

Институт биологии Латвийской АН

И. Д. Рашаль

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ  
И ЕЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОВЫШЕНИЕ

Резюме

габилитационная работа на основе серии публикация,  
представленная на соискание ученой степени  
габилитированного доктора биологии (генетика)

Рига, 1993

СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
Изучение методов анализа генетической изменчивости .....	6
Определение компонент фенотипической дисперсии .....	6
количественных признаков	
Определение комбинационной способности .....	7
Определение генетической взаимосвязи признаков .....	11
Анализ генетической изменчивости в конкретном .....	12
селекционном материале	
Оценка генетической изменчивости резистентности растения....	13
Повышение генетической изменчивости растения .....	17
Индукцирование генетической изменчивости отдельных .....	17
признаков	
Экспериментальное изменение взаимосвязи признаков .....	18
Создание селекционного материала .....	19
Заключение .....	20
Список публикация .....	22

## ВВЕДЕНИЕ

С точки зрения генетики выведение новых сортов – многоступенчатый процесс, который начинается с получения генотипического разнообразия одним из доступных селекционеру способов, продолжается идентификацией и отбором лучших генотипов и заканчивается проверкой отобранных форм. Из этого следует, что как качество, так и объем генетической изменчивости исходного материала для селекции, а также возможность контролировать эту изменчивость, в значительной мере определяют результативность селекции.

В арсенале генетики имеется целый ряд способов, используемых как для оценки генетической изменчивости, так и для ее повышения, которые в совокупности составляют существенную часть теории отбора растений. Однако применение этих методов часто связано со многими методическими трудностями и не всегда эффективно.

В полной мере сказанное относится к количественным признакам растения; существенно, что селекционно-значимые признаки растения обычно имеют количественный характер изменчивости и наследования. В отличие от качественных признаков, чей генетический контроль более прост и для анализа которых могут быть использованы методы классической генетики, генетический анализ количественных признаков возможен только с помощью специально разработанных способов, методические вопросы использования которых еще не во всем разрешены.

Среди методов анализа генетической изменчивости количественных признаков растения широкое использование нашли методы, которые предназначены для определения компонент фенотипической дисперсии (генотипическая, паратипическая и др. дисперсии) отдельных признаков, а также комбинационной способности различных генотипов. Однако применение наиболее часто используемых методов определения факториальной дисперсии (дисперсионный, корреляционный и регрессионные анализы) связано с особой организацией опыта, которая требует, обычно, смены поколения. Это означает, что получаемая информация о генетической изменчивости соот-

ветствующей совокупности растения становится доступной со сдвигом по времени, что приводит к уменьшению ее актуальности и, следовательно, значимости, особенно, если речь идет о селекционном процессе. К тому же надо подчеркнуть, что как упомянутые способы определения компонент дисперсии, так и широко используемые методы определения комбинационной способности, ориентированы на независимый анализ отдельных признаков. Таким образом игнорируются сложные, обусловленные как генотипическими, так и средовыми факторами, сложные взаимодействия признаков и полученную информацию бывает трудно использовать в селекционном процессе, поскольку отбор всегда ведется на комплекс признаков.

Принимая во внимание вышесказанное в своей работе мы поставили целью исследовать возможность использования для анализа генетической изменчивости растения так называемые экспресс-методы, для применения которых не требуется смена поколения, а также использовать для этих целей методы многомерного статистического анализа, которые непосредственно основаны на одновременном анализе многих признаков.

Схожие проблемы связаны с использованием методов индуцирования генетической изменчивости. Влияние традиционных мутагенов (радиация, химические мутагены) на отдельные признаки изучено достаточно хорошо. В то же самое время накоплено мало информации о влиянии мутагенов на взаимосвязь признаков, что имеет как большое теоретическое, так и практическое значение. Поэтому исследование такого влияния мы выдвинули как одну из задач нашего исследования. Одновременно нас интересовала возможность объединить у растения мутагенез с процессами естественного отбора, что позволило бы увеличить выход положительных с точки зрения селекции изменений.

В последние годы выявлена принципиальная возможность вызвать широкий спектр наследственной изменчивости с помощью культуры тканей. Однако до сих пор неясен вопрос о перспективности такой изменчивости с точки зрения селекции. Поэтому в нашей работе проводилась также оценка возможности индуцировать с помощью метода культуры тканей селекционно значимые изменения агрономически важных признаков и получить перспективные для селекции исходный материал.

Кроме выше перечисленных вопросов, которые имеют общую ха-

ракти, с точки зрения генетического обоснования селекции очень важно определить характер генетической изменчивости растения в конкретных совокупностях конкретного вида. Соответствующие различия этой изменчивости могут определяться как специфической для данного вида генетической детерминацией признака, так и особенностями происхождения селекционного материала. В этой связи с одной стороны изучалась генетическая изменчивость для широкого спектра полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур, в т.ч. и для таких, о которых информация об особенностях генетической изменчивости в литературе либо отсутствовала, либо была весьма ограниченной. С другой стороны, проводились исследования генетической изменчивости ячменя, главной зерновой культуры Латвии, связанной с устойчивостью хозяина к латвийской популяции одного из наиболее вредоносных патогенов - мучнистой росы ячменя. Систематические исследования в этой области ни в Латвии, ни в регионе государства Балтии вообще, до сих пор не проводились.

