

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ТОМСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А.В. Попов, О.И. Полякова

ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Учебно-методическое пособие

Томск
Издательство Томского государственного университета
2020

РАССМОТРЕНО И РЕКОМЕНДОВАНО методической комиссией
Биологического института ТГУ

Протокол № 220 от 10.12.2020 года

Председатель комиссии: канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники А.Л. Борисенко.

Данное учебно-методическое пособие позволит познакомиться с основными разделами генетики, такими как наследственность и изменчивость, генетика и эволюция, а так же классификацией видов отбора, методами гибридизации древесных пород, интродукцией как методом селекции и генетической оценкой селекционного материала.

Пособие необходимо для изучения теоретической и практической частей следующих учебных курсов: «Лесная генетика», «Лесная селекция», «Лесная генетика и селекция». В пособии представлены список литературы и электронных ресурсов, что позволит основательно изучить вопросы ведения лесного хозяйства на генетико-селекционной основе.

Издание соответствует основным образовательным программам по направлениям подготовки: «Лесное дело», «Ландшафтная архитектура». Учебно-методическое пособие рассчитано для преподавателей и обучающихся средне-специальных и высших образовательных учреждений в области лесного хозяйства и ландшафтной архитектуры.

СОСТАВИТЕЛИ: *А.В. Попов, О.И. Полякова*

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	4
1. История развития генетики	5
2. Наследственность	8
2.1. Законы наследования. Моногибридное скрещивание	9
2.2. Законы наследования. Полигибридные скрещивания	15
2.3. Цитологические основы наследственности	19
3. Изменчивость.....	22
3.1. Мутационный процесс. Классификация мутаций	23
3.2. Полиплоидия и анеуплоидия.....	25
4. Генетика и эволюция.....	28
4.1. Генетика популяций	28
5. Генетические основы селекции.....	35
6. Лесная селекция.....	37
6.1. Исходный материал для селекции лесных пород.....	37
7. Методы лесной селекции	39
7.1. Отбор	39
7.2. Гибридизация	48
7.3. Интродукция как метод селекции	57
7.4. Нетрадиционные методы селекции лесных пород.....	64
8. Генетическая оценка селекционного материала	65
Примеры решения задач	78
Словарь терминов.....	87
Список рекомендованной литературы	92
Список рекомендованных электронных ресурсов	95

ПРЕДИСЛОВИЕ

Интерес к лесной генетике возник более двух веков назад, когда лесники впервые осознали, что семена одного и того же вида, собранные в разных географических точках, растут по-разному, если их посадить вместе в общей среде. Примерно 60 лет назад первые исследователи инициировали крупномасштабные программы изучения древесных пород с целью изучения географических происхождений (климатипов) основных лесообразующих пород, создания генетически улучшенного посадочного материала для различных целей и создания объектов лесного семеноводства основных лесообразующих пород. Сегодня лесная генетика – это захватывающая и сложная область исследований, охватывающая все разделы генетики (менделевская, молекулярная, популяционная и количественная генетика) и их применение в области сохранения генов, улучшения деревьев и биотехнологии. Каждый из этих аспектов имеет свою терминологию и набор понятий; однако все лесные генетики должны иметь общее представление обо всех дисциплинах и уметь интегрироваться в них. Таким образом, в этом пособии составители стремятся дать сбалансированное представление о текущем состоянии знаний по каждой дисциплине, а также интеграция и демонстрация взаимосвязей между ними. Изучение лесной генетики важно не только из-за уникальной биологической природы лесных деревьев (большие, долгоживущие многолетние растения, покрывающие 30% площади суши), но и из-за их социального, экологического и экономического значения в мире. Деревья являются ключевым компонентом разнообразных лесных экосистем, независимо от того, сохраняются ли они в своем естественном состоянии или используются для различных ресурсов, включая лесные продукты. Таким образом, самая важная причина для изучения лесной генетики – дать представление об эволюции, сохранении, управлении и устойчивости мировых природных и управляемых лесов.

1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ

Генетика изучает два неразрывных свойства живых организмов: наследственность и изменчивость. Слово «генетика» в 1906 г. придумал У. Бэтсон, он же определил содержание новой науки как физиологию наследственности и изменчивости.

Единство двух этих свойств обнаруживается на всех уровнях организации живых систем. Изменчивость – это разнообразие, представление о котором дает систематика: известно около 300000 видов цветковых растений, 100000 видов грибов, 1500000 видов насекомых и т. д. Каждый вид характеризуют черты, воспроизводящиеся из поколения в поколение, что демонстрирует свойство наследственности.

Механизм наследственной передачи признаков, а точнее их задатков – генов, в настоящее время хорошо изучен. Этим мы обязаны, прежде всего, чешскому ученому Г. Менделю, который в 1865 г. открыл законы наследования дискретных задатков (факторов), или генов, как их теперь называют. Заслугой Г. Менделя является то, что из непрерывной характеристики растений он выделил дискретные признаки, выявил константность и контрастность их проявления, а также ввел понятие доминантности и рецессивности. Все эти приемы впоследствии вошли в гибридологический анализ любого организма. В результате скрещивания растений, обладающих двумя парами контрастных признаков, Г. Мендель обнаружил, что каждый из них наследуется независимо от другого. Признаки контрастны, не теряются при гибридизации и проявляются в последующих поколениях. Эти краеугольные закономерности наследования признаков, названные через много лет «законами Менделя», неизменно проявляются у любых живых организмов, вступающих в скрещивание, а также у их потомства, т. е. у всего живого. Обнаруженные правила наследования легко описываются математическими символами и схемами, позволяющими задолго до появления потомков точно предсказывать его характеристики.

Выявленные Г. Менделем закономерности наследования по достоинству были оценены только в 1900 г., когда они вновь были

открыты независимо друг от друга тремя исследователями: Гуго де Фризом в Голландии, Карлом Корренсом в Германии и Эрихом Чермаком в Австрии. К. Корренс и Э. Чермак еще раз продемонстрировали справедливость менделевских закономерностей для гороха, а Г. де Фриз подтвердил это сразу для 16 видов растений. Вскоре было доказано, что те же законы наследования справедливы и для животных. В 1909 г. У. Бэтсон опубликовал сводку, где перечислил около 100 признаков растений и приблизительно столько же у животных, для которых доказано наследование по Менделю. Менделизм прочно вошел в науку.

В самом начале XX в. (1901) Г. де Фриз (1848-1935) сформулировал мутационную теорию, во многом совпавшую с теорией гетерогенеза (1899) русского ботаника С. И. Коржинского (1861-1900). Согласно мутационной теории Коржинского – де Фриза наследственные признаки не являются абсолютно константными, а могут скачкообразно изменяться вследствие изменения – мутирования их задатков.

Важнейшая веха в развитии генетики – создание хромосомной теории наследственности, в первую очередь трудами американского эмбриолога Т. Х. Моргана (1866-1945) и его школы. Т. Х. Морган вместе со своими учениками А. Стертевантом, К. Вриджесом и Г. Меллером во втором десятилетии XX века сформулировал представления о линейном расположении генов в хромосомах и создал первый вариант теории гена – элементарного носителя наследственной информации. Проблема гена стала центральной проблемой генетики и всегда отражала и отражает глубину нашего понимания явлений наследственности и изменчивости.

Развитие представлений о качественных закономерностях наследственной изменчивости нашло свое продолжение в трудах советского ученого Николая Ивановича Вавилова (1887-1943), сформулировавшего в 1920 г. закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Этот закон обобщил огромный фактический материал о параллелизме изменчивости близких родов и видов, связав, таким образом, воедино генетику и систематику. Он

явился крупным шагом на пути последующего синтеза генетики и эволюционного учения.

Новый этап развития генетики начинается в 50-е гг. в результате коллективных усилий представителей многих наук: кроме генетиков, это физики, химики, математики и микробиологи. Результатом этого синтеза знаний стала расшифровка в 1953 г. структуры ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком, которые обобщили данные рентгеноструктурного анализа, полученные М. Уилкинсом и Р. Франклин. Модель признали быстро и повсеместно. Она, кроме того что объясняла все известные факты о молекулярной структуре ДНК, предлагала матричный принцип ее воспроизведения (репликации), открыла пути для понимания множества других фундаментальных механизмов генетических процессов. Именно время открытия Уотсона и Крика многими современными учеными считается датой рождения молекулярной биологии.

Новая революция в генетике произошла в середине 70-х гг. Используя знания об организации наследственного аппарата различных модельных объектов, удалось разработать технологии манипуляций с генами, которые позже получили название генной инженерии. С концом 70-х гг. ассоциируется время, когда создавались предпосылки осуществления грандиозных геномных проектов. Так сейчас называют систему манипуляций, имеющих целью клонирование всей геномной ДНК того или иного вида с последующим прочтением (секвенированием) всех последовательностей нуклеотидов.

Таким образом, за один век, если считать от момента осознания законов Менделя в 1900 г., генетика прошла путь от развития представлений о дискретности наследственности до фактического создания новых живых организмов методами генетических манипуляций по воле человека.

2. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Наследственность – это свойство живых организмов закреплять, сохранять в поколениях возникающие изменения или новообразования. Этим свойством обеспечивается преемственность поколений: от кошки рождается кошка, и это животное, как совокупность новообразований, отличается от любого другого вида, в том числе и семейства кошачьих. Наследственность, как свойство живых существ, связана с воспроизведением себе подобных и реализуется в процессе размножения. Однако при этом часто наблюдается неполное соответствие потомства и родителей. Это несоответствие связано с появлением новообразований. Те из них, которые в последующих поколениях сохраняются, не исчезают, являются наследуемыми; те же, которые не закрепляются в поколениях, называют ненаследуемыми.

Сходство потомков с родителями обусловлено наличием в оплодотворенной яйцеклетке (зиготе) материализованной информации о всех признаках и свойствах организма на разных этапах его индивидуального развития. Эта информация является планом построения и развития организма и называется наследственной информацией. Она дискретна и способна сохраняться и передаваться из поколения в поколение, реализуясь в онтогенезе. Элементарной структурной единицей наследственной информации является нуклеотид, пара комплементарных нуклеотидов двунитчатой ДНК – *рекон, мутон, или сайт*.

Элементарная смысловая единица наследственной информации – *триплет* (кодон в нити РНК) представляет собой сочетание трех последовательно соединенных друг с другом в одной нити ДНК нуклеотидов. Триплет кодирует одну аминокислоту в полипептидной цепочке.

Ген – функциональная единица наследственной информации, контролирующая синтез одного отдельного пептида. Исходя из этого определения, термины ген, генетический локус и цистрон являются синонимами.

2.1. Законы наследования. Моногибридное скрещивание

Скрещивание, в котором родительские формы отличаются аллелями одного гена, называется моногибридным. Уже при первом знакомстве с результатами опытов Менделя на примере моногибридного скрещивания можно убедиться в том, что генетик постоянно имеет дело с признаками и определяющими их генами. Передачу генов (их аллелей) из поколения в поколение прослеживают по проявлению того или иного признака (рис. 1). Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал *доминантным*, а подавляемый – *рецессивным*. Само же явление преобладания у гибридов признака одного из родителей Г. Мендель назвал доминированием.

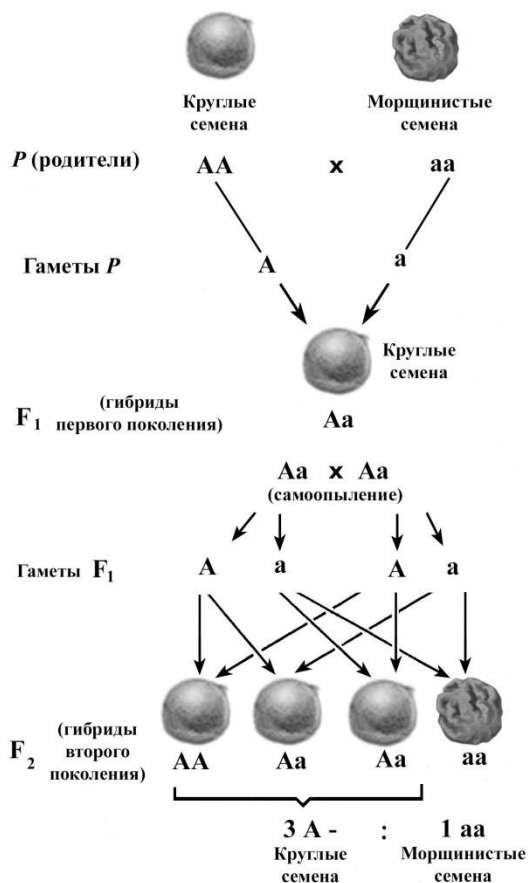


Рис.1. Моногибридное скрещивание растений гороха с круглыми и морщинистыми семенами

При составлении таких схем или решении задач родительские особи обозначаются символом P , а гибриды n -го поколения – F_n . Доминантные аллели обозначаются большими буквами (A), рецессивные – маленькими (a). Организмы, произошедшие от слияния гамет, несущих одинаковые наследственные задатки, называются

гомозиготными. Они могут быть гомозиготными по доминантным (AA) или по рецессивным (aa) генам. Организмы, произошедшие от слияния гамет, несущих различные наследственные задатки, называются гетерозиготными (Aa).

Выявленная закономерность была названа законом единообразия гибридов первого поколения, или первым законом Менделя, а также правило доминирования. Первый закон Менделя – при скрещивании двух гомозиготных организмов, относящихся к разным чистым линиям и отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных проявлений признака, все первое поколение гибридов (F₁) окажется единообразным и будет нести проявление признака одного из родителей.

Закон расщепления или второй закон Менделя гласит, что при скрещивании двух гетерозиготных потомков первого поколения между собой, во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом отношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1. Вследствие доминирования в F₁ проявляется признак только одного из родителей – округлость семян. Среди гибридов F₂ происходит расщепление в соответствии со случайной комбинаторикой двух типов гамет А и а. Соотношение 3:1 – это расщепление по фенотипу, т. е. по исследуемому признаку. В то же время группа растений F₂ с доминантным признаком неоднородна. Часть из них (Aa) при дальнейшем самоопылении вновь расщепляется в следующем поколении, или в F₃, а другая часть (AA) не расщепляется. Эти два типа растений количественно соотносятся как 2Aa: 1AA и, как принято говорить, различаются по генотипу, т.е. по своим наследственным задаткам – генам. Таким образом, в случае полного доминирования расщепление по генотипу 1AA: 2Aa: 1aa не совпадает с расщеплением по фенотипу: 3A–: 1aa. Прочерк в данном случае означает, что генотипы AA и Aa объединены и записаны в виде фенотипического радикала А–.

Расщепление по генотипу и фенотипу может совпадать в тех случаях, когда признак проявляет неполное доминирование, т.е. наблюдается его промежуточное выражение у гетерозигот при сравнении с обеими гомозиготными родительскими формами, как,

например, при наследовании красной и белой окраски цветков у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa* L.). В этом случае гетерозиготные растения имеют розовые цветки, и в F_2 наблюдается расщепление в соотношении 1AA (красные цветки): 2Aa (розовые цветки): 1aa (белые цветки) (рис. 2).

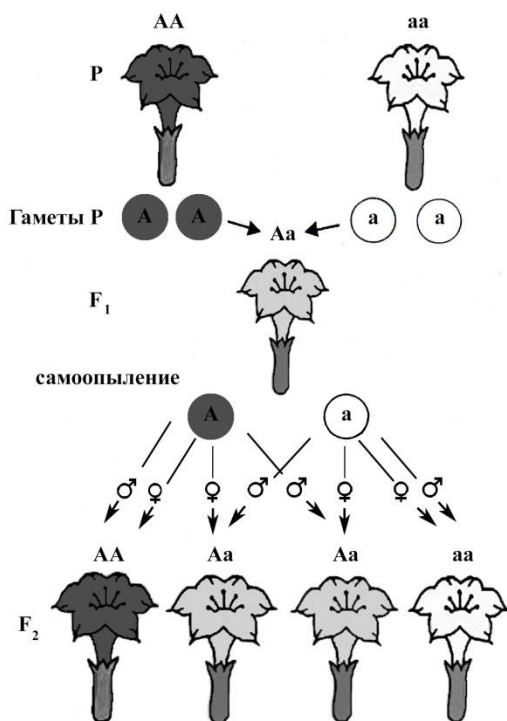


Рис. 2. Расщепление в моногибридном скрещивании при неполном доминировании у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa* L.)

