



УДК 631.52:633.853.494
DOI 10.25230/conf11-2021-120-124

**ПОВЫШЕНИЕ УРОЖАЙНОСТИ РАПСА ПУТЁМ ГЕТЕРОЗИСНОЙ СЕЛЕКЦИИ
(обзор)**

Сырова Ю.Д.
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК
julia21795@gmail.com

Использование гетерозисного эффекта у рапса стало возможно после многочисленных экспериментов, доказывающих существование значительного гетерозиса. У гибридов ярового рапса степень гетерозиса варьирует от 20 до 50 %, у гибридов озимого рапса гетерозис



изменяется от 20 до 80 %. Величина гетерозиса у рапса зависела от методов оценки, условий окружающей среды, разнообразия генофонда. Ученые работают над созданием альтернативных генофондов, используя, в частности, метод ресинтеза рапса.

Ключевые слова: гетерозис, наследование, гибрид, рапс, урожайность, продуктивность.

Гетерозис – это превосходство гибридов F_1 по сравнению со средним значением (mid parent value) или лучшим (better parent value) родителем [1]. Увеличивается не только продуктивность, но и адаптивность, устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды. Всё это ведёт к росту урожайности, что и составляет ценность этого явления для селекции.

Понятие «гибридная сила» было введено в середине XVIII столетия [2], а термин «гетерозис» предложил G.H. Shull в 1910 г. [3]. Он выдвинул предположение, что положительное влияние скрещивания связано с состоянием гетерозиготности. Значительный шаг в познании явления гетерозиса связан с исследованиями Ч. Дарвина самоопыления и перекрестного опыления растений [4]. Основой научного подхода к изучению природы гетерозиса явилось изучение закономерностей наследования отдельных признаков, а также разработка учения о чистых линиях и популяциях в начале XX века [5].

Существуют три основные гипотезы, объясняющие генетическую основу гетерозиса: гипотезы доминирования, сверхдоминирования и эпистаза [6; 7]. Гипотеза доминирования объясняет превосходство гибридов подавлением слабых рецессивных аллелей одного родителя положительными доминантными аллелями другого родителя. Гипотеза сверхдоминирования предполагает, что гетерозиготная комбинация аллелей в локусе превосходит любую из двух возможных гомозиготных комбинаций. Гипотеза эпистаза состоит в том, что причиной гетерозиса являются эпистатические взаимодействия между различными локусами.

Результаты генетических экспериментов представленные Crow J. подтверждают гипотезу доминирования [6]. С другой стороны наблюдения Goodnight, C. J. указывают на то, что эпистаз играет значительную роль в выражении гетерозиса [7]. Кроме того, результаты мультимерных ферментативных исследований Stuber, C. являются очевидными примерами истинной сверхдоминантности [8]. Очень вероятно, что вклад вносят все три возможных причины гетерозиса, и в зависимости от материала и признаков их влияние различно.

Гетерозис может быть соматическим – более мощное развитие вегетативных органов, генеративным – более мощное развитие генеративных органов и адаптивным – лучшая приспособленность к условиям окружающей среды [9]. Существует несколько методов оценки степени гетерозиса у гибридов сельскохозяйственных растений [10]. Гетерозис гипотетический – это превышение показателя признака гибрида по сравнению со средним показателем родительских форм [11]. Гетерозис истинный – это превышение показателя признака гибрида по сравнению с лучшей родительской формой. Гетерозис конкурсный – это превышение лучшего стандартного сорта по урожайности и другим хозяйственно-полезным признакам [12].

В настоящее время практическое применение гетерозиса в селекции растений довольно успешно на многих культурах за счет создания высокопродуктивных гибридов и их использования в сельском хозяйстве. Из важнейших полевых культур – это кукуруза, рис, подсолнечник, хлопчатник, сахарная свёкла, сорго, рожь. Очень многие овощные культуры (капуста, томат, огурец, баклажан, морковь, лук и др.) высевают гибридными семенами.

Практическое использование гетерозисного эффекта у рапса стало возможным после многочисленных экспериментов доказывающих существование значительного гетерозиса и открытия в конце 60-х годов нескольких источников цитоплазматической мужской стерильности. После создания в 1993 г. достаточно надёжного механизма контролируемого



опыления у рапса, гетерозисная селекция стала приоритетным направлением в селекционной работе с данной культурой. Поэтому зарубежные селекционные учреждения уже на протяжении последних 15 лет занимаются созданием и регистрацией в основном гибридов, а не сортов.

Степень гетерозиса рапса была проанализирована в ряде исследований с широко варьирующими результатами в зависимости от используемых методов. В работе McVetty говорилось, что у гибридов ярового рапса наблюдается гетерозис 30 % с диапазоном варьирования 20–50 %, в то время как для гибридов озимого рапса сообщается о среднем гетерозисе 50 %, который изменяется от 20 до 80 % [13].