Учитывая вышесказанное основными задачами нашей работы мы выдвинули:

1. Провести оценку применимости методов анализа генетической изменчивости количественных признаков растения.
2. Разработать новые способы анализа генетической изменчивости и взаимосвязи количественных признаков растений основываясь на методах многомерного статистического анализа.
3. Разработать новые способы повышения генетической изменчивости растения.
4. Оценить параметры генетической изменчивости у различных видов растения.
5. Создать новый перспективный исходный материал для селекции.

Описанные в работе эксперименты с количественными признаками растения проведены по схеме рандомизированных факторов. Обработка данных велась генетико-статистическими методами и методом главных компонент на разных типах ЭВМ с использованием как разработанного автором, так и стандартного программного обеспечения.

## ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОВ АНАЛИЗА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

### Определение компонент фенотипической дисперсии количественных признаков

Одной из существенных особенностей количественных признаков является, в противоположность качественным признакам, значительное влияние на их фенотипическую реализацию факторов внешней среды. В результате этого по уровню фенотипической изменчивости нельзя судить о генотипическом разнообразии соответствующего признака. Специально разработанные методы дают возможность оценить вклад наследственных и средовых факторов в общую фенотипическую дисперсию. Информация о соотношении генотипической и паратипической изменчивости позволяет оценить степень наследственного разнообразия в изучаемой совокупности растения и обосновать выбор наиболее рационального способа селекции, выбрать признаки, по которым можно проводить наиболее эффективный отбор в конкретном материале.

Наиболее широко для определения факториальных дисперсий используются дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы (Falcooper, 1964). Для использования этих методов необходима специальная организация опыта, которая позволила бы проводить учет признаков в группах особей с соответствующей степенью родства. Чтобы реализовать такую возможность обычно необходима смена поколения, что приводит к задержке с получением соответствующей информации. В свою очередь для ряда предложенных так называемых экспресс-методов, т.е. таких методов, для применения которых нет необходимости в осуществлении смены поколения, не была определена корректность и ограничения их использования.

Среди этих методов наше особое внимание привлек метод, предложенный Shrikhande (1957), который провозглашал широкие возможности, в т.ч. анализ природных популяций, и который весьма широко начал применяться в генетико-селекционных исследованиях. Для оценки этого метода были проведены как специальные эксперименты, так и осуществлено моделирование на ЭВМ [8, 10, 11]. Разработанная модель позволила оценить зависимость расчетных параметров генетической изменчивости от пестроты почвенного

плодородия, соотношения генотипической и паратипической изменчивости и др. условия. Анализировалось несколько ситуаций с различной степенью совпадения характера изменчивости с теоретически предполагаемой. Оценивался как оригинальный алгоритм расчета, предложенный Shrikhande (1957), так и несколько его модификация. В результате анализа модели были определены закономерности взаимосвязи генетической изменчивости, гетерогенности почвенного плодородия и средовых факторов, которые определяют фенотипическую изменчивость растений. Показано, что рассмотренные модификации дают искаженную оценку уровня генотипической изменчивости даже при выполнении всех предпосылок метода (рис. 1). Оригинальный алгоритм Shrikhande дает точную оценку искомым параметрам лишь при идеальном выполнении условия метода. Показано, однако, что контроль выполнения предпосылок метода Shrikhande практически невозможен и, кроме того, результаты расчета имеют большую выборочную ошибку и при выполнении всех предпосылок метода. Из этого вытекает следствие, что указанный метод не применим в генетико-селекционных исследованиях.

Проводя оценку применимости других методов определения генотипической изменчивости растения в специально организованных экспериментах с арабидопсисом (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) и горохом (*Pisum sativum* L.) показано, что среди экспресс-методов наиболее адекватные результаты дает метод фоновых признаков (Драгавцев, 1963, 1969), а среди традиционных методов со сменой поколения — дисперсионный и регрессионный анализ [19, 25, 29].

#### Определение комбинационной способности

Методы, предложенные Griffing (1956) широко используются для анализа комбинационной способности различных генотипов. Однако этим методом можно оценить генетические особенности изучаемых растений только по каждому признаку в отдельности, без учета их взаимосвязи. В связи с этим могут возникнуть большие трудности при выборе наиболее перспективных растений, особенно в случаях, когда у одного и того же генотипа по отдельным признакам полу-