Как и всякая гипотеза, соответствующая реальным механизмам, гипотеза Менделя содержала возможность предсказания. Так, согласно логике Менделя, если действительно гетерозиготы F_1 , образуют с равной вероятностью гаметы, несущие доминантные и ре-

цессивные задатки, то при возвратном скрещивании гибридов F_1 (Aa) с растениями, гомозиготными по рецессивным задаткам (aa), следует ожидать совпадения в расщеплении по генотипу и фенотипу. При этом число особей с доминантным и рецессивным проявлением признака должно быть одинаковым (рис. 3). Действительно, при подобном скрещивании было получено именно такое соотношение классов. Например, скрещивая гибриды F_1 (гетерозиготные Aa) по признаку окраски цветка (пурпурная/белая), с растениями, имеющими белые цветки (aa) Мендель получил соотношение: 85 растений с пурпурными цветками и 81 с белыми, что очень близко к ожидаемому соотношению $1Aa : 1aa$.

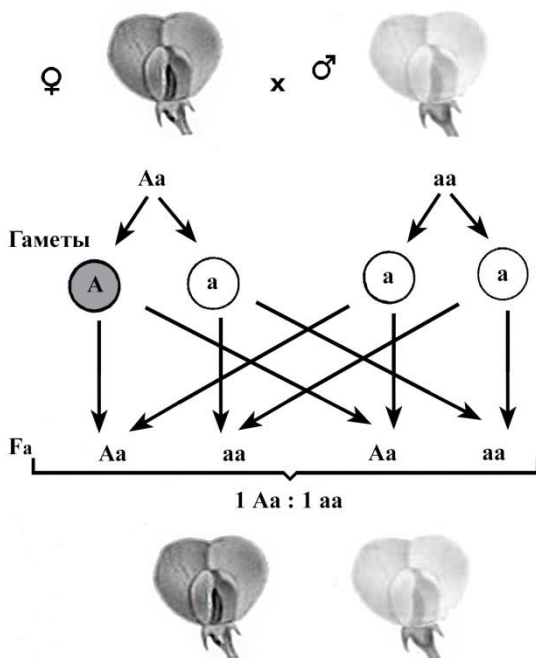


Рис. 3. Анализирующее скрещивание (по окраске цветков гороха)

Скрещивание формы с доминантным признаком и формы – гомозиготного рецессива получило название анализирующего скрещивания. Гаметы гомозиготного рецессива анализируют генотип формы, несущей доминантный признак, вскрывают соотношение типов гамет, образуемых гетерозиготой, или выявляют гомозиготность доминантной формы.

На основе анализа своих скрещиваний Мендель пришел к важному выводу о том, что рецессивные задатки не исчезают в гетерозиготном организме, а остаются неизменными и вновь проявляются при встрече с такими же рецессивными задатками в последующих поколениях или в анализирующих скрещиваниях.

Явление доминирования не исчерпывает все случаи взаимодействия аллелей. Мы уже упоминали явление неполного доминирования. Кроме того, известны случаи отсутствия доминантно-рецессивных отношений или, точнее, случаи кодоминирования. Типичный пример такого взаимодействия аллелей – наследование антигенных групп крови человека: А, В, АВ и 0, детерминируемых геном I. Известны три типа аллелей этого гена: I^A , I^B , i^0 . При гомозиготности $I^A I^A$ эритроциты имеют только поверхностный антиген А (группа крови А, или II). При гомозиготности $I^B I^B$ эритроциты несут только поверхностный антиген В (группа В, или III). В случае гомозиготности $i^0 i^0$ эритроциты лишены антигенов А и В (группа 0 или I). В случае гетерозиготности ($I^A i^0$ или $I^B i^0$) группа крови определяется соответственно А(II) или В (III). Эритроциты имеют соответственно антигены только А или только В. Это уже известный нам случай полного доминирования. Если же человек гетерозиготен $I^A I^B$ его эритроциты несут оба антигена: А и В (группа крови АВ, или IV). Это и есть случай кодоминирования. Аллели I^A и I^B работают в гетерозиготе независимо друг от друга, что и определяют с помощью иммунологических методов.

Пример наследования групп крови иллюстрирует и явление множественного аллелизма: ген I представлен тремя разными аллелями, которые комбинируются в зиготах только попарно.

Явление множественного аллелизма широко распространено в природе. Известны обширные серии множественных аллелей,

определяющих тип совместимости при опылении у высших растений, при оплодотворении у грибов, детерминирующих окраску шерсти животных, глаз у дрозофилы, форму рисунка на листьях белого клевера, наконец, у растений, животных и микроорганизмов известно много примеров так называемых аллозимов, или аллельных изоэнзимов – белковых молекул, различия между которыми определяются аллелями одного гена.

2.2. Законы наследования. Полигибридные скрещивания

Скрещивание, в котором родительские формы различаются аллелями двух генов, носит название дигибридного. Гибриды, гетерозиготные по двум генам (в данном случае гибриды F_1), называют дигетерозиготными. Точно так же рассматривают три-, тетра- и в общем случае полигибридные скрещивания и соответственно три-, тетра- и полигетерозиготы.

Классический пример анализа дигибридного скрещивания дал Г. Мендель, скрестивший две формы гороха, различающиеся одновременно по форме и по окраске семян. Материнское растение образовывало круглые желтые семена, а отцовское – морщинистые зеленые семена. Согласно правилу доминирования и закону единообразия гибридов первого поколения все гибридные семена были круглыми желтыми. Растения, выращенные из этих семян, подвергались самоопылению, и в результате получены гибридные семена второго поколения. В соответствии с законом расщепления вновь появились морщинистые, а также зеленые семена. При этом были обнаружены все возможные сочетания исследуемых признаков. Этот феномен отражает сущность третьего закона Менделя – закона независимого наследования признаков, или, говоря более строго, независимого комбинирования генов.

В рассматриваемом дигибридном скрещивании гибридные семена второго поколения (гибриды F_2) расщепились в следующем соотношении: 315 круглых желтых, 108 круглых зеленых, 101 морщинистых желтых, 32 морщинистых зеленых. Это соотношение очень близко к 9:3:3:1 (рис. 4).

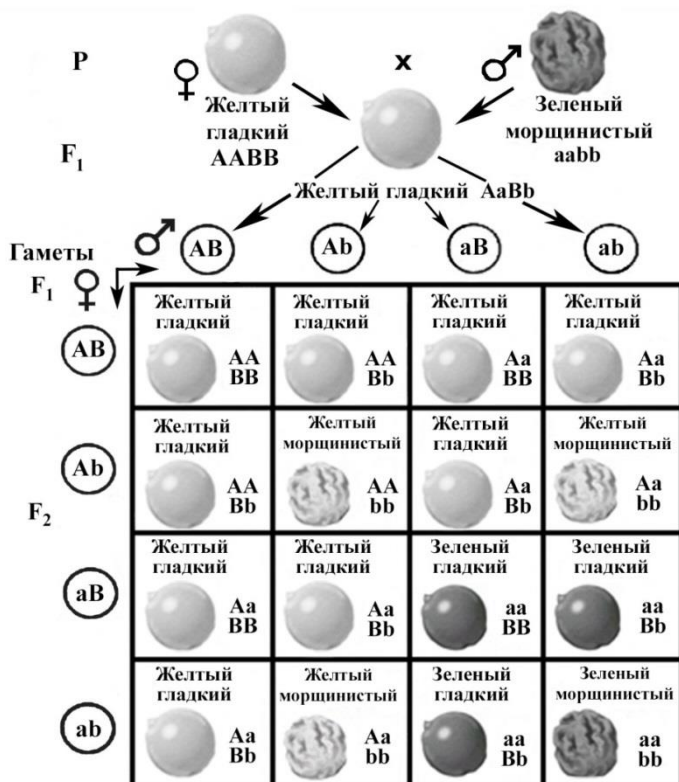


Рис. 4. Определение расщепления по генотипу в F₂ дигибридного скрещивания при помощи решетки Пеннета

Рассуждая аналогично, можно представить расщепление в тригибридном скрещивании, т.е. когда родители различаются по аллелям трех генов, а в F₁ образуются тригетерозиготы, при тетрагибридном скрещивании – тетрагетерозиготы и так далее в любом полигибридном скрещивании. Соотношения генотипических и фенотипических классов в F₂ полигибридных скрещиваний, а также

число типов гамет у гибридов F_1 определяются простыми формулами, представленными в табл. 1.

Таблица 1

Формулы, характеризующие расщепление при полигибридном скрещивании (гибриды F_1 гетерозиготны по n генам)

Число	Значение
Типов гамет F_1	2^n
Генотипических классов в F_2	3^n
Фенотипических классов (при полном доминировании в F_2)	2^n

Комплементарность (дополнительное действие генов) – взаимодействие неаллельных генов, при котором они дополняют друг друга, а признак формируется лишь при одновременном действии двух доминантных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развития признака.

Эпистаз – тип взаимодействия генов, при котором проявление одного гена находится под влиянием другого гена (генов), неаллельного ему. Ген, подавляющий фенотипические проявления другого, называется эпистатическим (ингибитором, супрессором); ген, чья активность изменена или подавлена, называется гипостатическим. Условно эпистаз изображают: $pr > st^+$ и $st > pr^+$. В данном случае рецессивная аллель pr эпистатична по отношению к доминантной аллели st^+ , а st эпистатична по отношению к pr^+ . Данный случай взаимодействия генов называют также двойным рецессивным эпистазом.

Полимерия – взаимодействие неаллельных множественных генов, одинаково влияющих на развитие одного и того же признака. Например, при скрещивании растений пастушьей сумки с треугольными плодами (стручками) и с овальными плодами в F_1 образуются растения с треугольными плодами. При их самоопы-

лении в F_2 наблюдают расщепление на растения с треугольными и овальными стручками в соотношении 15:1. Это объясняется тем, что существуют два гена, действующих однозначно. В этих случаях их обозначают одинаково (A_1 и A_2). Тогда все генотипы: A_1-A_2- , $A_1-a_2a_2$, $a_1a_1 A_2-$ будут иметь одинаковую фенотипическую характеристику – треугольные стручки, и только растения $a_1a_1 a_2a_2$ будут отличаться – образовывать овальные стручки. Это случай так называемой некумулятивной полимерии. Однозначные, или полимерные, гены могут действовать и по типу кумулятивной полимерии. Рассмотрим опыт Г. Нильссона-Эле, в котором он описал окраску эндосперма зерен пшеницы. При этом интенсивность окраски эндосперма оказалась пропорциональной числу доминантных аллелей разных генов в тригибридном скрещивании. Наиболее окрашенными были зерна $A_1A_1 A_2A_2 A_3A_3$, а зерна $a_1a_1 a_2a_2 a_3a_3$ не имели пигмента. Между этими крайними типами при расщеплении в F_2 наблюдали промежуточные варианты в соотношении 1:6:15:20:15:6:1.

Плейотропия – множественное действие гена, когда один ген может влиять на развитие нескольких признаков. Например, в опытах Менделя окраска цветков и окраска семенной кожуры зависели от одного гена. У высших растений гены, обуславливающие красную (антоциановую) окраску цветков, одновременно контролируют красную окраску стебля. Множественное, или плейотропное, действие генов связывают с тем, на какой стадии онтогенеза проявляются соответствующие аллели. Чем раньше проявится аллель, тем больше эффект плейотропии.

Рассматривая действие гена, его аллелей, необходимо учитывать не только генные взаимодействия, но и модифицирующее действие среды, в которой развивается организм. Известно, что у примулы окраска цветка розовая ($P-$) – белая (pp) наследуется по моногибридной схеме, если растения развиваются в интервале температур 15-25 °С. Если же растения F_2 вырастить при температуре 30-35 °С, то все цветки у них оказываются белыми. Наконец, при выращивании растений F_2 в условиях температуры, колеблющейся около 30 °С, можно получить разнообразные соотношения:

от 3Р– : 1рр до 100% растений с белыми цветками. Такое варьирующее соотношение классов при расщеплении в зависимости от условий внешней среды или от условий генотипической среды носит название варьирующей пенетрантности. Пенетрантность – частота проявления аллеля определенного гена у разных особей родственной группы организмов, гомозиготных по этому гену. Пенетрантность выражают долей особей, проявляющих исследуемый признак, среди всех особей одинакового генотипа по контролируемому (изучаемому) гену.

Степень проявления варьирующего признака называется экспрессивностью. Экспрессивность обычно выражают количественно в зависимости от отклонения признака от дикого типа.

Тот факт, что признак может проявиться или не проявиться у особей данного генотипа в зависимости от условий или варьировать в различных условиях среды, убеждает в том, что фенотип – это результат действия (и взаимодействия) генов в конкретных условиях существования организма. Способность генотипа так или иначе проявляться в различных условиях среды отражает норму его реакции – способность реагировать на варьирующие условия развития.

2.3. Цитологические основы наследственности

Митоз – способ деления эукариотических клеток, при котором каждая из двух дочерних клеток получает генетический материал, идентичный исходной клетке. Митоз лежит в основе роста и вегетативного размножения всех организмов, имеющих ядро – эукариот. Основное значение митоза – идентичное воспроизведение клетки, поддержание постоянства числа хромосом, а следовательно, копирование генетической информации. В связи с этим организмы, размножающиеся вегетативно, образуют большое число идентичных особей, или клоны.

Строение хромосом. В зависимости от расположения центромеры различают:

1. акроцентрические, или палочкообразные, хромосомы, у которых центромера находится на конце или второе плечо настолько мало, что его не различают на цитологических препаратах;

2. субметацентрические хромосомы с плечами разной длины;

3. метацентрические хромосомы, у которых центромера расположена посередине или почти посередине.

Центромера, или первичная перетяжка – важнейшая часть хромосомы. Она определяет движение хромосомы и различима в виде более светлой зоны, которая движется в митозе, увлекая за собой несколько отстающие плечи хромосомы. Центромера имеет сложное строение: в ней находится ДНК с характерной последовательностью нуклеотидов, ассоциированная со специальными белками.

Вторичные перетяжки связаны с образованием ядрышек, их также называют ядрышковыми организаторами. Во вторичных перетяжках локализуются гены, ответственные за синтез рРНК. Синтез и созревание рРНК происходят в ядрышках.

Теломеры, или концевые участки хромосом, в значительной степени ответственны за существование хромосом как индивидуальных образований. Концы разорванных хромосом могут сливаться между собой, но никогда не сливаются с теломерами. Следовательно, именно теломеры препятствуют слипанию хромосом.

В структуре хромосом, видимых в световой микроскоп, различают более темные участки – так называемый *гетерохроматин* и более светлые – *эухроматин*. В гетерохроматине хромосомы сильнее спирализованы, чем в эухроматине. Гетерохроматиновые участки функционально менее активны, чем эухроматиновые, в которых и локализована большая часть известных генов.

У некоторых хромосом есть спутники – участки, соединенные с остальной частью хромосомы тонкой нитью хроматина. Форма и величина спутника постоянны для хромосом, которые их имеют.

Кариотипом называют совокупность признаков, по которым можно идентифицировать данный хромосомный набор: число хромосом, их форма, определяемая прежде всего расположением центромер, наличие вторичных перетяжек, спутников, чередова-

ние эухроматиновых и гетерохроматиновых районов и т. д. Таким образом, кариотип – это паспорт вида.

Мейоз – это два следующих друг за другом деления клетки, которые лежат в основе образования гамет, содержащих один набор (n) хромосом, в отличие от соматических клеток, имеющих два набора ($2n$) хромосом. Мейоз – способ деления клетки, лежащий в основе редукции числа хромосом: $2n \rightarrow n$. Редукция числа хромосом в мейозе и последующее оплодотворение лежат в основе поддержания постоянства числа хромосом и тем самым наследственных задатков вида из поколения в поколение. Кроме того, мейоз обеспечивает комбинативную изменчивость. В мейозе происходит также рекомбинация участков гомологичных хромосом.

3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменчивость – свойство организмов нарушать однообразие особей в процессе размножения и индивидуального развития. Отклоняющиеся от нормы особи называют вариантами. Если между отдельными вариантами наблюдаются незначительные постепенные переходы, то такую изменчивость называют непрерывной, флюктуирующей, или количественной. При резких отклонениях, не связанных между собой промежуточными вариантами (формами), наблюдают прерывистую, альтернативную, или качественную, изменчивость. Качественные признаки контролируются, как правило, одним или немногими генами, действие которых четко отделено от действия ненаследственных факторов. Количественные признаки (мерные, полигенные) контролируются суммарным действием большого числа генов.