В своем литературном обзоре Becker сообщил о средних значениях гетерозиса урожайности рапса озимого в диапазоне 30 и ярового – 27 % [14]. Было замечено, что величина гетерозиса также зависит от условий окружающей среды. Часто гетерозис выше в неблагоприятных условиях и стрессовых средах, что, вероятно, свидетельствует о лучшей стабильности урожайности гибридов, наблюдаемой в работах Rosielle и Hamblin [15].

Röbbelen сообщил о значительном гетерозисе урожайности семян в топкроссе сорта озимого Jet Neuf с 19 селекционными линиями, испытанными в 3 местах. Гибриды превосходили родительский сорт, в среднем на 13 % [16]. Кнаак и Еске проанализировали гетерозис у 22 гибридов озимого рапса, полученных с помощью перекрестного скрещивания 10 сортов и селекционных линий. Наблюдаемый гетерозис средних родителей колебался от -3,9 % до 27,4 % при среднем значении 16,9 %. В том же исследовании наблюдались высокосignификантные корреляции 0,72 и 0,73 ($P=0,01$) между генетическим расстоянием, оцененным с помощью маркеров RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism), и гетерозисом по признаку урожайности семян и высоты растений соответственно [17].

Аналогичные результаты были сообщены Diers [18] и для ярового рапса. Корреляция между генетическим расстоянием и гетерозисом была показана в исследовании Lefort-Buson в 1987 г., который наблюдал средний гетерозис для урожайности семян 40 % у гибридов, полученных от скрещиваний между европейскими и азиатскими инбредными линиями. У гибридов от скрещиваний внутри групп гетерозис составлял 12–16 % [19]. Это указывало на то, что скрещивания между основными генофондами могут демонстрировать значительно более высокие уровни гетерозиса, чем скрещивания внутри генофондов. Часто высокие уровни гетерозиса, наблюдаемые при скрещивании европейских и азиатских генотипов, сильно завышаются из-за плохой экологической адаптации экзотического материала. Большие различия во времени цветения, зрелости и зимостойкости препятствуют использованию скрещиваний между европейскими и азиатскими генофондами в гибридной селекции, поэтому предпринимаются усилия для создания альтернативных гетерозисных генофондов.

Ограниченный географический ареал *B. napus* L. в сочетании с интенсивной селекцией на качество привел к узкой генетической базе у данного вида. Но его исходные предшественники являются высоко полиморфными и, следовательно, обладают широкой генетической изменчивостью, которая может быть использована для улучшения семян рапса посредством межвидовой гибридизации – ресинтеза [20].

Becker и Engqvist показали, что альтернатива генофонда в долгосрочной перспективе может быть представлена повторно синтезированным рапсом, который демонстрирует большую изменчивость [21]. Diers и Osborn оценили генетическое разнообразие между 17 ресинтезированными линиями и коллекцией из 24 яровых и озимых сортов, используя маркеры изоцима и RFLP [18]. Некоторые ресинтезированные генотипы группировались среди озимых форм, но большинство из них сильно отличались от обычного селекционного материала ярового и озимого рапса. Это указывает на то, что большое фенотипическое разнообразие, наблюдаемое в ресинтезированном рапсе, является следствием столь же большого генетического различия [21].



В комплексном исследовании гетерозиса Girke A. протестировал 88 гибридов, полученных топкроссом между 44 ресинтезированными линиями с двумя ЦМС-тестерами. Наблюдаемый гетерозис колебался от 1,4 до 55,5 %. Исследования показали, что гетерозис при скрещивании с ресинтезированными генотипами рапса может достигать уровней, аналогичных наблюдаемым Lefort-Buson (1987) в скрещиваниях между европейскими и азиатскими инбредными линиями [22].

Во ВНИИМК в 1986–1992 гг. Горловым С.Л. были проведены исследования по изучению гетерозиса на озимом рапсе. Было установлено, что у межсортовых гибридов по признаку урожайности семян гипотетический гетерозис озимого рапса составлял 20,7 %, у ярового рапса – 18,2, а истинный гетерозис соответственно 10,7 и 2,5 %. Лучшие гибридные комбинации как озимого, так и ярового рапса демонстрировали урожайность семян на 40–60 % выше продуктивности сорта-стандарта. Гетерозисный эффект по урожайности семян обусловлен увеличением ветвистости гибридных растений, сопровождающегося ростом количества стручков на растениях гибридов F_1 озимого рапса в сравнении с исходными сортами-популяциями [23].