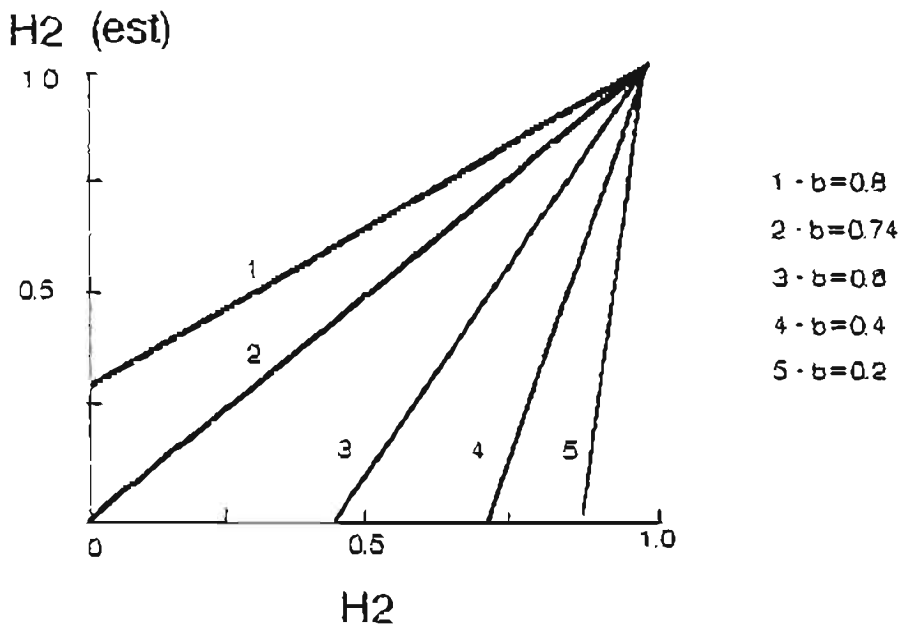
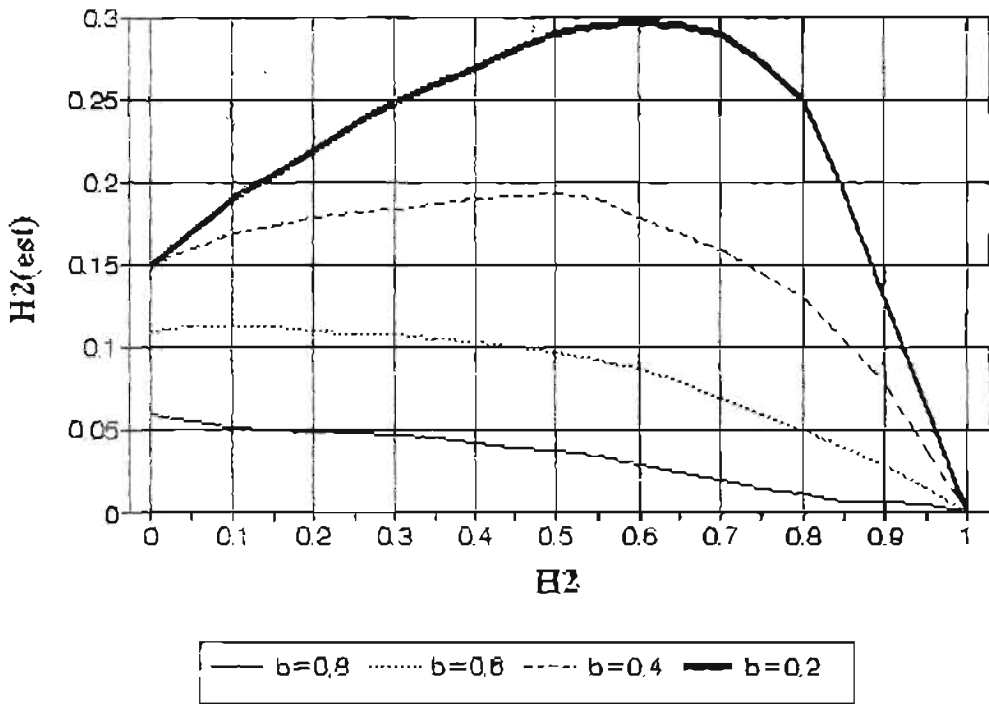


Рис. 1. Зависимость коэффициента наследуемости, рассчитанного используя модификации метода Shrikhande по Рашаль, 1978 (наверху) и Мартынов, 1977 (внизу), от его фактического значения.



чена положительная, а по другим - отрицательная с точки зрения селекции оценка комбинационной способности. Такая ситуация выявилась при определении эффектов общего комбинационной способности (ОКС) у ряда перспективных клонов гербер расы Alkemade [6, 7, 9]: среди них не оказалось ни одного, обладающего положительными эффектами ОКС по всем основным селекционно-значимым показателям - продуктивности, длине и диаметру цветоноса, величине соцветия (табл. 1). Для преодоления подобных трудностей

Таблица 1

Оценки эффектов ОКС у девяти клонов гербер расы Alkemade

Клон	Признаки								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Н-4	-2	+2		+3	+4	-5			
Н-10		-2	+10	-2	-4	-5	+2	-2	-2
39		-3	-3	-3			-4	+3	
Н-11			+2	+5	+4	-5	+3		
30	-4	+5	-5		+6	+8	+4	-5	-5
10		+2	-4	+5		+9	+3		
Н-1	+5			-3		-4	-2		
Н-17					-4	+2		+3	
24		-5	-1	-5	-4		-4		+2

Примечание: приведенные в таблице величины показывают, во сколько раз абсолютные значения эффектов ОКС превышают соответствующую стандартную ошибку разности (знаком "+" отмечены положительные значения эффектов ОКС, знаком "-" - отрицательные). Наименование признаков см. в табл. 2.

Таблица 2

Результаты анализа матрицы генотипических коэффициентов  
корреляции количественных признаков герзер  
методом главных компонент

Признак	Коэффициенты нагрузок компонент			
	I	II	III	IV
1. Продуктивность	-0.612	-0.183	-0.294	0.578
2. Диаметр соцветия	0.587	-0.291	-0.544	0.129
3. Диаметр корзиночки	0.690	-0.358	-0.340	-0.296
4. Число язычковых цветков	0.827	-0.171	-0.150	0
5. Ширина язычковых цветков	-0.145	0.809	-0.464	0.098
6. Длина цветоноса	0.439	-0.517	0.578	0.345
7. Диаметр цветоноса	0.587	-0.291	-0.544	0.129
8. Число листьев (июль)	-0.644	-0.591	-0.248	-0.160
9. Число листьев (октябрь)	-0.662	-0.547	-0.334	-0.041
Доля влияния компоненты, %	40.0	20.7	14.7	7.5