Различают изменчивость наследственную и ненаследственную (табл. 2). Под наследственной понимают способность к изменениям самого генетического материала, а под ненаследственной – способность организмов реагировать на условия окружающей среды, изменяться в пределах нормы реакции, заданной генотипом.

Таблица 2

Типы изменчивости

ИЗМЕНЧИВОСТЬ		
НАСЛЕДСТВЕННАЯ		НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ
КОМБИНАТИВНАЯ	МУТАЦИОННАЯ	ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ

Наследственную изменчивость, в свою очередь, подразделяют на комбинативную и мутационную. Комбинативная изменчивость представляет собой результат рекомбинации генов и рекомбинации хромосом, несущих различные аллели, и выражается в разнообразии организмов – потомков, получивших новые комбинации дискретных единиц генетического материала, уже существовавших у родительских форм. В то же время мутационная из-

менчивость – это возникновение новых вариантов дискретных единиц генетического материала, прежде всего новых аллелей.

Ненаследственная (фенотипическая) изменчивость некоторыми исследователями (С. А. Мамаев) делится на: внутривидовую и внутриорганизменную, или эндогенную. Внутривидовая изменчивость подразделяется на:

1. индивидуальную – проявление дифференциации особей в пределах вида;
2. половую – зависящую от пола;
3. хронографическую (временную), включающую возрастную (онтогенетическую) и сезонную изменчивости;
4. экологическую, обусловленную воздействием на растение определенных факторов окружающей среды;
5. географическую – результат дифференциации вида в пределах ареала в широтном и меридиональном направлениях;
6. гибридогенную – на границах ареалов в местах спонтанной гибридизации.

Эндогенная (или метамерная) изменчивость – это изменчивость органов (листьев, цветков, плодов, семян и т. п.) в пределах особи.

Принято выделять также онтогенетическую изменчивость – это реализация нормы реакции организма во времени, в ходе его индивидуального развития. По этому критерию она относится к ненаследственной изменчивости. Существует, однако, ряд фактов, несомненно указывающих и на изменения самого генетического материала в ходе онтогенеза, что сближает онтогенетическую изменчивость с наследственной.

3.1. Мутационный процесс. Классификация мутаций

В соответствии с определением Г. де Фриза, мутация представляет собой явление скачкообразного, прерывистого изменения наследственного признака.

Основные положения мутационной теории Г. де Фриза сводят к следующему.

1. Мутации возникают внезапно как дискретные изменения признаков.

2. Новые формы устойчивы.

3. В отличие от ненаследственных изменений мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг какого-либо среднего типа. Они представляют собой качественные изменения.

4. Мутации проявляются по-разному и могут быть как полезными, так и вредными.

5. Вероятность обнаружения мутаций зависит от числа исследованных особей.

6. Сходные мутации могут возникать неоднократно.

Существует несколько принципов классификации типов мутаций.

А. По характеру изменения генома

1. Геномные мутации – изменение числа хромосом.

2. Хромосомные мутации, или хромосомные перестройки – изменение структуры хромосом.

3. Генные мутации – изменения генов.

Б. По проявлению в гетерозиготе

1. Доминантные мутации.

2. Рecessивные мутации.

В. По отклонению от нормы, или так называемого дикого типа

1. Прямые мутации.

2. Реверсии. Иногда говорят об обратных мутациях, однако очевидно, что они представляют собой только часть реверсий, поскольку в действительности широко распространены так называемые супрессорные мутации.

Г. В зависимости от причин, вызывающих мутации

1. Спонтанные, возникающие без видимой причины, т.е. без каких-либо индуцирующих воздействий со стороны экспериментатора.

2. Индуцированные мутации (изменчивость под влиянием внешних агентов).

Только эти четыре способа классификации изменений генетического материала носят достаточно строгий характер и имеют

универсальное значение. Каждый из подходов в этих способах классификации отражает некоторую существенную сторону возникновения либо проявления мутаций у любых организмов: эукариот, прокариот и их вирусов.

Существуют и более частные подходы к классификации мутаций.

Д. По локализации в клетке

1. Ядерные.
2. Цитоплазматические. В этом случае обычно подразумевают мутации неядерных генов.

Е. По отношению к возможности наследования

1. Генеративные, происходящие в половых клетках.
 2. Соматические, происходящие в соматических клетках.
- Очевидно, два последних способа классификации мутаций применимы только к эукариотам, а рассмотрение мутаций с точки зрения их возникновения в соматических или половых клетках имеет отношение только к многоклеточным эукариотам.

Наконец, очень часто мутации классифицируют по их фенотипическому проявлению, т.е. в зависимости от изменяющегося признака. Тогда рассматривают мутации летальные, морфологические, биохимические, поведенческие, устойчивости или чувствительности к повреждающим агентам и т.д.

3.2. Полиплоидия и анеуплоидия

Всеобъемлющая изменчивость затрагивает любые признаки и любые генетические структуры: гены, хромосомы, геномы. Полиплоидия и анеуплоидия представляют собой результат изменений числа хромосом, которые согласно традиционной классификации относят к геномным мутациям, т.е. изменениям генома — гаплоидного набора хромосом с локализованными в них генами.

Наряду с последовательными регулярными изменениями плоидности, или числа наборов хромосом ($2n \leftrightarrow n$), в жизненных циклах эукариот встречаются случаи сверхнормального умножения числа хромосом. Если такие изменения пропорциональны (кратны)

гаплоидному набору (n), то говорят о полиплоидии, или полиплоидизации. Если изменяется число экземпляров только одной или некоторых хромосом набора, то говорят об анеуплоидии.

Полиплоидия (а также гаплоидия) – это в строгом смысле показатель числа повторений одного и того же генома в составе комплексов более высокого порядка. При автополиплоидии повторен один и тот же геном, а при аллополиплоидии – в единый комплекс входят два или более разных геномов.

Принято различать сбалансированные полиплоиды с четным числом наборов хромосом: $4n$, $6n$, $8n$ и т. д. – и несбалансированные полиплоиды с нечетной плоидностью: $3n$, $5n$, $7n$ и т. д. Последние обычно имеют пониженную фертильность, поскольку нечетное повторение каждой из хромосом создает препятствие для их регулярной конъюгации и последующего распределения в мейозе. Такой проблемы не возникает у сбалансированных полиплоидов.

Анеуплоидия, или гетероплоидия, возникает вследствие изменения числа хромосом, не кратного гаплоидному набору. В результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе могут возникать половые клетки с лишними хромосомами, и тогда при последующем слиянии с нормальными гаплоидными гаметами они образуют зиготы $2n+1$, или трисомии, по определенной хромосоме. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приведет к образованию зиготы $2n-1$, или моносомии, по какой-либо из хромосом. Полисомия и моносомия могут иметь самостоятельное фенотипическое проявление вследствие изменения соотношений доз некоторых генов или нарушения генного баланса.

Гаплоидию как аномальное состояние генома, при котором гаплоидными оказываются организмы, в норме содержащие двойной набор хромосом, следует рассматривать особо. Обычно гаплоиды меньше диплоидов. Они более депрессивны у перекрестноопыляющихся растений, чем у самоопылителей, что, вероятнее всего, объясняется сохранением у первых в гетерозиготе рецессивных аллелей с неблагоприятным действием. Во всех случаях клетки у

гаплоидов мельче, чем у диплоидов, что в основном и объясняет их более миниатюрные размеры.

Мейоз у гаплоидов протекает крайне аномально, поскольку хромосомы не имеют гомологов, отсутствуют конъюгация и образование хиазм, в связи с чем нарушено распределение хромосом в мейозе. Лишь в редких случаях при скрещивании гаплоидов за счет образования нередуцированных гамет может произойти нормальное оплодотворение. Обычно же они стерильны.

Несколько сложнее обстоит дело с полигаплоидами, или гаплоидами, полученными от аллополиплоидных видов. Полигаплоиды содержат более одного генома. Эти геномы могут быть эволюционно близкими, и тогда полигаплоиды в мейозе образуют биваленты и бывают фертильными. Пример такого рода – мейоз у полигаплоидов тимopheевки ($2n = 42$), являющейся аллогексаплоидом.

Гаплоиды у растений редко возникают спонтанно. Обычно их получают несколькими способами:

1. Задержкой опыления, которая приводит к тому, что яйцеклетка начинает делиться без оплодотворения.
2. Опылением пыльцой, ядра которой убиты большими дозами излучений. Опылением пыльцой другого вида.
3. Близнецовым методом. Если в одном семени два или несколько зародышей, один из них бывает гаплоидным. Причины этого явления не ясны.
4. В культуре пыльников, например у петунии или табака, довольно часто удается получать гаплоидные растения – регенеранты.

Возможность получения гаплоидных растений привлекает тем, что открывает перспективы селекции на гаплоидном уровне, позволяет изучать проявление рецессивных мутаций непосредственно и переводить перспективные формы в диплоидное состояние за счет образования нередуцированных спор или диплоидизации при воздействии колхицина и других митозных ядов.

4. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

Современная эволюционная теория, основы которой заложил Чарлз Дарвин в середине XIX века, представляет собой основу развития биологии как науки. Дарвин в своей концепции, получившей затем наименование «дарвинизм», предложил понятие естественный отбор. Тем самым был сформулирован естественно-научный принцип, объясняющий происхождение и динамику совершенствования мира живых существ. Развитие генетики, в особенности генетики популяций, и объединение ее с дарвинизмом привели в середине XX в. к возникновению синтетической теории эволюции (СТЭ), на базе которой был позже сформулирован блочный, или модульный, принцип молекулярной эволюции – наиболее характерная черта современных эволюционных представлений. В итоге дарвиновский эволюционизм приобрел черты, характерные для строгой научной теории, обладающей предсказательной силой, когда следствия теории становятся доступными экспериментальной проверке. Это в первую очередь относится к пониманию основных тенденций в эволюции генетического материала. Одновременно, благодаря развитию экологической генетики, все больший акцент в теории эволюции делается на эволюции экосистем как надорганизменных и надвидовых образований.

4.1. Генетика популяций

Биологическая эволюция – процесс изменения и дивергенции организмов во времени. Элементарная единица этого процесса должна удовлетворять следующие требования:

1. Она должна быть далее неделима и выступать во времени и пространстве как единое целое.
2. Она должна быть способна наследственно изменяться во времени, измеряемом биологическими поколениями.
3. Она должна существовать в конкретных природных условиях.

Таким образом, популяция является элементарной эволюционной структурой, удовлетворяющей этим требованиям. Популяцией называется общность индивидуумов определенного вида, связанных происхождением (родством), скрещиванием (гибридизацией) и общностью территории.

Элементарным эволюционным событием следует считать наследственное изменение популяции. Такое изменение может произойти, например, под влиянием отбора, длительно действующего в одном направлении. При этом нужно помнить, что отбор наиболее приспособленных форм происходит по их фенотипу, благоприятствуя одним и препятствуя другим в оставлении потомства, т.е. в распространении генетического материала. Отбор по фенотипу тем не менее должен способствовать изменению соотношения генотипов в популяции и тем самым изменять ее наследственную структуру. Следует отметить, что элементарное эволюционное событие еще не представляет собой эволюционного процесса, а служит только его предпосылкой.

Итак, эволюционный процесс оперирует с популяциями, в пределах которых происходят свободные – случайные скрещивания, или панмиксия. Такие популяции называют также панмиктическими, или менделевскими. Наиболее распространена точка зрения, согласно которой процессы, происходящие в популяциях, – элементарные события микроэволюции – лежат в основе макроэволюционных преобразований.

Главное отличие методологии популяционной генетики от уже привычной методологии генетического анализа заключается в том, что она имеет дело не с чистыми линиями и индивидуальными скрещиваниями, а с наследованием в больших совокупностях организмов, гетерогенных по своему генетическому составу.

Всю совокупность генов популяции называют ее генофондом и определяют как $2N$, где N – число особей. Таким образом, в каждом рассматриваемом локусе имеется $2N$ генов, когда речь идет о популяции диплоидных организмов. Это выражение справедливо для всех генов, кроме тех, которые находятся в X-хромосоме при гетерогаметности одного пола.

Важнейшей характеристикой популяции являются частоты аллелей (генов) и генотипов. Генофонд популяции воплощается в значениях частот генотипов, определяемых на репрезентативных (достаточно больших) выборках, которые должны делаться случайно для исключения субъективных ошибок экспериментатора.

Элементарное эволюционное событие – изменение частот аллелей в популяции. Изменение и дивергенция биологических форм во времени основываются на двух главных явлениях: изменчивости и изменении частот аллелей и генотипов. Изменение частот аллелей и генотипов в популяции составляет сущность элементарного эволюционного события. Сам по себе отбор в чистых линиях, т.е. в отсутствие генетической гетерогенности, не создает новых форм. Вместе с тем и наследование в гетерогенной популяции само по себе не изменяет частот аллелей. К изменению частот аллелей и генотипов в генетически гетерогенной популяции приводит отбор.

Изменение частот аллелей и генотипов возможно не только вследствие отбора, но и в результате мутаций, миграции особей, случайного дрейфа генов, изоляции, а также избирательного, или ассортативного скрещивания. Все эти факторы, действующие в популяциях, называют факторами динамики популяций.

Отбор действует на фенотипы, а косвенно сказывается на изменении частот аллелей. В зависимости от того, какое влияние оказывает отбор на признаки, различают три типа отбора:

1. стабилизирующий, способствующий сохранению среднего значения признака (теория стабилизирующего отбора разработана И. И. Шмальгаузенем);
2. дизруптивный или рассекающий, способствующий стабилизации крайних значений признака;
3. направленный, или движущий, способствующий непрерывному изменению признака в определенном направлении (рис. 5).

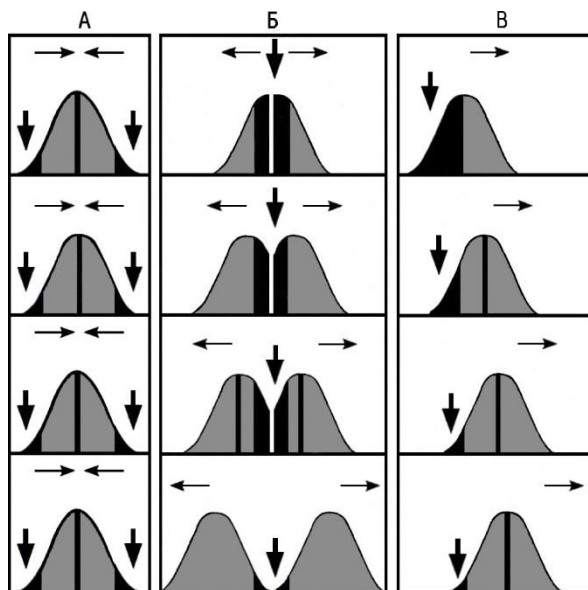


Рис. 5. Три главных типа отбора: А – стабилизирующий; Б – дизруптивный; В – движущий. Затемненные области – фенотипы, элиминируемые отбором

Беляев ввел также понятие «дестабилизирующий отбор». Этим термином он обозначил повышение разнообразия в популяции при резком изменении направления отбора, в частности, в популяциях животных при их одомашнивании.

Мутационный процесс – основа возникновения гетерогенности популяции. Из-за наличия мутационного процесса трудно говорить о существовании истинно чистых – гомозиготных линий в течение длительного времени. Р. Фишер (1930) подсчитал, что в панмиктической популяции вероятность сохранения селективно нейтральной мутации близка к нулю. Если вновь возникающая мутация имеет селективное преимущество в 1%, то вероятность ее сохранения равна приблизительно 2%. Таким образом, сам по себе мутационный процесс, мутационное давление недостаточны для распространения рецессивной мутации.

Поток генов, или миграции особей, представляет собой обмен генами между популяциями. Если популяции имеют разные частоты аллелей, то миграция может приводить к изменению частот аллелей, привносимых особями-иммигрантами. Непосредственные результаты такого события сходны с последствиями возникновения мутаций, однако миграция изменяет частоты аллелей значительно быстрее, чем мутации. Влияние потока генов на динамику популяций тех или иных организмов зависит от скорости распространения гамет и расстояния между локальными популяциями.