Литература

1. Sabaghnia N., Dehghani H., Alizadeh B., Mohghaddam M. Heterosis and combining ability analysis for oil yield and its components in rapeseed // Australian journal of crop science. – 2010. – № 4 (6), – P. 390–397.
2. Кельрейтер И., Вульф Е.В. Учение о поле и гибридизации растений (ред., авт. биогр. очерка); акад. Н.И. Вавилов (общ. ред., вступ. ст.) – М.; Л.: ОГИЗ – Сельхозгиз, 1940. – 246 с.
3. Shull G.H. Gowen (Ed.) J.W. Beginnings of the heterosis concept // Heterosis. Iowa State College Press, Ames, IA, 1952. – P. 14–48.
4. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире – М.-Л.: Сельхозгиз, 1939. – 343 с.
5. Рокицкий П.Ф. Хотылева Л.В. Достижения генетики в Белорусской ССР // Очерк развития генетических исследований в СССР: [докл. конф.]. – М., 1976. – С. 52–76.
6. Crow J.F., Coors J.G., Pandey S. Dominance and overdominance // The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Madison, WI. 1999. – P. 49–58.
7. Goodnight C. J., Coors J. G., Pandey S. Epistasis and heterosis // The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Madison, WI. 1999. – P. 59–68.
8. Stuber C. W., Coors J. G., Pandey S. Biochemistry, molecular biology, and physiology of heterosis // The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Madison, WI. 1999. – P. 173–183.
9. Gustafson A. The effect of heterozygosity on viability and vigor // Hereditas. 1946. – P. 263–286.
10. Кобылянский В. Д. Рожь: Генетические основы селекции. – М.: Колос, 1982. – 271 с.
11. Malinovsky E. The problem of heterosis // VI Bull. Acad. Polon. So. – 1952. – № 41.
12. Пастухов И.О. Селекционно-генетические принципы создания гетерозисных гибридов рапса ярового (*Brassica napus* L.) в условиях ЦЧР: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05 ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свёклы и сахара имени А.Л. Мазлумова», 2018. – 135 с.
13. McVetty P.B.E., Pinish R. Comparison of the effect of nap and pol cytoplasm on the performance of three summer oilseed rape cultivar-derived isoline pairs // Can. J. Plant Sci. – 1994. – V. 74. – P. 729–731.
14. Becker H.C., Engquist G.M. The potential of resynthesized rapeseed for hybrid breeding // Proc. 9th Intern. Rapeseed Congr. – 1995. – V. 1. – P. 113–115.



15. Rosielle A.A., Hamblin J. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non stress environments // *Crop Sci.* – 1981. – 21. – P. 943–946.
16. Röbbelen, G., Plarre W., Schuster W. (Hrsg.) Raps (*Brassica napus* L.) // Fischbeck, Lehrbuch der Züchtung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen, Band 2, Spezieller Teil, Berlin: 1985. – P. 289–303.
17. Knaak C., Ecke W. Genetic diversity and hybrid performance in European winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *Proceedings of the 9th International Rapeseed Congress*, Cambridge, England, 4. –1995. – P. 110–112.
18. Diers BW, Osborn T. Genetic diversity of oilseed *Brassica napus* germplasm based on restriction fragment length polymorphisms // *Theor Appl Genet.* – 1994. – 88. – P. 662–668.
19. Lefort – Buson M. Heterosis and genetic distance in rapeseed (*Brassica napus* L.): crosses between European and Asiatic selfed lines // *Genome.* – 1987. – P. 413–418.
20. Seyis F., Snowdon RJ., Luhs W., Friedt W. Molecular characterization of novel synthesized rapeseed (*Brassica napus*) lines and analysis of their genetic diversity in comparison with spring rapeseed cultivars // *Plant Breed.* – 2003. – 122. – P. 473–478.
21. Becker H.C., Engqvist G.M. The potential of resynthesized rapeseed for hybrid breeding // In: *Proceedings of the 9th international rapeseed congress*, 4–7. Cambridge, UK. The Dorset Press, Dorchester, 1995. – P 113–115.
22. Girke A. Extending the rapeseed gene pool with resynthesized *Brassica napus* L. // I: Genetic diversity. *Genet Resour Crop Evol.* – 2012. – P. 1441–1447.
23. Горлов С.Л. Селекция озимого рапса (*Brassica napus* L.) на гетерозис: дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.05. – Краснодар, 1995. – 141 с.

INCREASING RAPE SEED YIELDS BY THE WAY OF HETEROSIS SELECTION

Syrova Yu. D.

Usage of heterosis effect in rapeseed became possible after plenty experiments which proved existence of the significant heterosis. A level of heterosis in spring rapeseed hybrids varied from 20 to 50 %, in winter rapeseed hybrids – from 20 to 80 %. A meaning of heterosis in rapeseed depended on the estimation methods, environments, gene pool diversity. Scientists do their best to create alternative gene pools using in part method of rapeseed resynthesis.

Key words: heterosis, inheritance, hybrid, rapeseed, yield, productivity.