Oliver a. Bound.
Mather K. 1955. Proc. Roy. soc. Ser. B, 915, 144: 143—150.
Morrow E. B. a. G. M. Darrow. 1952. Proc. Amer. soc. hort. sci., 52: 269—276.
Overcash I. P., L. A. Fister a. B. D. Drain. 1943. Proc. Amer. soc. hort. sci., 42: 435—440.
Wright S. 1956. Amer. naturalist, 90: 5—24.