Дрейф генов, или генетико-автоматические процессы, также оказывает влияние на частоты аллелей в популяциях. В зависимости от условий существования популяции проходят через периоды максимальной и минимальной численности. Это так называемые волны жизни. Кроме того, неравномерное пространственное распределение особей в популяциях растений, а также предпочтительные скрещивания в популяциях животных нарушают случайность скрещиваний (панмиксию). Вследствие этих обстоятельств генофонд каждого следующего поколения формируется некоторой выборкой из особей родительского поколения. Поэтому он подвержен изменчивости, обусловленной ошибкой выборки. Чем меньше выборка, тем больше ошибка, т.е. тем больше колебания частот аллелей. Эти изменения частот аллелей чисто случайны и не являются следствием отбора. Если популяция подвергается отбору, то любое случайное изменение, происходящее в направлении действия отбора, повышает его эффективность. Любое случайное изменение в противоположном направлении замедляет отбор. Подобные случайные изменения могут привести к элиминации аллели, обуславливающей наибольшую приспособленность, и к закреплению в популяции аллели, обуславливающей меньшую приспособленность, если утраченная аллель не будет восстановлена в результате мутационного процесса. Если дрейф генов приводит к снижению приспособленности популяции, то она может вымереть. В то же время иногда возникают особи, значительно отличающиеся от остальных членов популяции и обладающие при этом высоким уровнем приспособленности. Такие случаи Э. Майр

называл «генетической революцией». Некоторые биологи считают, что каждый новый вид возникает в результате генетической революции. Однако такая точка зрения не общепринята. При возникновении новой популяции за счет иммиграции очень малого числа особей многие аллели исходной, или материнской, популяции утрачиваются. Тогда новая популяция развивается на основе обедненного поначалу разнообразия генофонда, изменяющегося в результате мутаций, отбора и других факторов динамики популяций. Влияние исходного, ограниченного разнообразия генофонда на последующую судьбу популяции названо эффектом основателя.

Инбридинг – форма гомогамии, скрещивание близкородственных форм в пределах одной популяции организмов. Инбридинг имеет несколько следствий для популяции:

1. повышение гомозиготности;
2. проявление рецессивных аллелей;
3. при обычно отрицательном эффекте рецессивных аллелей инбридинг влечет за собой ослабление особей (инбредная депрессия);
4. повышение фенотипической изменчивости вследствие выхода в гомозиготу многих аллелей.

Степень кровного родства, т. е. уровень инбридинга, зависит от изменения численности популяций, от наличия ассортативных, или избирательных, скрещиваний в природных условиях, а также от различных способов разведения при селекционном процессе.

Внутривидовая изоляция популяций друг от друга означает прекращение потока генов. Если популяции остаются изолированными на протяжении ряда поколений, то они могут дивергировать, или дифференцироваться, по генотипической структуре, особенно если отбор в них действует в разных направлениях. Дифференциация таких популяций может дать начало новым видам. Изоляцию обеспечивают географические, или территориально-механические, и биологические факторы. Биологические факторы изоляции в конечном итоге основаны на генетических факторах. Даже поведенческие, или этологические, факторы изоляции базируются на генетических различиях особей. В то же время следует выделить и

собственно генетические факторы изоляции, такие как; 1) полиплоидия, 2) хромосомные перестройки, 3) ядерно-цитоплазматическая несовместимость, 4) несовместимость экспрессии отдельных генов вследствие их мутационных изменений. Генетические, так же как и другие факторы изоляции, увеличивают вероятность скрещивания между родственными особями и тем самым повышают степень инбридинга в популяциях. Те или иные формы изоляции лежат в основе видообразования и приводят к различной экологической специализации биологических форм, к освоению ими новых экологических ниш.

5. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Селекция – это наука, изучающая биологические основы и разрабатывающая методы создания и улучшения пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Н. И. Вавилов считал, что селекция как наука объединяет подходы эволюционной биологии и генетики. Поскольку свойства живых организмов определяются их генотипом и подвержены наследственной и модификационной изменчивости, развитие селекции должно быть основано на законах генетики.

По мнению С. Бороевича, при создании сорта или породы на основе выработанной модели необходимо учитывать реальные возможности, которые можно оценить, ответив на следующие вопросы.

1. Можно ли с помощью имеющегося материала создать генотипическую изменчивость, которая обеспечит успех селекции?
2. Достаточно ли генотипическая изменчивость создаваемой популяции для комбинирования признаков, по которым ведется селекция?
3. Какие методы отбора в популяции обеспечат наиболее эффективное выделение лучшего потомства и получение нового сорта?
4. Какой должна быть генетическая структура сорта, чтобы она соответствовала агроэкологическим условиям и отвечала потребностям товарного производства, рынка?
5. Как испытывать отобранные линии, гибриды и популяции, чтобы надежно выделять лучшие генотипы?

Уже простое перечисление этих вопросов показывает, что процесс селекции должен опираться на знание генетических закономерностей наследования признаков, их изменчивости, на знание популяционной генетики, различных способов скрещивания и методов отбора.

Ранее было упомянуто об огромном разнообразии вариантов, которое может обеспечить комбинативная изменчивость. Достаточно сказать, что, например, гетерозигота по 16 генам при само-

опылении образует более 43 млн генотипов. При изучении наследования так называемых качественных признаков такой уровень гетерозиготности исключительно редок. В то же время при изучении генетического контроля признаков продуктивности растений и животных – урожайности, скорости роста – расщепление в потомстве гибридов редко происходит менее чем по 16 генам.

Первая важная особенность элементов продуктивности – их непрерывное варьирование, характерное для всех количественных, т.е. мерных, признаков, к которым относятся масса, рост животных, молочность, яйценоскость и др. То же самое справедливо и для мерных признаков растений.

Вторая особенность этих признаков – их зависимость от большого числа взаимодействующих генов. Если упростить проблему и предположить, что расщепление происходит по шести несцепленным генам, то доминантное состояние каждого гена увеличивает проявление изучаемого признака на некую условную единицу измерения.

Третья особенность количественных признаков заключается в том, что они также подвержены влиянию модификационной изменчивости, в результате чего еще больше «смазываются» различия между классами. Все вместе это приводит к тому, что изменчивость по количественным признакам оказывается непрерывной.

Таким образом, наследование и изменчивость по количественным признакам нельзя изучать теми же методами, что и по качественным признакам. В первом случае используют термины сильный и слабый ген (гены) в зависимости от их влияния на количественный признак. Между сильными и слабыми генами можно наблюдать промежуточные варианты проявлений. Кроме того, вследствие плейотропии один и тот же ген можно рассматривать как сильный по отношению к одним признакам и как слабый по отношению к другим. Изменчивость вследствие расщепления по многим генам называют полигенной, а обуславливающие ее слабые гены – полигенами.

6. ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Селекция представляет собой область наиболее полного практического воплощения знаний, получаемых генетикой. *Селекция* – это наука о методах создания сортов и гибридов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. То есть в понятие селекции как науки вкладывается более широкий смысл, чем в исходный термин. Селекцией еще называют отрасль производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов растений, а также животных.

В лесном хозяйстве проблема селекции до недавнего времени игнорировалась, особенно у нас в стране, поскольку существовала возможность получения необходимых лесных продуктов с девственных лесов. В последние десятилетия ситуация меняется существенным образом. Ввиду недостаточности древесины и других продуктов леса развиваются новые отрасли хозяйства с целью восполнения дефицита. Ярким примером является плантационное лесоразведение. Плантации и у нас в стране, и за рубежом создаются на многих сотнях тысяч гектаров. Они требуют повышенных затрат по уходу и защите. Посадочный и посевной материал должен быть генетически проверенным, высокопродуктивным, устойчивым и обеспечивать получение необходимых продуктов.

Зеленое строительство, рекреационное, овражно-балочное и полезащитное лесоразведение также требуют определенных сортов лесных пород, которые можно получить только с помощью селекции.

6.1. Исходный материал для селекции лесных древесных пород

Среди систематиков до сих пор идут споры об объеме и отличительных признаках такой основной систематической категории, как вид. Однако постепенно на смену представлениям о неделимом монотипном виде приходит понятие о политипической структуре вида, сторонниками которой были и наши ученые В.Н. Сука-

чев и Н.И. Вавилов. В.Н. Сукачев отмечал среди внутривидовых следующие категории:

- экотипы – наборы биотипов, отвечающие определенным условиям существования, включающие климатипы, эдафотипы, ценотипы – как результат групповой изменчивости;

- лузусы – формы, отличающиеся какими-либо признаками, но не обладающие определенным ареалом или не относящиеся к определенным экотипам, например красно- и зелено-шишечные формы ели;

- aberrации – редкие резко уклоняющиеся формы: змеевидные, плакучие и т. п.;

- экады – ненаследственные формы, или модификации.

В последние десятилетия изменчивость лесных пород стали изучать на биохимическом уровне. При этом исследуются изозимы (аллозимы), антигены, терпены и другие вещества. Изозимы – это множественные формы энзимов (специализированных белков, которые ускоряют биохимические реакции), синтез которых контролируется более чем одним геном, в то время как аллозимы – альтернативные формы фермента, кодируемые различными аллелями одного и того же гена.

Под исходным материалом подразумевают культурные и дикие формы растений, используемые для выведения новых сортов. Основными источниками исходного материала являются естественные (местные и интродуцированные) популяции, гибридные популяции, полученные на основе внутривидовых и отдаленных скрещиваний, инцухт-линии, индуцированные мутанты и полиплоиды.

Успех селекции обусловлен формовым разнообразием древесных растений. Лесные деревья настолько изменчивы, что почти невозможно найти два экземпляра, которые были бы полностью сходны по строению, внешнему виду и жизненным проявлениям. Из всего многообразия селекционеры отбирают ценные в каком-либо отношении фенотипы и разрабатывают меры по их сохранению.

7. МЕТОДЫ ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ

При селекционном процессе, и в частности лесных древесных пород, используют методы многих смежных наук (дендрологии, экологии, физиологии, математики и др.). Но основные в настоящее время следующие: отбор, гибридизация с использованием гетерозиса и цитоплазматической мужской стерильности, полиплоидия и мутагенез и некоторые другие.

7.1. Отбор

Значение искусственного отбора по достоинству оценил Ч. Дарвин. Собственно, успехи селекционеров, владевших приемами отбора, и натолкнули Ч. Дарвина на идею естественного отбора. Сходство между эволюционным процессом и селекцией дало Н. И. Вавилову основание назвать селекцию эволюцией, направляемой человеком.

Наряду со сходством естественного и искусственного отбора между ними есть и существенные различия. Искусственный отбор проводят при определенных условиях, избранных селекционером. Искусственный отбор экспериментатор ведет совсем не обязательно в сторону адаптивного проявления признака. Наконец, естественный отбор идет в условиях преимущественно случайных скрещиваний, обеспечивающих то или иное приближение к панмиксии, в то время как искусственный отбор проводят при строго контролируемых скрещиваниях небольшого числа особей.

Необходимо помнить, что время селекционера ограничено, ограничена и выборка (популяция), с которой он работает. Этим искусственный отбор также отличается от естественного. Поэтому искусственный отбор нельзя вести сразу по всем признакам: приходится отбирать лучших по определенным признакам, но средних по другим или всем остальным.

Естественный отбор встречается в форме центростремительного (стабилизирующего), центробежного (дизруптивного) и линей-

ного (направленного) отборов, а также в форме комбинаций этих видов.

Центростремительный (стабилизирующий) отбор – это отбор, при котором в случае сохранения среднего уровня условий среды обитания при репродукции сохраняются особи, выражение комплекса признаков у которых приближается к среднему для всей популяции. Отклоняющиеся от модального типа особи элиминируются. Этот отбор сохраняет в популяции определенную однородность особей, то есть стабилизирует популяцию.

Центрбежный (дизруптивный, разрывающий) отбор – это естественный отбор, который осуществляется в том случае, когда исходная популяция является настолько неприспособленной к имеющимся условиям внешней среды, что практически любое отклонение особи от модального для популяции типа приобретает селекционные преимущества и поддерживается отбором в процессе репродукции. При дизруптивном отборе исходная популяция расщеленяется на ряд менее объемных, но более узколокально приспособленных популяций.

Линейный (направленный, движущий) отбор – это естественный отбор, когда при размножении преимущество получают формы с уклонением признаков в определенном направлении от среднего для популяции типа. В этом же направлении в процессе непрерывного линейного отбора сдвигается и модальный тип популяции.

Искусственный отбор разделяют на бессознательный и сознательный (методический). *Бессознательный отбор* – это наиболее ранняя форма селекции, при которой человек сохранял лучшие и уничтожал худшие формы. При этом цель создания новых форм и сортов им не ставилась, и результаты отбора были непредвидимыми. *Методический отбор* – это сознательно применяемый человеком метод селекции, при котором заранее ставится цель создания сортов растений и пород животных с нужными признаками и свойствами. В основном методический отбор проводится по комплексу признаков, формирующих нужную для селекционера форму, и лишь в специальных случаях – по одному какому-нибудь

признаку (односторонний отбор), но это, как правило, приводит к снижению общей жизнеспособности организма.

Выделяют прямой и непрямой (косвенный отбор). Прямой отбор ведут по селективному признаку. Непрямой – по косвенному, который связан каким-либо образом с прямым. В пределах онтогенеза проводят так называемую раннюю диагностику развития признака, то есть пытаются оценить свойства селектируемых образцов на ранних этапах онтогенеза.

Методический отбор делится на массовый и индивидуальный.

Массовый отбор проводят по внешним, фенотипическим характеристикам в направлении, избранном селекционером. Генетический эффект отбора зависит от того, насколько точно селекционер может различать нужные генотипы. Наследуемость количественных признаков часто низка, поэтому ориентация только на фенотип особи ненадежна. Массовый отбор может дать результаты только при достаточно высоком коэффициенте наследуемости. Массовый отбор эффективен в отношении признаков, контролируемых одним или немногими генами, т. е. для качественных признаков. Количественный анализ результатов селекции «моногенных» признаков проводят на основе закономерностей популяционной генетики. Массовый отбор редко бывает успешным по полигенным признакам с низким коэффициентом наследуемости. В этом случае необходимо применять индивидуальный отбор.

Учитывая значительную гетерогенность лесных древесных пород и трудность применения к ним других видов отбора, массовый отбор широко используется в их селекции. Выбор желательных, наиболее пригодных для селекции типов (как правило, небольшой процент), называют *позитивным* массовым отбором, а искоренение нежелательных форм – *негативным*. Последний не следует смешивать с *отрицательно* действующим отбором, когда из популяции удаляются наследственно ценные компоненты насаждения и сохраняются менее ценные (например, в результате так называемых выборочных или приисковых рубок).

При позитивном массовом отборе в лесном хозяйстве применяют разные методы: отбор лучших географических происхожде-

ний, или климатипов; отбор лучших эдафотипов в пределах какого-либо географического района; отбор лучших (плюсовых) насаждений; отбор лучших (плюсовых) деревьев; отбор лучших сеянцев в питомниках и семян по крупности и качеству.

Отбор географических происхождений, или климатипов. Главные лесные породы различного географического происхождения имеют ясно выраженные наследственные свойства по габитусу крон, ветвей и других морфолого-физиологических признаков. Переброска семян из одного климатического района в другой должна осуществляться на основании опытов по изучению климатических экотипов. Лучший производственный эффект, наибольшую успешность и благонадежность имеют, как правило, посевы в посадках из местных семян.

Фенология отдельных климатипов имеет свои особенности. Начало вегетации разных климатипов зависит от хода весны. При наступлении сразу высоких температур вегетация начинается почти у всех климатипов (одновременно), тогда как медленное нарастание высоких температур весной вызывает развитие северных и южных форм в разное время. Окончание вегетации происходит у разных климатипов не одновременно. Более северные климатипы заканчивают вегетацию раньше, а южные – позже. Отношение к крайностям температуры у отдельных климатипов различно.

Репродуктивная способность климатипов тоже различна. У северных форм при произрастании их в более южных условиях возраст возмужалости наступает раньше, причем количество шишек у северных форм меньше, чем у местных.

Требовательность к свету у климатипов различна. Для отдельных климатипов существует свой оптимум освещения. Северные климатипы более устойчивы к навалу снега из-за наличия у них более узких крон, что связано еще и с условиями освещения на севере. Дифференциация стволов с возрастом наблюдается в связи с разным отношением к свету, к заморозкам, а также с разной формой кроны и другими свойствами.