нами предложено использовать возможности многомерного статистического анализа [24]. Анализ методом главных компонент показал, что продуктивность герзер контролируется двумя компонентами (I и IV), причем увеличение продуктивности за счет компоненты IV не должно отрицательно сказываться на декоративных качествах растения, в то время как увеличение числа соцветия за счет компоненты I приводит к снижению диаметра соцветия и других признаков, характеризующих декоративность (табл. 2). В качестве показателя интегральной оценки отдельных родительских форм по совокупности признаков для каждого из родителей были рассчитаны средние значения отдельных компонент их гибридов. Анализ расп-

ределения значения главных компонент у гибридов показал, что они отражают генотипические особенности изученных клонов. Таким образом, предложенный параметр может быть использован для комплексной оценки вовлеченных в диаллельный анализ генотипов. Он является аналогом ОКС на уровне соответствующей компоненты; по сравнению с ОКС отдельных признаков у него следующие преимущества: 1) уменьшается число анализируемых признаков 2) учитывается взаимодействие признаков, что позволяет оценить изменения одного признака при отборе по другому.

#### Определение генетической взаимосвязи признаков

Эта группа методов анализа генетической изменчивости ориентирована на определение генетической взаимосвязи нескольких признаков. Проанализирована роль уровня корреляция в селекции растений [14]. Показана эффективность применения методов многомерного статистического анализа для определения взаимосвязи признаков [18-20, 24, 26]. Разработан способ использования метода анализа главных компонент, который позволяет использовать взаимосвязь признаков для уменьшения трудоемкости отбора [18]. С этой целью в относительно небольшой, но репрезентативной "обучающей" выборке проводят детальный учет каждой особи как по морфологическим, так и по биохимическим и физиологическим показателям. На основании этих данных определяют факторную структуру изучаемых признаков и выделяют наиболее существенные главные компоненты. У остальных растений учитывают лишь относительно легко определяемые морфологические показатели, по которым и рассчитывают значения соответствующих компонент и используют их как комплексный признак для оценки отдельных растений. Этот прием особенно важен в селекции вегетативно размножаемых многолетних культур, в насаждениях которых эффекты конкуренции несущественны, но важную роль имеет ранняя диагностика ценных растений.

## АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В КОНКРЕТНОМ СЕЛЕКЦИОННОМ МАТЕРИАЛЕ

Используя описанные выше методы был проведен анализ генетической изменчивости конкретного селекционного материала для широкого круга полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур [29]. По некоторым из изученных видов, например райграсу вестервольдскому, тополям, черной смородине, герберам и др. информация об особенностях генетической изменчивости в литературе или отсутствовала или была ограниченной.

Был определен уровень генетической изменчивости хозяйственно-полезных признаков у образцов райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.) в зависимости от условия произрастания и укоса [13, 20]. Найдено, что максимальные значения генетической изменчивости наблюдаются у показателя 1-го укоса. Однако анализ коррелятивных связей признаков показал, что вклад 1-го укоса в общую продуктивность невелик и что отбор перспективных форм надо вести по данным 2-го и последующих укосов.

В исследованиях изменчивости и взаимосвязей количественных признаков у гетерозисных межвидовых гибридов тополя (*Populus*) и ивы (*Salix*) и у их родителей [16, 26] показана возможность существенно снизить объем первичных учетов, исключив из анализа малоинформативные признаки. Для тополя показана зависимость продуктивности от таких ее составляющих, как масса, объем и число междоузлия, а также выявлено, что среднее число побегов на растении не влияет на продуктивность. Показана возможность раннего отбора высокопродуктивных гетерозисных клонов по числу междоузлия, их длине, диаметру 3-го междоузлия, а также по числу листьев. Показано, что среди изученных количественных признаков не наивысшая генетическая изменчивость, подобно наблюдаемому у тополя, имеет место по массе побега и междоузлия, а также по числу листьев. Эти признаки могут быть использованы для отбора лучших клонов ив.

У перспективных клонов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), отобранных по смолопродуктивности, в 4-7-летнем возрасте в

разных условиях произрастания определен ряд показателей, характеризующих их скорость роста [27]. Обнаружена относительно высокая генетическая обусловленность устойчивости к шютте, что указывает на возможность вести ранний отбор по этому признаку. Признаки, характеризующие скорость роста, в молодых посадках сосны обыкновенной имеют достоверные взаимодействия с условиями произрастания, что существенно затрудняет раннюю генетическую оценку изучаемых форм.

Определен уровень генетической изменчивости и взаимосвязи продуктивности и признаков, определяющих декоративность у перспективных клонов гербер (*Gerbera jamesonii* H. Bolus), а также определена их комбинационная способность [6, 7, 9, 23, 24, 28]. Выделены наиболее перспективные клоны как по отдельным признакам, так и по их комплексу.

Проведен анализ хозяйственных, морфологических и биохимических показателей у межвидовых гибридов *Ribes nigrum* L. x *R. reticulatum* Dougl. [17, 18]. Выявлены корреляционные плеяды признаков. Показано, что несмотря на отрицательную фенотипическую корреляцию между длиной кисти и ее плотностью с одной стороны и содержанием витаминов с другой, существует возможность совместить достаточно высокий уровень проявления этих признаков в одном генотипе. Разработаны критерии раннего отбора гибридов по комплексу признаков.

#### ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РЕЗИСТЕНТНОСТИ РАСТЕНИЙ

Существенное значение как с практической, так и с теоретической точки зрения имеет исследование географической и темпоральной изменчивости генетических особенностей устойчивости растений к патогенам. В этой связи мы проводили многолетние исследования генетической обусловленности устойчивости ячменя (*Hordeum vulgare* L.), главной зерновой культуры Латвии, к латвийской популяции мучнистой росы ячменя (*Erysiphe graminis* DC. f.sp. *hordei* Marchal) - возбудителя одного из наиболее вредоносных заболеваний. Систематические исследования в этом направлении ни в Латвии, ни в регионе государств Балтии в целом до

сих пор не проводились.