Отбор лучших эдафотипов. Закономерности, отмеченные в поведении климатипов, не всегда проявлялись в результате того, что при сборе семян не учитывались почвенно-экологические условия. Разработки М.М. Вересина сводились к трем положениям:

1. в целях повышения успешности и продуктивности насаждений сбор и использование семян следует, как правило, производить с учетом типов леса и условий произрастания, группируя их соответствующим образом;

2. в пределах каждой группы сбор семян следует производить в наиболее продуктивных древостоях, на лучших почвах;

3. при нехватке семян в некоторых группах переброску их можно допускать из смежной группы с более продуктивными древостоями и почвами в менее продуктивную в данном экологическом ряду, но не наоборот, а для равноценных по продуктивности групп – с учетом их экологических условий и диапазона приспособляемости получаемого от каждой из них лесокультурного материала.

Отбор лучших (плюсовых) насаждений. В данном географическом или лесосеменном районе выбирают лучшие по продуктивности, форме стволов и другим качествам насаждения и только их используют для заготовки семян и последующего выращивания растений. Кроме отбора лучших насаждений, в лесах может проводиться негативный отбор в виде верхового и отборного прореживания. При этом для успешного роста лучших деревьев удаляют менее продуктивные независимо от качества их наследственных задатков.

Отбор лучших (плюсовых) деревьев. Выбирают наиболее соответствующие задачам селекции старые деревья, которые также называют отборными, материнскими, плюсовыми или элитными. Из черенков этих деревьев без предварительной оценки их наследственных свойств создают прививочные плантации (так называемые прививочные семенные плантации первого поколения или порядка). Ожидается некоторое повышение продуктивности насаждений, созданных из семян, полученных на этих плантациях. Однако эти ожидания особенно при селекции на продуктивность

по массе не всегда оправдываются. При селекции на другие признаки (форму ствола и кроны, устойчивость и др.) массовый отбор по фенотипу может быть более эффективным.

Отбор в питомниках и среди семян. Этот отбор может включать сортировку: растений по величине и семян по массе.

Сортировка растений по величине. При всех одинаковых условиях выращивания (размещение, масса семян и плодов и др.) сортировкой растений в однолетнем и более старшем возрасте удастся несколько изменить состав наследственной массы в направлении более быстрого роста в молодом возрасте.

Сортировка семян и отбор их по абсолютной массе. Многочисленные исследования показали, что семена и плоды лиственных и семена хвойных пород с высокой абсолютной массой имеют более высокую всхожесть. Растения из них в молодом возрасте устойчивы к неблагоприятным факторам и опережают в росте растения, выросшие из семян с меньшей абсолютной массой. Позже растения сравниваются в своем росте, и в дальнейшем решающую роль играют уже наследственные задатки, а не факторы внешней среды.

Индивидуальный отбор основан на оценке генотипа растения или животного, используемого в селекционном процессе. Для этого необходимо получить потомство отбираемого организма и оценить его показатели. У растений при индивидуальном отборе изучают семьи от перекрестного опыления или самоопыления отдельных растений (инбридинг или инцухт). На последующих этапах отбора используют лучшие семьи или тех особей, которые дали наибольшее число потомков с высокими показателями.

Одним из вариантов оценки потенций селективируемых организмов является сиб-селекция, которая заключается в закладке индивидуальных семей или проведении индивидуальных скрещиваний и разделении полученного потомства на две части в каждой семье. Половину каждого потомства проверяют по выбранному показателю и таким образом выявляют наилучшую семью. Далее оставшуюся часть потомства лучшей семьи размножают, получают следующее поколение и всю процедуру повторяют вновь.

Индивидуальный отбор затруднен при работе с самонесовместимыми растениями. Тем не менее знание генетического контроля несовместимости и получение самосовместимых мутантов позволяет преодолеть эту трудность.

Селекцию по количественным признакам можно облегчить, если для косвенного отбора по таким признакам использовать какие-либо гены с качественным проявлением – сигнальные маркеры, или сигналы, как их называл А. С. Серебровский. В последнее время в качестве сигналей используют полиморфизм, выявляемый на уровне ДНК. Этот подход успешен, если наследование определенных аллельных вариантов коррелирует с наследованием анализируемого признака благодаря совпадению маркера и локуса количественного признака (ЛКП, или QTL – от Quantitative trait loci в англоязычной литературе) либо благодаря тесному сцеплению между маркером и ЛКП.

Основными методами индивидуального отбора являются метод педигри, клоновый отбор и отбор у перекрестноопыляющихся растений.

Метод педигри. Педигри означает родословную, генеалогию. Этот метод используется в животноводстве и при селекции самоопыляющихся растений. При этом работу с гибридными популяциями растений ведут путем многократного индивидуального отбора с постоянной проверкой отбираемых особей по потомству, когда родословные их известны в течение ряда поколений.

Клоновый отбор. Индивидуальный отбор в селекции растений, размножаемых вегетативно, называется клоновым. *Клон* – это генетически однородное потомство одного вегетативно размножаемого (черенками, корнями, корневыми отпрысками, почками и другими частями) растения. Клоновый отбор применяют как для выведения новых сортов, так и в семеноводческой работе. В его основе лежит относительно простой метод селекции. Из растений, полученных в результате искусственной или естественной гибридизации, или из популяции выбирают экземпляры, наиболее соответствующие целям селекции. Затем отобранные растения или их вегетативное потомство при сравнимых условиях испытывают на

наследственную ценность. Вегетативное размножение проводится черенками, корневыми отпрысками, листовыми пластинками (автовегетативно) или прививкой (гетеровегетативно). Все вегетативно размноженные потомства одного материнского дерева наследственно одинаковы (изогенные). Различия между растениями одного клона обусловлены влиянием внешних условий, поэтому отбор внутри клона (за исключением мутантных особей) безрезультатен.

Индивидуальный отбор у перекрестноопыляющихся растений. Вследствие постоянного переопыления и расщепления признаков сорта у перекрестноопыляющихся растений нельзя вывести путем однократного индивидуального отбора. Поэтому в селекции таких растений применяют многократный или непрерывный (в каждом поколении) индивидуальный отбор. Эти виды отбора являются улучшающим. При этом имеют дело не с отдельными растениями, а с семьями. Семья – это потомство одного отобранного у перекрестноопылителей растения. Урожай семян растений одной семьи также высевают раздельно по семьям. Семьи сравнивают между собой, худшие бракуют, из лучших снова отбирают лучшие растения для последующего размножения и т. д. Таким образом, сущность данного метода заключается в повторяемом отборе лучших растений из лучших семей. Существует два основных варианта многократного индивидуального отбора: индивидуально-семейный и семейно-групповой.

Индивидуально-семейный отбор заключается в том, что после отбора лучших растений в популяции исходного материала потомство каждого лучшего растения, называемого семьей, размещают изолированно от остальных потомств. При изолированном размещении потомств в лучших семьях повторно отбирают лучшие растения. По сравнению с первым отбором в исходном материале второй отбор имеет то преимущество, что отобранные лучшие растения опыляются пыльцой не всех испытуемых растений данной популяции, а только в пределах данной семьи, которая в целом показала хорошие качества. Контролируемое переопыление лучших растений приводит к некоторой гомозиготизации материала,

которая, с одной стороны, позволяет более эффективно вести отбор по отношению к аддитивным генным эффектам, но с другой – вызывает частичную инцухт-депрессию, что следует учесть при дальнейшим испытании потомств.

Потомства лучших растений второго индивидуального отбора снова оценивают при изолированном их размещении по семьям, а отбор ведут по потомствам. Лучшие потомства в пределах каждой семьи объединяют, испытывают и размножают.

Метод индивидуально-семейного отбора сочетает преимущества индивидуального и массового отборов. Двукратным индивидуальным отбором можно найти наиболее ценные генотипы, а возможные отрицательные последствия, возникающие в результате сравнительно близкородственного размножения при индивидуальном отборе, снимаются путем объединения лучших потомств каждой семьи как при массовом отборе.

Семейно-групповой отбор. В популяции исходного материала отбирают лучшие растения. В соответствии с определенными физиологическими или морфологическими признаками (рост, прямизна ствола, характер ветвления, устойчивость к болезням и т. п.) их объединяют, соблюдая при этом принцип индивидуального отбора. Создают несколько групп (3-4 и более). Потомства лучших растений каждой группы семей размещают на изолированном участке. Внутри группы отбирают лучшие потомства, а остальные выбраковывают. Эти потомства переопыляются между собой в пределах данной группы.

Таким образом, вероятность близкородственного размножения уменьшается, а переопыление происходит в рамках сходных семей. Лучшие потомства каждой группы объединяют по принципу массового отбора. Смеси из лучших потомств каждой группы испытывают и размножают. В ряде случаев в пределах группы отбор проводят дважды.

При семейно-групповом отборе сохраняются преимущества направленного переопыления, но снижается опасность близкородственного размножения и связанной с ним инбридинговой-

депрессии. В то же время выравненность селекционного материала достигается медленнее, чем при индивидуально-семейном отборе.

7.2. Гибридизация

При гибридизации получают новые комбинации генов, которые не встречаются в исходном родительском материале. Первоначально гибридами или бастардами называли организмы, полученные в результате скрещивания двух видов. В современном понимании *гибрид* – это гетерозиготная особь, возникающая в результате скрещивания генетически различных родительских форм или генотипов, т.е. любой гетерозиготный организм, независимо от его происхождения. В этом смысле почти любое скрещивание между лесными деревьями даже одного вида будет производить гибриды.

Половая гибридизация является наиболее распространенным методом синтетической селекции. Она может быть естественной, или спонтанной, и искусственной, или контролируемой. Целью половой гибридизации является:

- повышение устойчивости древесных растений против различных заболеваний, повреждений и вредителей, повышение зимостойкости и засухоустойчивости, а также увеличение жизнестойкости и долговечности растений;
- повышение мощности и скорости роста;
- улучшение качества древесины – плотности, структуры и др.;
- повышение декоративных качеств деревьев и кустарников и комбинирование их с устойчивостью к газам, задымлению и т.п.;
- повышение урожайности, качества плодов, смолопродуктивности, содержания ценных веществ.

С генетической точки зрения контролируемые скрещивания позволяют решить ряд следующих проблем:

- Оценка наследуемости, которая очень важна для выбора лучшей процедуры генетического улучшения.
- Оценка общей комбинационной способности (ОКС) по характеристике потомков индивидуального дерева. Информация об

ОКС особей используется при: а) выборе лучших деревьев для семенных плантаций; б) генетической браковке в существующих семенных плантациях; в) выборе родительских растений для генетического улучшения деревьев.

- Оценка специфической комбинационной способности (СКС). Данные по СКС можно использовать при создании биклоновых семенных плантаций, а также в селекции для получения специфических эффектов в потомстве от двух особей.

- Получение исходного материала для селекции особей с целью создания следующих поколений семенных плантаций. Лучшие особи в группе гибридов могут дать более высокие параметры, чем средние родителей. Поэтому целесообразно отбирать лучшие индивидуумы внутри лучших групп гибридов для использования в будущих семенных плантациях.

- Оценка генетического выигрыша в первом поколении семенных плантаций и последующих генерациях.

В зависимости от генетической близости исходного материала различают внутривидовую и межвидовую (межродовую), или отдаленную, гибридизацию. Скрещивания внутри ботанических видов или между близкими видами называют совместимыми, или конгруэнтными; скрещивания между отдельными видами или близкими родами – несовместимыми, или инконгруэнтными.

Выделяют три вида скрещиваний: комбинационные, трансгрессивные и гетерозисные, которые используются и в лесной селекции.

Комбинационные скрещивания. При комбинационных скрещиваниях комбинируют два или несколько признаков, распределенных между различными формами одного или нескольких видов. При скрещиваниях лесных пород речь может идти о сочетании хорошего роста с устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, с высоким качеством древесины и т.п. Успех комбинационных скрещиваний в значительной степени определяется удачным подбором исходных родительских форм.

Методы используемые и при гибридизации лесных растений:

- Эколого-географический метод. Поскольку у видов лесных древесных растений ярко выражена географическая изменчивость, скрещивания географически отдаленных форм часто дают новые комбинации генотипов.

- Подбор пар по элементам структуры урожая (крупность семян, их количество и т. п.). Особенно важен при гибридизации орехоплодных древесных растений (орехи, лещина и др.); интересен и для получения растений с прямыми, полнодревесными стволами и быстрым ростом; с плакучей, пирамидальной или ажурной кроной; с узорчатой древесиной и т.п.

- Подбор пар по продолжительности отдельных фаз вегетации. Сорта и формы лесных древесных пород различаются темпами накопления биомассы в разных фазах вегетационного периода. Сочетав в одном гибриде быстрый рост особей в разных фазах вегетационного периода, возможно ускорить его рост в целом.

- Подбор пар на основе различия по устойчивости сортов к заболеваниям. Широко используется при выведении устойчивых к различным заболеваниям форм и сортов лесных древесных пород, особенно при выведении форм, устойчивых к заболеванию листьев и хвои (ржавчина, марсонииоз и др.).

Трансгрессивные скрещивания. В результате трансгрессивных скрещиваний проявляется эффект суммирующего действия полимерных генов или так называемая трансгрессия, выражающаяся в устойчивом увеличении (положительная трансгрессия) или уменьшении (отрицательная трансгрессия) значения какого-либо полимерно наследующегося признака у отдельных гибридных особей F_2 по сравнению с крайними значениями этого признака у родительских форм, т.е. перекрытие нормы проявления признаков.

Гетерозисные скрещивания. Цель таких скрещиваний состоит в получении гибридного посадочного материала, обладающего гибридной мощностью, жизнеспособностью, повышенной продуктивностью или улучшенными качествами у гибридов первого поколения. *Гетерозис* – гибридная мощность, проявляющаяся в превосходстве гибрида над обеими родительскими формами. Гетерозис считается истинным, если наблюдается превосходство гибрида

по какому-нибудь признаку над признаком лучшего родителя, и гипотетическим, если превосходство наблюдается над средним значением признака обоих родителей.

Гетерозис подразделяет по типу проявления на соматический, репродуктивный и приспособительный. Между этими тремя типами существуют переходы. Гетерозис *соматический* – это более мощное развитие вегетативных органов у гибридных растений; *репродуктивный* – более мощное развитие репродуктивных органов и повышенная фертильность, приводящие к формированию высокого урожая семян или плодов; *приспособительный, или адаптивный*, – повышение приспособленности гибридных организмов к изменяющимся условиям среды и их конкурентной способности в борьбе за существование.

Для объяснения причин гетерозиса разработано несколько гипотез. Наиболее распространена гипотеза *доминирования*, которая основана на представлении о том, что в процессе эволюции гены, благоприятно действующие на организм, становятся доминантными или полудоминантными, в то время как гены, действующие неблагоприятно, становятся рецессивными. Согласно этой гипотезе гетерозис объясняется тремя эффектами действия благоприятных доминантных генов: 1) подавление вредного действия рецессивных аллелей: $Aa > aa$; 2) аддитивный (суммирующий) эффект неаллельных доминантных генов, односторонне действующих на определенные количественные признаки, по которым в большинстве случаев и наблюдается гетерозис: $A+B+C > A+B$, $A+C$ или $B+C > A$, B или C (этот эффект присутствует и в случае трансгрессии, о чем было сказано выше); 3) комплементарное взаимодействие ряда неаллельных доминантных генов: $A \leq B > A+B$.

Гипотеза *сверхдоминирования* объясняет гетерозис аллельным взаимодействием генов в гетерозиготном состоянии, вследствие чего $AA < Aa > aa$. Предполагается, что одинарная доза гена A благоприятнее действует на организм, чем его двойная доза в гомозиготе AA . Кроме того, действие разносторонних и независимых аллелей A и a при соединении их в гетерозиготу приобретает ха-

рактер совместного однонаправленного доминирования;
 $A \times a \Rightarrow AA'$, $AA < AA' > aa$.

Гипотеза *генетического баланса* объясняет явление гетерозиса суммарным эффектом разнородных генетических процессов, изменяющих генетический баланс у гетерозиготы в сторону проявления той или иной формы гетерозиса.

Выделяют три категории гетерозиса: популяционный, групповой и индивидуальный.