Для выявления наличия отдельных расоспецифических генов в изучаемом материале и для определения их эффективности помимо классического гибридизационного анализа используют метод, базирующийся на допущении взаимодействия хозяин-патоген по принципу "ген-на-ген". Для этой цели был разработан особая, оптимальная для условия Латвии, тест-сортимент сортов и линия ячменя, который содержит главным образом эффективные в Латвии, а также широко используемые в селекции расоспецифические гены устойчивости [39] (табл. 3). В нашей работе о генетическом состав-

Таблица 3

Тест-сортимент  
для анализа популяция возбудителя мучнистой росы ячменя

Сорт/линия	Гены устойчивости	Тип устойчивости
1. Algerian CI 1179	M1a + M1at	
2. Rabat (Delta)	M1a	Algerian
3. Ricardo	M1a3	Ricardo
4. Gopal	M1a5	
5. Monte Cristo	M1a9 + M1k	Monte Cristo
6. A 222	M1a11	
7. Emir	M1a12	Arabische
8. Rupal	M1a13	
9. Akme	M1a6 + M1g	Spontaneum
10. ВИР нр.р. 5196	M1g	Weihenstephan
11. Amsel	M1a7 + M1g	Lyallpur
12. Klaxon	M1 (La) + M1k + M1a7	Laevigatum
13. M66	m1o1	
14. ВИР нр.р. 5178	M1p	
15. ВИР нр.р. 5179	unknown	
16. Atlas CI 4118	M1at	

ве популяции патогена мы судили не по расовому (комбинации определенных генов вирулентности) составу, как это было принято в литературе, а на основании расчета частоты встречаемости конкретного гена вирулентности (табл. 4). Именно такой способ предоставил возможность модифицировать тест-сортимент, исключив из него малоэффективные (максимально восприимчивые) тестеры и добавить к ним новые, перспективные линии; этот подход позволил также провести сравнение генетической структуры популяции патогена в различных регионах несмотря на то, что использованные тест-сортименты в них не были идентичны. Найдены основные закономерности изменения латвийской популяции возбудителя мучнистой росы [31, 35, 37, 39]. Показаны особенности латвийской популяции и ее отличия от популяций других регионов распространения этого патогена [39, 40].

Особое внимание было обращено на исследование проявления расо-неспецифического гена устойчивости ячменя *m10*, поскольку во все изученные годы, так же как и в других регионах, не найден ни один вирулентный к этому гену изолят. Нам впервые удалось показать наличие изменчивости по уровню агрессивности соответствующего гена вирулентности между различными изолятами природного происхождения. Показано также различие в экспрессивности ряда аллелей гена *m10*, выявлены характерные особенности проявления гена *m10* на ранних стадиях развития мучнистой росы [33, 42].

Для количественной оценки устойчивости ячменя к мучнистой росе разработаны особые методы инокуляции и анализа пораженности растения [15]. Показано, что лучшим показателем для характеристики количественной устойчивости является число пустул на единицу листовая поверхность при ограничении интенсивности инфекции в пределах, в которых ее изменения не имеют существенного влияния. Методом анализа главных компонент определен вклад различных факторов в определении числа пустул в условиях использования разработанной методики. Показано наследование расо-неспецифической устойчивости у диаллельных гибридов, влияние фитогормонов на количественную устойчивость различных генотипов [38].

Доля изолятов в популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии,  
преодолевающих соответствующий тип устойчивости

Тип устойчивости	Ген устойчивости	1981			1986			1987			1988			1989		
		Сп	Сп	Сп	Сп	Пр	Ст	Сп	Пр	Сп	Пр	Сп	Пр	Ст		
Algerian	Mla1	0	0	0	0	0	0	0	11	2	5	4				
Arabic	Mla12	53	100	90	39	45	86	81	66	65	80					
Hauters	Mlh	100	100	99	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Kwan	Mlk	100	95	98	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Laevigatum	Ml(La)	-	-	-	14	18	10	17	69	60	55					
Lyallpur	Mla7	97	78	93	90	82	100	93	93	94	86					
Monte Cristo	Mla9	97	87	82	56	85	93	75	82	66	82					
Ragusa	Mlra	88	100	99	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Ricardo	Mla3	41	18	17	17	5	49	7	12	15	10					
Rupée	Mla13	-	-	-	10	11	0	9	26	25	21					
Spontaneum	Mla6	60	86	93	90	98	95	93	64	74	91					
Weihenstephan	Mlg	100	84	99	76	100	85	94	93	100	84					

Примечания: Пр – Приекули, Сп – Саласпилс, Ст – Стенде (места сбора изолятов)



## ПОВЫШЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ

### Индукцирование генетической изменчивости отдельных признаков

Большая часть мутаций, полученных с помощью методов экспериментального мутагенеза, имеют неблагоприятное влияние на развитие растения, в то время как частота перспективных с точки зрения мутация обычно низка. Поэтому важна разработка способов, позволяющих повысить долю благоприятных изменений. Наше внимание привлекла возможность использовать в этих целях естественный отбор. В специально организованных экспериментах показано, что имеется возможность эффективно объединить методы классического мутагенеза с естественным отбором в популяциях [1-5]. Установлено, что в популяциях, обработанных мутагеном, с одной стороны протекают процессы генетической рекомбинации, которые способствуют образованию благоприятных комбинаций признаков, а с другой стороны осуществляется интенсивный естественный отбор, который элиминирует генотипы с пониженной жизнеспособностью и конкурентоспособностью. Сделан вывод, что естественный отбор в таких популяциях надо проводить в разреженных посевах и не позднее, чем 3-4 поколения после воздействия мутагенами.

В последнее время показана принципиальная возможность индуцирования наследственных изменений с помощью культуры тканей (соматональная изменчивость). До сих пор не выяснен механизм возникновения изменений, недостаточно изучен диапазон индуцированных изменений и, в связи с этим, нет единого мнения о перспективности соматональной изменчивости с точки зрения селекции. Отдельные виды растения изучены в этом смысле в разной степени; соматональная изменчивость ячменя, особенно в условиях полевого эксперимента, исследована мало и полученные результаты противоречивы. Поэтому мы в своей работе изучали возможность индуцирования с помощью культуры тканей благоприятных изменений хозяйственно-полезных количественных признаков и получения перспективного исходного материала для селекции. Установлено, что у растения-регенерантов, полученных из каллусов зрелых и незрелых зародышей ячменя, уровень соматональной изменчивости имеет один порядок с индуцированной изменчивостью при

Изменчивость высоты растения у семей R2

Генотип	MS (B)	MS (E)	G	2
				H
Абая (итого)	1736.29***	108.02	68.99	0.394
(незр. зарод.)	1567.39***	80.36	44.66	0.381
(зрел. зарод.)	1613.71***	117.96	69.90	0.379
Sv 64505 (итого)	350.97***	80.98	11.51	0.125
(незр. зарод.)	375.49***	57.01	22.91	0.297
(зрел. зарод.)	364.88***	89.51	8.80	0.090
Семьи R2 (итого)	1541.37***	90.98	60.94	0.403

традиционной мутагенезе (табл. 5). Выделены семьи с наследуемыми, благоприятными с точки зрения селекции изменениями как по протяженности вегетационного периода, так и по длине стебля [41].

#### Экспериментальное изменение взаимосвязи признаков

О влиянии мутагенов на взаимосвязь количественных признаков растения имеется относительно мало сведений, хотя оно имеет большое теоретическое и практическое значение. Наши исследования в этом направлении показали возможность изменения корреляции отдельных признаков как при воздействии ионизирующим облучением, так и химическими мутагенами [12, 29, 30]. Обнаружена волновая зависимость реакции уровня фенотипической корреляции на воздействие ионизирующим облучением. Облучение в небольших дозах вызывает понижение корреляционной зависимости, с повышением дозы облучения уровень взаимосвязи возрастает достигая и

превышая уровень контроля. Показано, что изменение фенотипических корреляций осуществляется параллельно с изменением генотипических корреляций. Разработан метод получения растения с необходимым сочетанием признаков, включающий в себя обработку растения в широком диапазоне доз мутагена с последующим отбором растения с желаемой комбинацией признаков. Используя этот метод при облучении гибридов сорта *Maia* (длинная стебель, нормально развитая корневая система) и *Brachytic* (короткая стебель, слабо развитая корневая система) удалось отобрать линии, у которых короткая стебель сочетался с нормально развитой корневой системой. Это означает, что удалось разорвать положительную связь между длиной стебля и степенью развития корневой системы. По этой причине упомянутые линии были использованы как в физиолого-генетических исследованиях, так и как доноры короткостебельности в селекции ячменя [22, 32, 34, 36]. Линии включены в коллекцию генетических ресурсов ВИРа (С.-Петербург).

#### Создание селекционного материала

Изучалась возможность привлечения перспективных с точки зрения селекции гибридов ячменя для создания дигамплоидных линий методом эмбриокультуры с целью получить рекомбинации наиболее ценных свойств исходных форм [41]. Выявлена зависимость частоты выхода дигамплоидов от генотипа культурного ячменя, выявлены лучшие гамлопродукты. Полученные в процессе исследования дигамплоидные линии переданы для дальнейшей оценки в селекционные учреждения Латвии; лучшие образцы в 1992 г. были включены в предварительное сортоиспытание.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Габилизационная работа посвящена дальнейшей разработке теории отбора у растений, существенная часть которой являются методы определения и повышения генетической изменчивости.

Особое внимание было привлечено к таким до сих пор малоизученным методам, которые позволяют оценить генетическую изменчивость каждого признака не только в отрыве от особенностей изменчивости других признаков, но учитывают как генетическую, так и паратипическую взаимосвязь. Показано, что использование этих методов существенно расширяет возможности интерпретации полученных данных и позволяет расширить их практическое применение. Используя один из методов многомерного статистического анализа — метод анализа главных компонент, были разработаны способы, которые позволяют дать генетическую оценку и на этой основе выбрать как лучших партнеров для скрещивания, так и отобрать наиболее ценные гибриды. Показаны также новые возможности при анализе взаимосвязи признаков в опытах с экспериментальным мутагенезом. Показаны закономерности изменения корреляция количественных признаков растения под влиянием мутагенов, получены новые формы растения, интересные как с теоретической, так и с практической точек зрения.

Использованы и другие нетрадиционные подходы. Так, только при помощи специально разработанной модели, реализованной на ЭВМ, параллельно со специально организованными экспериментами с растениями, дана оценка отдельных экспресс-методов определения генотипической изменчивости растения. Экспериментальный мутагенез объединен с процессами естественного отбора в популяциях, что позволяет повысить частоту изменения, благоприятных с селекционной точки зрения. Показано, что эффективным способом повышения изменчивости является использование культуры тканей. С помощью культуры каллусов и зигриокультуры получен перспективный селекционный материал ячменя, включая дигаплоидные линии, которые проходят успешную оценку в селекционных учреждениях.