- Популяционный гетерозис может возникать в результате длительной адаптивной эволюции в панмиктических естественных популяциях в результате удачных рекомбинаций и уравнивающего естественного отбора, благоприятствующего гетерозиготам. Он может быть получен при географически отдаленной межпопуляционной гибридизации или при гибридизации различных природных изолятов в результате рекомбинации генов.

- Групповой гетерозис может быть получен при искусственной гибридизации родительских форм с высокой специфической комбинационной способностью, когда гибридная семья в целом по средним и максимальным показателям превосходит обе родительские формы.

- Индивидуальный гетерозис наблюдается при межвидовых или географически отдаленных скрещиваниях, а также при скрещивании растений с различным уровнем ploидности. В этом случае не гибридные семьи в целом, а лишь отдельные экземпляры превосходят родительские формы (С.З. Курдиани).

Методы гибридизации. Методы гибридизации зависят от биологических особенностей вида, характера исходного материала, требований к будущему сорту и др. Выделяют простые и сложные скрещивания, кроме того, существует ряд методов, сочетающих гибридизацию с другими подходами хозяйственного улучшения растений (инбридинг, полиплоидия, мутагенез и др.).

Простые скрещивания. Скрещивания между двумя родительскими формами, производимые однократно, называют простыми:

$$\text{♀}A \times \text{♂}B = F_{AB}$$

При простых скрещиваниях гибриды получаются от объединения наследственности двух родителей. Формообразовательный процесс в гибридных популяциях от простых скрещиваний идет на основе перераспределения наследственного материала, привнесенного в равном количестве одной парой родителей, поэтому простые скрещивания называют также парными. Разновидностью парных скрещиваний являются взаимные или реципрочные, когда в качестве материнского растения выступает растение, бывшее ранее отцовским:

$$\text{♀}B \times \text{♂}A = F_{BA}$$

Сложные скрещивания. В сложных скрещиваниях участвуют более двух родительских форм, или гибридное потомство повторно скрещивается с одним из родителей. Они делятся на ступенчатые и возвратные. Ступенчатые скрещивания применяются, когда необходимо соединить в гибридном потомстве наследственность нескольких родительских форм. Их можно представить в виде следующих простейших формул:

$$1) [(A \times B) \times C] \times D; \quad 2) [(A \times B) \times (C \times D)] \times E.$$

В первом случае гибрид, полученный от скрещивания двух родительских форм А и В, дополнительно скрещивается с формой С, а затем с формой D; в целом здесь объединяется наследственность четырех родительских форм. Во втором случае сначала скрещиваются попарно формы А и В, С и D, а их гибридное потомство скрещивается между собой и с формой Е; в целом здесь объединяется наследственность пяти родительских форм. В обоих случаях скрещивания осуществляются последовательно, ступенчато.

Возвратные скрещивания (беккросс) – это такие скрещивания, при которых гибрид повторно скрещивается с одним из родителей. Их применяют в двух случаях: 1) для преодоления бесплодия гибридов первого поколения при отдаленной гибридизации: $(A \times B) \times B$; 2) для усиления в гибридном потомстве желаемых свойств одного из родителей. В этом случае возвратные скрещивания называют насыщающими.

Когда происходит почти полное поглощение одной родительской наследственности другой, такие насыщающие скрещивания называются поглотительными.

Использование в гибридизации явления инбридинга позволило разработать инцухт-гетерозисный метод получения гетерозисных растений. При этом методе сначала получают инцухт-линии или инбред-линии (самоопыленные линии), представляющие собой потомство одного перекрестно опыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления. Исходное растение, которое принудительно подвергли самоопылению, обозначается символом I_0 , первое его инбредное потомство – символом I_1 , второе – символом I_2 и т.д. Затем отбирают инбредные линии, обладающие высокой комбинационной способностью, и скрещивают их между собой. В результате получают гибриды, обладающие повышенным гетерозисом. Такие гибриды называют инцухт-гетерозисными.

Техника гибридизации. Проведение контролируемых скрещиваний лесных деревьев – очень дорогое и долговременное мероприятие. Поэтому прежде чем его проводить, составляют схему (план) скрещиваний, при разработке которой стараются сделать так, чтобы можно было одновременно достичь нескольких целей. Различают самоопыление, системы скрещиваний с неизвестными отцами (свободное опыление и поликросс) и системы скрещивания с известными отцами. Планы скрещиваний составляют, собственно говоря, только для последней группы скрещиваний. Различают полную схему диаллельных скрещиваний, модифицированную схему диаллельных скрещиваний, частичные схемы диаллельных скрещиваний, факториальную схему скрещиваний, простые скрещивания.

Полная схема диаллельных скрещиваний (табл. 3) считается одной из лучших, поскольку включает все возможные варианты скрещивания и дает почти полную информацию о генетических характеристиках изучаемых клонов.

Таблица 3

Полная схема диаллельных скрещиваний, х – самоопыление

Матери	Отцы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
2	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
3	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
4	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
5	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
6	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
7	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
8	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
9	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х
10	х	х	х	х	х	х	х	х	х	х

Модифицированная схема диаллельных скрещиваний представляет собой ограниченную диаллельную схему скрещиваний. В этом случае из полной схемы исключаются реципрокные скрещивания и самоопыления (табл. 4), что значительно удешевляет реализацию схемы. Эта схема дает примерно такую же информацию, как и полная схема диаллельных скрещиваний, но ограничения, допущенные в схеме, не гарантируют такой же точности в опытах при определении параметров.

Таблица 4

Модифицированная схема диаллельных скрещиваний

Матери	Отцы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	х								
3	х	х							
4	х	х	х						
5	х	х	х	х					
6	х	х	х	х	х				
7	х	х	х	х	х	х			
8	х	х	х	х	х	х	х		
9	х	х	х	х	х	х	х	х	
10	х	х	х	х	х	х	х	х	х

Частичная схема диаллельных скрещиваний может отличаться от полной и модифицированной схемы диаллельных скрещиваний настолько, что один клон не скрещивается со всеми другими клонами (табл. 5). Схема менее эффективна, чем схемы полных и модифицированных диаллельных скрещиваний. Однако это компенсируется тем, что большое количество потомства может быть испытано при довольно низких затратах.

Таблица 5

Частичная диаллельная схема Брауна

Матери	Отцы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1					x	x				
2						x	x			
3							x	x		
4								x	x	
5									x	x
6										x
7	x									
8	x	x								
9		x	x							
10			x	x						

Факториальная схема скрещивания отличается тем, что в ней все материнские клоны скрещиваются с одними и теми же отцовскими клонами (табл. 6). Часто это может быть небольшое число отцовских растений, называемых также общими тестерами. Данная схема может также рассматриваться как разновидность полной диаллельной схемы, включающей все комбинации одной группы матерей и другой группы отцов. Так как схема часто включает очень небольшое количество отцов и одни и те же клоны не являются одновременно материнскими и отцовскими, то трудно сравнить ОКС каждого родителя. Преимущество этой схемы в простоте ее выполнения и относительной дешевизне; в то же время анализ результатов легче.

Факториальная схема скрещивания

Матери	Отцы			
	1	2	3	4
5	x	x	x	x
6	x	x	x	x
7	x	x	x	x
8	x	x	x	x
9	x	x	x	x
10	x	x	x	x
11	x	x	x	x
12	x	x	x	x

Простое скрещивание пар характеризуется тем, что в этом случае каждый клон включен только один раз – как мать или как отец. Эта схема особенно хороша, если целью является создание популяции для отбора особей для новых семенных плантаций или для использования в дальнейшей селекционной работе. Другим преимуществом использования простого скрещивания пар является то, что большое количество клонов может быть испытано при одинаковой схеме, и обычно очень дешево может быть получено потомство на базе контролируемых скрещиваний. С другой стороны, возможности оценки ОКС и дисперсии ОКС и СКС обычно не очень хороши.

7.3. Интродукция как метод селекции

Интродукция – это целенаправленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественноисторическом районе растений (родов, видов, подвидов, сортов и форм), ранее не произраставших или перенос их из местной флоры. Источниками для интродукции могут быть местная растительность, флора соседних районов, областей, а также различных стран и даже континентов.

В процессе интродукции растений приходится иметь дело с отдельными проявлениями селекции растений: искусственный от-

бор, вопросы гибридизации и тому подобное. Интродукция растений является своеобразным синтезом ботанической и сельскохозяйственной наук, и определенное участие методов и приемов селекции растений вполне объяснимо и допустимо. Более того, сама селекция растений, если она пользуется результатами интродукции растений независимых пунктов интродукции, получает импульс для своего развития, в особенности в области декоративного садоводства, включая цветоводство.

Интродукция осуществляется на двух уровнях:

1. Интродукция внутри ареала – into areas. Отзывчивость растения на ввод в культуру. Применение агрономических и агротехнических приемов. Сохранение полезных свойств в культуре. Изучаются биологические условия растений и его размножение.

2. Интродукция из-за придела ареала – extra areas. Изучение процессов акклиматизации. Процесс перестройки генотипа в новых условиях.

Наличие пункта интродукции является неперенным условием процесса интродукции растений, а параметры такого пункта определяют характер данного процесса. В качестве пункта интродукции могут выступать ботанические, лесные, селекционные, питомниководческие и другие учреждения и хозяйства любой формы собственности, в том числе и частные.

Характер каждого пункта интродукции определяется такими интродукционными параметрами, как интродукционные возможности, интродукционная емкость и интродукционная направленность. Совокупность этих специфических параметров во многом определяет цели и задачи интродукционного пункта.

Интродукционные возможности пункта интродукции характеризуются естественными условиями местонахождения данного пункта и определяют возможность культивирования в условиях открытого или закрытого грунта тех или иных интродуцентов. Под *открытым грунтом* в интродукции растений понимается культивирование растений под открытым небом. При этом допускается устройство защиты от ветра, прямых солнечных лучей или атмосферных осадков, а также укрытие растений в холодный период

года. В качестве *защищенного грунта* обычно используются полностью или частично светопрозрачные неотапливаемые культивационные сооружения различной конструкции. *Закрытый грунт* традиционно представлен светопрозрачными культивационными помещениями различных типов и конструкций с регулируемыми параметрами искусственного климата, обычно температурой. Так называемая пристановочная культура – выращивание интродуцентов в кадках, вазах, контейнерах, цветочных горшках под открытым небом только в теплое время года – может быть элементом как открытого грунта, если растения помещают на зимовку в защищенный грунт, так и закрытого грунта, если зимовка происходит в культивационных помещениях.

Интродукционные возможности открытого грунта представляют собой совокупность всех климатических и почвенных факторов той местности, где располагается пункт интродукции, с учетом факторов антропогенного воздействия и иных факторов биогенного и абиогенного влияния. Из общей совокупности почвенно-климатических факторов, факторов антропогенного воздействия и иных факторов биогенного и абиогенного влияния выбирают те, которые могут наиболее активно влиять на процесс интродукции конкретных растений; их обычно называют лимитирующими факторами. Из их числа, по возрастающей степени возможности нейтрализации их лимитирующего влияния, выделяют главный лимитирующий фактор, основные лимитирующие факторы и частные лимитирующие факторы. Главный лимитирующий фактор для каждого из растений устанавливает саму возможность их культивирования в данном интродукционном пункте в любой форме, с использованием любых агротехнических приемов. В большинстве случаев в качестве главного лимитирующего фактора для открытого и защищенного грунта выступает абсолютный минимум температуры воздуха. Спектр действия основных лимитирующих факторов шире, и они, преимущественно, определяют возможность растений произрастать в виде той или иной жизненной формы, возможность возобновления генеративным путем, проявления желаемых хозяйственных или декоративных досто-

инств и т. п. В качестве последних часто выступают средний из абсолютных минимумов, абсолютный максимум температуры воздуха, сумма эффективных температур, особенности гидрологического режима, показатель pH почвы и другие. Частные лимитирующие факторы достаточно многочисленны, наиболее мобильны и базируются на различных характеристиках почвы и климата, факторах антропогенного и иного воздействия на растения в пункте интродукции.

Интродукционные возможности закрытого грунта определяются в основном техническими характеристиками конкретного культивационного помещения; роль естественных почвенно-климатических и иных факторов в ряде случаев игнорируется вообще, а в норме принимается во внимание опосредствованно, через их воздействие на агротехнические параметры культивационного помещения.

Выявив интродукционные характеристики, можно определить *интродукционную емкость* пункта интродукции, сопоставив его интродукционные возможности с результатами проведенной ботанической инвентаризации имеющихся в данной местности культивируемых растений. В ходе такой инвентаризации выявляется не только наличие того или иного вида или формы, но и их количественная представленность, а также состояние растений. Анализируя результаты такого сопоставления, устанавливается, достаточно приближенно, планируемый объем интродукции. Интродукционная емкость условна, соотносительна и тесно смыкается с *интродукционной направленностью*. Под последней следует понимать привлечение к интродукции видов и форм растений с заранее установленными параметрами. Интродукционная направленность изначально определяется целями и задачами интродукционного пункта и в процессе функционирования этого пункта подвергается корректировкам сообразно изменениям целей и задач.

Начальным этапом непосредственно процесса интродукции растений является проведение *интродукционного поиска*, достаточно специфического и крайне важного звена интродукции растений. Для проведения интродукционного поиска прежде всего

необходимо выявить регионы-доноры растений-интродуцентов в соответствии с интродукционной направленностью пункта интродукции и установить интродукционные возможности регионов-доноров. Выявление регионов-доноров производится применительно к конкретной группе растений на основе соответствия главного лимитирующего фактора и наиболее значимых основных лимитирующих факторов данного пункта интродукции почвенно-климатическим параметрам предполагаемых регионов-доноров: флористических регионов любого ранга для естественных таксонов, а для культигенных форм – административно-территориальных образований различного уровня. Традиционно в качестве первых чаще всего выступают флористические провинции и обобщенные флористические регионы, для культигенных форм в качестве таковых обычно принимаются отдельные государства, а для наиболее крупных из них – административные составляющие этих государств. Соответственно для каждой группы растений-интродуцентов будет свой круг регионов-доноров, что предопределяет характер самого интродукционного процесса. Результатом любого интродукционного поиска должен быть перечень видов или их культигенных форм, перспективных для первичного интродукционного испытания в конкретном пункте интродукции.

Мобилизация исходного материала является переходом от интродукционного поиска, исключительно теоретического этапа процесса интродукции, к последующему этапу – первичному интродукционному испытанию, где теоретические методы интродукции растений органически сочетаются с агротехническими приемами. Большей частью мобилизация исходного материала в виде семян и спор происходит в форме так называемого «обмена» между пунктами интродукции. Данному методу мобилизации традиционно предшествует предварительный обмен Списками семян (*Delectus*, *Index seminum*), которые необходимо выпускать и рассылать регулярно. Мобилизация исходного материала в виде живых растений и их вегетативных частей, способных к размножению, также широко распространена и имеет свои положительные и

отрицательные стороны. С одной стороны, в отношении культивируемых форм данный метод является наиболее рациональным, поскольку обеспечивается более полное наследование признаков. Однако привлечение вегетативного материала и живых растений из естественных местообитаний не всегда дает хорошие результаты, т. к. вероятность получить особи, способные нормально развиваться вне сложившихся ценотических связей, ниже, чем при использовании семян.

С момента регистрации полученного образца исходного материала начинается следующий этап интродукционного процесса – *первичное интродукционное испытание*, основное предназначение которого – получение жизнеспособного посадочного или посевного материала своей репродукции растений-интродуцентов, предварительное выявление их адаптационных возможностей и разработка примерной схемы агротехнических мероприятий их дальнейшего культивирования. Естественным завершением этого, иногда весьма длительного, этапа является первичное размножение интродуцентов в количествах, достаточных для вторичного интродукционного испытания.

Принципиальным отличием *вторичного интродукционного испытания* от первичного является то, что объектами для первого служат виды и их внутривидовые таксоны, представляемые как совокупность культивируемых в данном интродукционном пункте особей всех образцов, а для второго – особи отдельного образца исходного материала, представляющие тот или иной вид или культивируемую форму. Полноценное вторичное интродукционное испытание возможно только при использовании растений своей репродукции; для древесных растений – обычно первой репродукции. Изучение видов или культивируемых форм в процессе вторичного интродукционного испытания обычно проводится по нескольким направлениям, обусловленным целями и задачами пункта интродукции, а также биологическими особенностями интродуцентов. При этом установление адаптационных возможностей интродуцентов в том или ином виде производится всегда. «Адаптационные возможности интродуцентов» это сколь-нибудь успешное культи-

вирование интродуцента в условиях конкретного пункта интродукции или зоны его интродукционного влияния. На этапе вторичного интродукционного испытания следует начинать проведение фенологических наблюдений, результаты которых являются основополагающими для установления многих характеристик интродуцентов.