Одновременно с разработкой различных методов анализа и повышения генетической изменчивости был осуществлен анализ генетической изменчивости конкретного селекционного материала. Дан-

ные, полученные в этих исследованиях, имеют не только существенное практическое, но и теоретическое значение с точки зрения частной генетики растения. В этом направлении с одной стороны были изучены хозяйственно-важные количественные признаки целого ряда полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур, в том числе таких, по которым информация о генетических особенностях изменчивости в литературе либо отсутствовала, либо имелась в крайне ограниченном объеме (райграс вестервольдский, тополь, ивы, черная смородина, герзера). С другой стороны были проведены многолетние исследования по изменчивости, связанной с устойчивостью ячменя, главной зерновой культуры Латвии, к латвийской популяции одного из наиболее вредоносных патогенов - возбудителя мучнистой росы ячменя. Подобные систематические исследования ни в Латвии, ни в других регионах стран Балтии, до сих пор не проводились. С этой целью использован новый метод анализа генетической структуры популяции патогена, создан оптимальный для условий Латвии тест-сортимент. Выявлены особенности генетического состава латвийской популяции возбудителя мучнистой росы ячменя, его отличия от популяций этого патогена в других регионах. Разработаны способы определения количественной устойчивости ячменя к мучнистой росе; показано влияние наследственных и средовых факторов на степень поражения.

Таким образом в газилитационной работе используя нетрадиционные приемы статистической обработки данных и повышения генетической изменчивости признаков были разработаны новые методы определения и повышения генетической изменчивости растения. С помощью этих методов определены особенности генетической изменчивости у широкого круга растения, получены новые формы ячменя, которые используются как в генетико-физиологических исследованиях, так и в селекционном процессе.

Список публикация

1. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение 1. Реакция растения М1 и М2 на облучение. - Известия АН ЛатвССР, 1973, N. 7, с. 24-28.
2. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение II. Изменение арифметического среднего количественных признаков в М2 - М3. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 3, с. 44-50.
3. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение III. Изменение вариативности количественных признаков в М2-М3. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 5, с. 24-31.
4. В.Я.Дишлер, Н.К.Конрад, И.Д.Рашаль. Конкуренциоспособность сортов и естественный отбор в облученной синтетической популяции овса. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 11, с. 34-39.
5. V.Y.Dishlers, I.D.Rashals. The influence of  $\gamma$  - or neutron radiation on the changes of plant productivity in populations of *Arabidopsis thaliana* in eight generations. - *Arabidopsis Information Service*, 1977, N. 14, p. 58-61.
6. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение I. Продуктивность растения. - *Генетика*, 1978, т. 14, N. 2, с. 238-241.
7. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение 2. Признаки соцветия. - *Генетика*, 1978, т. 14, N. 5, с. 779-783.
8. И.Д.Рашаль. Возможность определения компонент фенотипической изменчивости количественных признаков в популяциях растения методом Шрикганди. - В кн.: *Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений*. М., Наука, 1978, с. 88-93.

9. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков герзер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение III. Признаки роста. - Генетика, 1979, т. 15, N. 5, с. 883-886.
10. И.Д.Рашаль. Анализ метода Шрикганди с помощью моделирования на ЭВМ. - Известия АН ЛатвССР, 1979, N. 8, с. 135-139.
11. И.Д.Рашаль, С.П.Мартынов. Критический анализ применимости метода Шрикганди в генетике количественных признаков растений. - Известия АН ЛатвССР, 1979, N. 10, с. 111-126.
12. I.D.Rashals. The effect of irradiation on the variability and the correlative relationships of quantitative characters of *Arabidopsis thaliana*. - *Arabidopsis Information Service*, 1980, N. 17, p. 19-26.
13. И.Н.Холмс, И.Д.Рашаль. Изменчивость количественных признаков у райграса вестервольдского. - В кн.: Селекционно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 95-99.
14. И.Д.Рашаль. Значение корреляции количественных признаков растения при отборе и возможность их экспериментального изменения. - В кн.: Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев, Наукова думка, 1980, с. 150-154.
15. И.Д.Рашаль, В.В.Васильев. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растения ячменя мучнистой росой. - Известия АН ЛатвССР, 1982, N. 11, с. 104-107.
16. Н.В.Старова, И.Д.Рашаль, Ш.Я.Гилязетдинов, В.Н.Руденко, Л.П.Преснухина, Э.Н.Адлер, И.В.Галимова. Гетерозис у лесных древесных растений. - В кн.: Гетерозис. Минск, Наука и техника, 1982, с. 62-81.
17. А.А.Мелехина, И.Д.Рашаль, Б.Б.Янкевич. Корреляционные взаимосвязи морфологических, биохимических и хозяйственных признаков у межвидовых гибридов *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. - Сельскохозяйственная биология, 1983, N. 9, с. 44-47.