Подведение итогов интродукции можно начинать одновременно с мобилизацией исходного материала, но реальную ценность это специфическое понятие интродукции растений начинает приобретать только тогда, когда большинство интродуцентов определенной группы растений находится на завершающих стадиях вторичного интродукционного испытания. Существует достаточно много методик подведения итогов интродукции, но всем им присуща четкая ориентация на биологические и хозяйственные параметры той или иной группы интродуцентов с поправкой на агроклиматические особенности пункта интродукции. Любая из методик учитывает степень соответствия интродуцентов лимитирующим факторам, обычно берутся во внимание наиболее значимые из них, для каждого конкретного случая. В конечном счете, результаты подведения итогов интродукции предстают в виде различных перечней интродуцентов с указанием корректирующих признаков или с подразделением по этим признакам. Подобные перечни часто сопровождаются указанием жизненной формы и родины.

Если завершение первичного интродукционного испытания для многих интродуцентов определяется довольно четко, то завершение этапа вторичного интродукционного испытания, а соответственно и всего процесса интродукционного испытания, в большинстве случаев оказывается существенным образом размытым во времени. Весьма условно и чисто теоретически вторичное интродукционное испытание можно считать относительно завершенным, когда иссякнут очевидные мотивы вовлечения в процесс интродукции новых образцов исходного материала. На практике же в качестве определения окончания вторичного интродукционного испытания пользуются несколькими, далеко не бесспорными и

весьма условными, критериями. Одним из них является условие образования культивируемой популяции интродуцентов. Другим критерием служит так называемая акклиматизация растений-интродуцентов. В качестве завершения процесса интродукции называют и такой критерий, как натурализация интродуцентов.

7.4. Нетрадиционные методы селекции лесных древесных пород

Методы генной и клеточной инженерии, биотехнология обогатили генетические основы селекции новыми подходами, главное содержание которых – сокращение сроков получения исходного материала для селекции и направленность в изменении генов и хромосом.

Биотехнология в помощь селекционеру, в частности селекционеру растений, предоставляет методы оплодотворения *in vitro*, возможности работать с культурами клеток, клонировать клеточный материал с последующей регенерацией целых растений, искусственно получать гаплоидные растения и т. д. В то же время союз селекционера и биотехнолога позволяет решать стратегические задачи при выведении новых пород животных и сельскохозяйственных растений. Так, в селекции растений используют так называемую соматическую изменчивость, наблюдаемую при культивировании растительных клеток, применяют мутагенез *in vitro* и сайт-направленный мутагенез с использованием культур клеток, методы генной инженерии для переноса чужеродных генов в селектируемый материал и т.д. Все это позволяет многократно сократить сроки получения новых сортов.

8. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Основным способом установления генетической ценности селекционного материала является испытание по семенному и вегетативному потомству на специальных испытательных и сортоиспытательных культурах. Объектами испытания могут быть отдельные деревья (плюсовые деревья, гибриды, мутанты и т.п.); популяции (насаждения, экотипы, географические происхождения, интродуценты и т.п.); сорта (сорта-клоны, сорта-популяции, сорта-гибриды и др.).

Цели испытания лесных древесных пород могут быть различными, в частности:

- оценка продуктивности (по биомассе, выходу деловой древесины, спецсортиментов, целлюлозы, смолы, танинов, эфирных масел, фитонцидов, урожайности плодов и семян и т.п.);
- оценка реакции на агрофон (удобрения, пестициды, гербициды, мелиорация, другие приемы агротехники) для интенсивных сортов;
- оценка устойчивости к биотическим и абиотическим (в том числе техногенным) неблагоприятным факторам среды;
- оценка физико-технических, технологических, пищевых, кормовых и других качеств (ствола, древесины, волокна, плодов, семян, коры, листьев, экстрактивных веществ и др.) и свойств (равномерность семеношения, скороспелость, крупносемянность, тонкоскорлупость и др.);
- оценка теплотворной способности и энергетического потенциала; оценка декоративности (кроны, ствола, листьев, текстуры древесины);
- аэродинамические характеристики (ажурность, упругость, устойчивость к ветролому, снеголому, снеговалу и т.п.).

В испытательных культурах отдельных деревьев чаще всего испытывается потомство плюсовых деревьев данного лесосеменного района, включенных в государственный реестр и планируемых к размножению на лесосеменных плантациях (ЛСП) первого

порядка, а в отдельных случаях деревья других селекционных категорий и форм. Испытательные культуры создаются одновременно в нескольких (не менее трех) типах условий местопроизрастания, наиболее распространенных в данном лесосеменном районе.

Для закладки испытательных культур применяют семена непосредственно с плюсовых деревьев или их вегетативных потомств на клоновых ЛСП.

Испытательные культуры популяций, в частности плюсовых насаждений, создаются по этой же методике, но с той лишь разницей, что в плюсовом насаждении проводятся не индивидуальные, а массовые заготовки семян с 40-50 случайно отобранных в насаждении деревьев (исключая минусовые).

Потомства географических популяций основных местных лесобразующих и интродуцированных пород могут испытываться в государственной сети географических культур в соответствии с «Методикой изучения имеющихся и создания новых географических культур» (1972). Контролем в географических культурах является местный экотип из наиболее распространенного типа леса. Сравнительный анализ потомств необходимо проводить с учетом внутривидовых таксонов (разновидностей, форм), имеющих разное экологическое распространение и хозяйственное значение. Географическая популяция должна быть обязательно испытана на экологической основе (набор различных эдафотипов испытывается на разных фонах) в соответствии со структурой земель лесокультурного фонда. Контролем является набор местных эдафотипов.

Особым методом генетической оценки исходного материала является оценка его комбинационной способности. Под комбинационной способностью понимается способность линии или сорта при сочетании их в гибридных комбинациях давать потомство F_1 , характеризующееся различными относительно некоторого (условно принятого) уровня выражениями того или иного признака или свойства. *Общая комбинационная способность* представляет среднюю оценку отклонения потомков данного генотипа от средних всех полученных гибридов всех генотипов, включенных в опыт. Родитель с ОКС, равной нулю, имеет среднюю ОКС. Положитель-

ная ОКС указывает на родителя, который производит потомство выше среднего, в то время как отрицательная ОКС – на родителя, производящего потомство, которое является ниже среднего для всей популяции.

Специфическая комбинационная способность – это термин, относящийся к среднему значению оценки потомства, полученного от скрещивания двух определенных родителей, которое отличается от значения, ожидающегося, если учитывать только их ОКС. Оно также может быть отрицательным или положительным. СКС всегда относится к специфическому кроссу (гибриду) и никогда не относится к отдельному родителю.

Оценка ОКС производится на основе полных или неполных диаллельных скрещиваний, методов топкросса, поликросса, свободного опыления и серии скрещиваний $n_1 \times n_2$.

При *диаллельных скрещиваниях* число необходимых скрещиваний для определения ОКС клонов плюсовых деревьев можно рассчитать по следующим формулам: $K = n \times (n - 1)$ (с реципрокными скрещиваниями) и $K = n \times ((n - 1)/2)$ (без реципрокных скрещиваний), где K – число скрещиваний; n – число испытуемых клонов.

При *поликроссе* женские цветки всех клонов опыляют хорошо перемешанной пылью многих клонов (в идеальном случае всех), причем в пылевой смеси каждый клон имеет одинаковую долю.

При *топкроссе* испытывают пыльцу только одного клона и опыляют ею женские цветки всех клонов или, наоборот, женские цветки одного клона опыляют по очереди пылью всех клонов.

При методе *серии скрещиваний* $n_1 \times n_2$, который считается лучшим проверочным методом генетической ценности многих клонов, клоны n_1 , плантации скрещивают с тест-клонами n_2 .

При *свободном опылении* испытывают отобранные (плюсовые) материнские деревья.

Селекционный улучшенный материал (СУМ) – это совокупность растений, отличающаяся улучшенными хозяйственно ценными особенностями, константность и наследование которых неизвестны. К нему могут относиться плюсовые деревья, плюсовые

насаждения, потомство от семян, собранных на некоторых других объектах лесосеменной базы.

Репродуктивный материал известного происхождения – обычный материал, полученный из источника семян или из насаждения, расположенного в пределах отдельного региона; основное требование к этому материалу – известность его происхождения.

Отселектированный репродуктивный материал – материал, который отличается от предыдущей категории тем, что он происходит от фенотипически лучших популяций. Насаждения, с которых собран отселектированный репродуктивный материал, должны отвечать требованиям плюсовых насаждений.

Качественный репродуктивный материал – это материал, полученный на ЛСП из родительских деревьев семей, а также представляющий собой клоны или клоновые смеси. При этом исходные ЛСП, родительские деревья или клоны должны отвечать некоторым требованиям плюсовых насаждений. Требования по испытанию данного материала по потомству не предъявляются.

Испытанный репродуктивный материал – материал, происхождение которого соответствует предыдущей категории, но его превосходство должно быть доказано при сравнительных испытаниях потомств или рассчитано на основе генетической оценки его компонентов. В качестве контрольного может быть использован: а) репродуктивный материал от плюсовых насаждений; б) для гибридов – материал от обоих родителей; в) иной ценный материал, показавший в течение длительного времени свои положительные качества, а также г) среднее значение компонентов теста (среднее значение испытываемой совокупности). При рекомендации испытанного репродуктивного материала к продаже должны быть указаны как его положительные качества, так и выявленные в процессе испытаний недостатки. Если материал характеризуется на основе предварительной оценки, то он может получить статус условно одобренного репродуктивного материала.

Из перечисленных категорий репродуктивного материала отселектированный и качественный могут быть отнесены к селекцион-

но-улучшенному материалу, а испытанный – наиболее близко подходит к понятию сортового репродуктивного материала.

Понятие о сорте лесных древесных растений. Сортом называется группа растений, которая независимо от охраноспособности определяется по признакам, характеризующим данный генотип или комбинацию генотипов и отличается от других групп растений того же ботанического таксона одним или несколькими признаками. При этом охраноспособность сорта – это его юридическая защита. Она должна характеризоваться следующими показателями:

- Новизной – сорт должен быть новым.
- Отличимостью сорт должен отличаться по одному или несколькими признаками от других сортов.
- Стабильностью – сорт должен сохранять свои признаки при размножении.
- Однородностью – сорт должен быть однородным. Однако это требование выполняется только для клона, в популяции будет неизбежно присутствовать определённый уровень изменчивости. Поэтому, очевидно, здесь речь может идти о том, чтобы эта изменчивость не превышала определённый уровень.

Однако в этих юридических дефинициях отсутствует требование хозяйственной ценности сорта, без которого работа по сортоиспытанию потеряла бы смысл.

В связи с этим сортом лесной породы может называться совокупность лесных древесных растений, отобранных в природе или созданных искусственно, которая отличается биологическими и улучшенными хозяйственно ценными признаками, сохраняющимися при половом или бесполом размножении. Сорта различают по способам воспроизводства, методам выведения, генетическому составу, а также другим параметрам.

По способам воспроизводства в лесном хозяйстве выделяют:

Сорт-клон – сорт, состоящий из одного клона. Независимо от способа получения сорт-клон размножается бесполом (вегетативным или апомиктическим) путем.

Сорт-популяция – совокупность перекрестноопыляющихся особей, которые могут различаться генетически, но имеют один или несколько признаков, по которым данный сорт отличается от других сортов.

Сорт-гибрид – совокупность особей, возобновляющаяся каждый раз путем скрещивания определенных родительских пар.

Линейные сорта – совокупность особей способных к размножению путем естественного или принудительного самоопыления.

По генетическому составу выделяют:

Сорт-чистая линия – это потомство одного самоопыляющегося гомозиготного растения. У перекрестноопыляющихся растений чистые линии, которые называют инбред-линиями, получают путем принудительного самоопыления. Ввиду постоянных мутаций и спонтанной гибридизации в природе чистая линия, как правило, таковой долго не остается и переходит в чистый сорт.

Чистый сорт – группа сходных генотипов, обычно получается, когда после гибридизации выделяется соответствующее потомство (ряд, линия) из F_5 или F_6 , которое потом размножается. Здесь наблюдается высокая степень гомозиготности, но в ряде признаков, преимущественно количественных (продуктивность, высота, зимостойкость), могут существовать различия.

Многолинейный сорт – сознательно составленная смесь определенных чистых линий, которые происходят от одного скрещивания, морфологически идентичны, но отличаются одним или двумя признаками, например устойчивостью к какому-либо патогену.

Синтетический сорт – это сорт, механически составленный из двух или более чистых сортов и внедряющийся в производство именно в этом составе.

Сорт-популяция – смесь различных генотипов, но в отличие от синтетического сорта они являются результатом свободного опыления перекрестноопыляющихся растений.

Гибридный сорт – сорт, находящийся в состоянии максимальной гетерозиготности, что дает возможность использовать гибридную силу или гетерозис в F_1 . Гибридный сорт происходит от точно установленных компонентов чистых или инбредных линий, кото-

рые могут быть использованы путем простого или двойного скрещивания.

Полиплоидный сорт – сорт с разной плоидностью, полученный искусственно. В лесном хозяйстве имеют значение триплоиды, которые нередко обладают преимущественным ростом по сравнению с диплоидами.

По способам выведения различают:

Местные сорта – сорта народной селекции, продолжительное время возделываемые в данной местности.

Селекционные сорта – сорта, созданные определенными методами селекции. Среди них: а) линейные, созданные методом индивидуального отбора; б) сорта-популяции – генетически неоднородные сорта, созданные отбором; в) гибридные, созданные методом гибридизации от скрещивания двух или более соответственно подобранных родительских форм; г) полиплоидные, мутантные, апомиктические, трансгенные и другие, полученные с использованием современных методов селекции и генетики.

Интродукционные сорта – сорта, интродуцированные из-за рубежа или географически отдаленных районов.

По особенностям характеристик выделяют совокупности сортов, отличающихся друг от друга различными хозяйственно важными характеристиками:

Интенсивные сорта, проявляющие выдающиеся показатели роста и продуктивности при создании определенных условий выращивания.

Экологически стабильные сорта, имеющие устойчивые показатели роста и продуктивности в широком спектре условий выращивания.

Сорта, устойчивые к неблагоприятным условиям среды: зимостойкие, засухостойкие, солевыносливые и т.п.

Иммунные сорта, невосприимчивые к патогенному действию возбудителей инфекционного или инвазионного заболеваний.

Сорта, различающиеся другими хозяйственными показателями: быстротой роста, качеством древесины и т.п.

По способам использования в народном хозяйстве выделяют:

Стандартный сорт (гибрид) – лучший районированный сорт, который включается во все виды сортоиспытаний или в другие опыты в качестве контроля и в сравнении с которым ведут оценку других сортов, гибридов или форм.

Районированный сорт – рекомендуемый для возделывания в определенной зоне выращивания.

Перспективный сорт (гибрид) – новый еще не районированный сорт (гибрид), который в первые годы сортоиспытания значительно превысил по хозяйственно-ценным признакам и свойствам районированный сорт или гибрид.

Дефицитный сорт (гибрид) – ценный малораспространенный районированный сорт (гибрид), рекомендованный для ускоренного размножения.

В целом в соответствии с категориями селекционного материала репродуктивный материал (семена, черенки и т.п.) также может быть отнесен к *обычному*, *селекционно-улучшенному* и *сортovому*. К *обычному репродуктивному материалу* относят черенки и семена, получаемые в обычных насаждениях, на временных и постоянных лесосеменных участках. К *селекционно-улучшенному* – семена и черенки от плюсовых деревьев и насаждений, лесосеменных плантаций первого порядка и более высоких порядков, вообще, от всяких селекционно-улучшенных насаждений и деревьев, отобранных по фенотипу и не прошедших испытание по потомству, или прошедших такое испытание, но не достигших стабильности при репродукции. *Сортovый материал* – это половое и бесполое потомство сортов, которое позволяет сохранить их ценные свойства.