18. И.Д.Рашаль, А.А.Мелехина. Многомерный статистический анализ сопряженной изменчивости у межвидового гибрида смородины *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. - Генетика, 1983, т. 19, N. 11, с. 1869-1875.
19. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Совершенствование методов селекции растений в лаборатории генетики Института биологии АН Латвийской ССР. - Известия АН ЛатвССР, 1983, N. 12, с. 57-68.
20. И.Д.Рашаль, И.Н.Холмс. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.). - Генетика, 1983, т. 19, N. 12, с. 2002-2007.
21. И.Д.Рашаль, В.Ф.Филипека. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза. - Сельскохозяйственная биология, 1984, N. 4, с. 48-51.
22. И.Д.Рашаль. Корреляционная структура количественных признаков у короткостебельных линий ячменя с развитой корневой системой. - Цитология и генетика, 1984, т. 18, N. 5, с. 360-364.
23. И.Д.Рашаль, Г.Я.Муцениеце. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение IV. Взаимосвязи признаков. - Генетика, 1985, т. 21, N. 4, с. 680-683.
24. И.Д.Рашаль, Г.Я.Муцениеце. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение V. Использование метода главных компонент для комплексной оценки родительских форм по нескольким признакам. Генетика, 1985, т. 21, N. 4, с. 599-604.
25. И.Д.Рашаль. Генетический анализ количественных признаков. - В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М., Наука, 1985, с. 35-49.
26. И.Д.Рашаль. Особенности проявления гетерозиса у древесных растений. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков клоновых биологических моделей. - В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М., Наука, 1985, с. 112-135.



27. И.Д.Рашаль, Я.Я.Биргелис. Анализ диаллельных скрещивания клонов сосны обыкновенной. - Цитология и генетика, 1985, т. 19, № 5, с. 351-354.
28. G.Muceniece, I.Rashal. Investigation of the inheritance of quantitative characters of gerbera in diallele crosses. - Papers submitted at the International Symposium EUCARPIA Breeding and Propagation of Ornamental Plants, September 16. - 18. 1986. Prague, 1986, p. 6-14.
29. И.Д.Рашаль. Использование методов количественной генетики в генетико-селекционных исследованиях. - В кн. : Генетика и селекция в Латвийской ССР. Рига, Зинатне, 1987, с. 30-35.
30. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Индуцирование рекомбинация количественных признаков растения. - В кн.: Современные проблемы теории химического мутагенеза. Таллин, АН Эст-ССР, 1987, с. 60-66.
31. И.Д.Рашаль, Р.Х.Тюряпина. Расовый состав возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР. - Известия АН ЛатвССР, 1987, № 9, с. 129-133.
32. И.Д.Рашаль, Г.Р.Озолиня, Л.П.Лапиня. Зависимость продольного роста корней ячменя от генотипа при воздействии солями меди и серебра. - Физиология и биохимия культурных растений, 1987, т. 19, № 5, с. 505-509.
33. Г.Н.Мишина, Г.В.Сережкина, И.Д.Рашаль, Л.Н.Андреев. Особенности развития *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal на листьях различных по устойчивости генотипов ячменя. - Микология и фитопатология, 1988, т. 22, № 4, с. 292-295.
34. С.А.Каллер, Н.А.Ламан, И.Д.Рашаль. Действие экзогенного гиббереллина на проростки короткостебельного и высокорослого сортов ячменя. - Физиология и биохимия культурных растений, 1988, т. 20, № 6, с. 603-608.
35. K.Buivids, I.Raschal. Interaction of the forms *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* March. and *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. with barley. - Tagungsbericht, Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR, Berlin, 1988, N. 271, Teil I, S. 195-198.

36. И.Д.Рашаль, С.А.Каллер, Н.А.Ламан. Особенности реакции генотипов ячменя с геном карликовости *br* на экзогенный гизбереллин. - Цитология и генетика, 1989, т. 23, N. 1, с. 31-35.
37. I.Rashal, K.Buivids, R.Tyeryapina. Genetical trends in Baltic populations of some fungi of *Hordeum vulgare* L. and *Poa pratensis* L. - Bericht zum 6. Internationales Symposium Schaderreger des Getreides (6 th International Symposium Pests and Diseases of Small Grain Cereals and Maize). Jubiläumsveranstaltung 100 Jahre Pflanzenschutzamt Halle, Halle/Saale, 5. bis 9. November 1990. Teil II. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 1990, p. 531-533.
38. И.Д.Рашаль, В.В.Васильев. Зависимость размера пустул мучнистой росы *Erysiphe graminis* DC. f.sp. *hordei* Marchal от генотипа ячменя. - В кн.: Облигатный паразитизм. Цитофизиологические аспекты. М., Наука, 1991, с. 118-123.
39. И.Д.Рашаль, Р.Х.Тюряпина. Особенности генетического состава популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии. - В кн: Проблемы защиты зерновых культур от фузариоза и других болезней. Минск, Белорусский НИИ защиты растений, 1991, с. 11-17.
40. Р.Х.Тюряпина, В.Е.Сечняк, И.Д.Рашаль, Л.А.Дубинина. Сопоставление популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии и на юге Украины. - Научно-технический бюллетень ВСГИ, 1991, N 2 (79), с. 53-57.
41. I.D.Rashal. Application of tissue culture for barley breeding in Latvia. In: Breeding, Propagation, Disease Control of Glasshouse Flowers and Other Ornamental Plants. Theses of the International Symposium, Salaspils, Latvia, September 3-5, 1991. Ed. K.Buivids. Botanical Garden of the Latvian Academy of Sciences, 1992, p. 47.
42. И.Д.Рашаль, Г.Н.Мишина, Г.В.Сережкина, В.В.Васильев. Особенности взаимоотношения *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal и различных по устойчивости генотипов ячменя. - Латвийс Зинатню Академияс Вестис. В. 1992, N 8, с. 62-65.