Задачи и виды сортоизучения и сортоиспытания. Термины «сортоизучение» и «сортоиспытание» близки по своей сути. Термин «сортоизучение» более подходит для фундаментальных поисковых исследований общеприкладного плана, а термин «сортоиспытание» – для прикладных, экспериментальных, с большей практической направленностью. В реальных исследованиях цели и задачи этих двух направлений переплетаются и, как правило, являются близкими. В целом сортоизучение и сортоиспытание – это

проводимое по определенной методике сравнение с контролем продуктивности или других хозяйственно ценных и биологических признаков испытываемых сортов или кандидатов в таковые с целью отбора наиболее перспективных для внедрения в производство.

Важнейшими задачами сортоизучения и сортоиспытания являются:

- всесторонняя оценка всех поступающих на испытание сортов лесных пород по феноразвитию, скорости роста, зимостойкости, засухоустойчивости, устойчивости к засолению, длительному затоплению, ветрам, болезням, повреждаемости энтомофитами; изучение качества ствола, древесины, смолопродуктивности, таннидности и других биологических и хозяйственно ценных свойств для выявления наиболее перспективных из них по тем или иным хозяйственным признакам;
- морфологическое изучение сортов с целью установления их отличительных признаков;
- изучение требований сортов к агротехнике в каждом районе их производственного разведения;
- изучение филогенеза (происхождения) сортов с целью выявления их наследственных особенностей, требований к условиям внешней среды для использования в практике культивирования и дальнейшей селекции;
- аккумуляция в масштабе страны всех лучших сортов лесных пород (местных, интродуцированных и селекционных), перспективных для окультуривания и регистрации;
- создание барьера против засорения лесных насаждений страны недоброкачественными и малоценными биотипами древесных пород;
- районирование наиболее ценных сортов лесных древесных пород;
- быстрее внедрение в практику и правовая охрана достижений отечественной лесной селекции.

Существуют и другие задачи, которые решаются при сортоизучении и сортоиспытании (сохранение константности существующих сортов, клоновая селекция, интродукция и др.).

Различают станционное, государственное и производственное сортоиспытание.

Станционное сортоиспытание проводят в селекционном учреждении. Для сельскохозяйственных культур оно включает предварительное (первичное) и конкурсное испытания.

Предварительное (или малое) сортоиспытание – это первоначальное испытание лучших селекционных образцов в сравнении с контролем.

Конкурсное (или большое) сортоиспытание – это испытание выделившихся в предварительном сортоиспытании кандидатов в сорта, при котором их сравнивают между собой, с контролем и другими лучшими сортами.

Государственное испытание и экспертная оценка сортов на охраноспособность и хозяйственную полезность осуществляется специальными службами.

Производственное сортоиспытание – это испытание необходимого набора лучших сортов из конкурсного станционного или государственного сортоиспытания.

Районирование сортов – это рекомендация сортов для введения их в производственные насаждения как результат сортоиспытания. Пригодным к районированию является сорт, который приспособлен к местным условиям и заметно превышает по продуктивности, устойчивости, качеству древесины и другим хозяйственно важным признакам лучшие районированные в данной зоне сорта или контрольные насаждения.

Лесосеменное дело. При организации постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) выделяют и создают следующие генетико-селекционные объекты:

плюсовые деревья – деревья, значительно превосходящие по одному или комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств окружающие деревья одного с ними возраста и фенологической формы, растущие в тех же условиях;

архивы клонов плюсовых деревьев – насаждения, создаваемые вегетативным потомством плюсовых деревьев в целях сохранения их генофонда;

маточные плантации – насаждения, создаваемые вегетативным потомством плюсовых деревьев в целях их массового вегетативного размножения;

испытательные культуры – насаждения, создаваемые семенным потомством плюсовых деревьев, плюсовых насаждений, ЛСП первого порядка и в некоторых случаях ПЛСУ с целью их генетической оценки;

географические культуры – насаждения, создаваемые семенным потомством наиболее характерных популяций нескольких экотипов (климатипов) с целью их испытания в новых условиях;

популяционно-экологические культуры – опытные культуры, создаваемые потомствами нескольких эдафотипов лучших для конкретного региона климатипов в двух – трех наиболее распространенных типах лесорастительных условий с целью их испытания в данном регионе и выделения сортов-популяций;

генетические резерваты – участки леса, типичные по своим фитоценоотическим, лесоводственным, лесорастительным показателям для данного природно-климатического района, выделяемые в целях сохранения генофонда конкретного вида.

Все перечисленные выше селекционно-семеноводческие объекты составляют так называемый Единый генетико-селекционный комплекс (ЕГСК).

Объекты ПЛСБ создают для обеспечения воспроизводства лесов семенами с ценными наследственными свойствами и высокими посевными качествами, а также обеспечения страховых фондов семян. При создании ПЛСБ необходимо руководствоваться действующим лесосеменным районированием основных лесобразующих пород, а для интродуцированных пород – лесорастительным и флористическим районированием территории России и местным опытом выращивания культур экзотов.

Селекционная оценка насаждений и деревьев. Базой для организации лесного семеноводства на генетико-селекционной осно-

ве являются лучшие насаждения, выделяемые при селекционной инвентаризации. Селекционную инвентаризацию проводят в спелых, приспевающих и средневозрастных естественных насаждениях определенных групп типов леса, в лесных культурах того же возраста, созданных из семян известного происхождения, высокопродуктивных культурах интродуцированных видов лесных растений и на селекционно-семеноводческих объектах.

Селекционную инвентаризацию лесных массивов в целях отбора плюсовых деревьев и насаждений производят преимущественно в древостоях естественного происхождения. Такие древостои отличаются высокой степенью приспособления к местным климатическим и почвенным условиям и являются основным генетическим фондом, способным обеспечить воспроизводство высокопродуктивных насаждений. В искусственных насаждениях отбор плюсовых деревьев в основном проводится для некоторых специфических или частных целей селекции, например для защитного лесоразведения в степях и полупустынях, селекции на декоративность древесины и др. Отбор плюсовых деревьев и насаждений преимущественно семенного происхождения производят в лучших по продуктивности типах леса для данной лесорастительной зоны и лесосеменного района. В лиственных лесах можно использовать и лучшие порослевые насаждения.

При селекционной инвентаризации деревья подразделяют на три основные категории: плюсовые, нормальные и минусовые.

Плюсовые деревья – это деревья, значительно превосходящие по одному или комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств окружающие деревья одного с ними возраста и фенологической формы, растущие в тех же условиях.

Нормальные деревья – это деревья, составляющие основную часть насаждения, хорошие и средние по росту, качеству и состоянию.

Минусовые деревья – это низкокачественные с различными пороками и дефектами (кривоствольность, многовершинность, вильчатость, сильная сучковатость, фаутность и т.д.) деревья верхнего яруса, а также деревья, отставшие в росте и имеющие высоту и

диаметр в одновозрастном насаждении менее 80% от среднего или усыхающие.

Насаждения при селекционной инвентаризации также подразделяют на три категории: плюсовые, нормальные, минусовые.

Плюсовые насаждения – это самые высокопродуктивные, высококачественные и устойчивые для данных лесорастительных условий насаждения. С целью выделения плюсовых деревьев в плюсовых насаждениях проводят сплошную подеревную селекционную инвентаризацию или закладывают пробные площади. В порядке ухода в них вырубает минусовые деревья главной породы, а также деревья сопутствующих пород, влияющие на рост и плодоношение плюсовых деревьев.

Нормальные насаждения – это насаждения высокой и средней продуктивности и устойчивости, хорошего и среднего качества для данных лесорастительных условий.

Минусовые насаждения – это насаждения низкой продуктивности, устойчивости и плохого качества для данных лесорастительных условий, содержащие значительный процент минусовых деревьев.

ПРИМЕРЫ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ

Моногибридное скрещивание

Полное доминирование

Задача:

Орехи дикорастущих миндалей чаще имеют горькие семена, чем сладкие. Горечь семян обусловлена рецессивным геном s , а сладкий вкус – геном S . Генотип горького миндаля – ss , а сладкого – SS . Большинство сортов гетерозиготны по гену горечи Ss .

При скрещивании двух растений миндаля со сладкими орехами, в F_1 получили 138 растений со сладкими плодами и 50 растений с горькими плодами. Объясните расщепление. Каковы генотипы исходных сортов и гибридов F_1 ?

Решение:

1. Записываем схему скрещивания:

$P \text{ ♀ Сладкие плоды} \times \text{♂ Сладкие плоды}$

F_1 138 – Сладкие плоды; 50 – горькие плоды.

2. Расщепление в F_1 указывает на гетерозиготность P . Поскольку расщепление на 2 класса с преобладанием формы со сладкими орехами, предполагаем моногенный контроль развития признака. Определяем величину одного возможного сочетания гамет: $138:4=47$. Находим расщепление в опыте: $138:47=2,9$ и $50:47=1,1$ т.е, примерно 3:1.

3. Проводим проверку о моногенном контроле развития признака, при помощи критерия χ^2 . Критерий χ^2 применяется для проверки случайности отклонений результатов опыта от теоретически ожидаемого расщепления при данной нулевой гипотезе. Формула для расчета критерия: $\chi^2 = \sum (O-E)^2/E$, где O – теоретически ожидаемая величина класса, E – фактическая наблюдаемая величина класса. Определяем ожидаемое число растения со сладкими плодами: $47 \times 3 = 141$ и горькими плодами: $47 \times 1 = 47$. Проводим расчет критерия: $((138-141)^2:141) + ((50-47)^2:47) = 0,063 + 0,191 = 0,254$.

Сравниваем значение с таблицей значений критерия, при степени свободы = 1 и уровне значимости $p < 0.05$. Проверка нулевой гипотезы о моногенном расщеплении 3:1 по методу χ^2 не отвергает ее ($\chi^2 = 0,254 < 3,841$ при $p < 0.05$).

4. Вводим обозначения аллелей: S – сладкие плоды, s – горькие плоды. Генотип исходных растений: Ss – сладкие плоды, гибридов F₁ – SS, Ss – сладкие, ss – горькие.

Кодоминирование

Задача:

У человека группа крови AB0 наследуется по типу кодоминирования и определяется по наличию или отсутствию специфических антигенов – гемагглютиногенов А и В. Таким образом, существует 4 допустимые комбинации фенотипа. Наличие антигенов на эритроцитах определяют 3 типа генов: I^A – доминантный, кодирует образование антигена А, I^B – доминантный, кодирует образование антигена В, i⁰ – рецессивный, не кодирует образование антигенов:

0 (I) αβ – гены i⁰i⁰, гемагглютиногенов-А и -В на эритроцитах нет, α- и β-гемагглютинины в плазме.

А (II) β – гены I^AI^A или I^Ai⁰, гемагглютиногены-А на эритроцитах, β-гемагглютинины в плазме.

В (III) α – гены I^BI^B или I^Bi⁰, гемагглютиногены-В на эритроцитах, α-гемагглютинины в плазме.

AB (IV) α – гены I^AI^B, гемагглютиногены-А и -В на эритроцитах, α- и β-гемагглютининов в плазме нет.

У жены группа крови В, у ее родителей группы крови АВ и А. У ее мужа группа крови А. Какие группы крови возможны у детей этой пары. Каковы генотипы отца и матери?

Решение:

1. Определим генотипы родителей и жены: генотип первого родителя с группой крови АВ – I^AI^B, генотип второго родителя – I^Ai⁰, так, как только при таком генотипе второго родителя возмож-

но появление ребенка с группой крови В, следовательно генотип супруги $I^B i^0$.

2. Определим генотип супруга: возможны два варианта генотипа: $I^A I^A$ или $I^A i^0$. Рассмотрим оба варианта.

3. Записываем схему скрещивания 1.

$$\begin{array}{l} P \quad \text{♀ } I^A I^B \times \text{♂ } I^A i^0 \\ F_1 \quad \text{♀ } I^B i^0 \times \text{♂ } I^A I^A \\ G \quad I^B i^0 \quad \quad I^A I^A \end{array}$$

Гаметы	I^A	I^A
I^B	$I^A I^B$	$I^A I^B$
i^0	$I^A i^0$	$I^A i^0$

Возможные группы крови АВ и А в соотношении 1:1.

4. Записываем схему скрещивания 2.

$$\begin{array}{l} P \quad \text{♀ } I^A I^B \times \text{♂ } I^A i^0 \\ F_1 \quad \text{♀ } I^B i^0 \times \text{♂ } I^A i^0 \\ G \quad I^B i^0 \quad \quad I^A i^0 \end{array}$$

Гаметы	I^A	i^0
I^B	$I^A I^B$	$I^A i^0$
i^0	$I^A i^0$	$i^0 i^0$

Возможны все 4 группы крови: 0, А, В и АВ в соотношении 1:1:1:1.

Дигибридное и полигибридное скрещивания

Задача:

У дуба желто-зеленая окраска рыльца доминирует над красноватой, гладкие листья над опушенными. Признаки наследуются независимо. При скрещивании дуба черешчатого с желто-зеленой окраской рыльцев и гладкой листовой пластинкой с таким же дубом в F_1 получили следующее расщепление: 258 с желто-зеленым рыльцем и гладким листом, 95 с желто-зеленым рыльцем и опу-

шенным листом, 100 с красноватым рыльцем и гладким листом и 28 с красным рыльцем и опушенным листом. Определите генотипы всех растений в скрещивании.

Решение:

1. По условию А – желто-зеленая окраска рыльцев, а – красноватая окраска рыльцев, В – гладкая листовая пластинка, в – опушенный лист. Оба родителя имеют аллели А и В, так как доминантны по обоим признакам. Поскольку в F_1 наблюдается расщепление по обоим признакам, оба родителя гетерозиготны, их генотипы АаВв. По условию признаки наследуются независимо, следовательно, расщепление должно соответствовать расщеплению 9:3:3:1. Проверяем гипотезу по методу χ^2 . Окраска рыльцев. Определяем величину одного класса: $481:4=120,25$. Находим расщепление в опыте: $353:120,25=2,9$; $128:120,25=1,1$ т.е., примерно к 3:1. Проверка H_0 о моногенном наследовании с полным доминированием по методу χ^2 ($\chi^2=0,71$, $p < 0.05$) гипотезу не отвергает. Опушенность листьев. Определяем величину одного возможного сочетания гамет, оно равно 120,25. Расщепление в опыте – $358:120,25=2,9$; $123:120,25=1,02$, т.е. примерно 3:1. Проверка H_0 о расщеплении в отношении 3:1 по методу χ^2 ($\chi^2=0,095$, $p < 0.05$) ее не отвергает.

2. Составляем схему скрещивания:

P ♀ АаВв × ♂ АаВв

G АВ Ab аВ ab АВ Ab аВ ab

Гаметы	AB	Ab	aB	ab
AB	<u>ААВВ</u>	<u>ААВb</u>	<u>АаВВ</u>	<u>АаВb</u>
Ab	<u>ААВb</u>	<u>Аabb</u>	<u>АаВb</u>	<u>Аabb</u>
aB	<u>АаВВ</u>	<u>АbВb</u>	<u>aaВВ</u>	<u>aaВb</u>
ab	<u>АаВb</u>	<u>Аabb</u>	<u>aaВb</u>	<u>aabb</u>

А-В- – Желто-зеленая окраска рыльцев и гладкие листья

А-bb – Желто-зеленая окраска рыльцев и опушенные листья

aaВ- – Красноватая окраска рыльцев и гладкие листья

aabb – Красноватая окраска рыльцев и опушенные листья.

Задача:

Известно, что растение имеет генотип $AaBbCC$. Гены наследуются независимо.

1. Сколько типов гамет образует растение?
2. Сколько фенотипов и в каком соотношении может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении при полном доминировании по всем парам аллелей?
3. Сколько генотипов и в каком соотношении будет в потомстве этого растения при самоопылении?
4. Сколько фенотипов может быть получено при самоопылении этого растения при неполном доминировании по гену В?

Решение:

Число типов гамет и фенотипов при расщеплении определяют по формуле 2^n , где n – число генов в гетерозиготном состоянии; число генотипов – по формуле 3^n . Соотношение фенотипов при независимом наследовании определяют путем перемножения вероятностей появления того или иного фенотипа по каждому гену; соотношение генотипов – перемножением вероятностей появления того либо иного генотипа по каждому гену:

1. Типы гамет: $2^2=4$ (По гену С нет расщепления) $ABC\ AbC\ aBC\ abC$

2. Фенотипы: $2^2=4$, те же что и гаметы. Соотношение фенотипов при полном доминировании: $3/4(A)\ 3/4(B)\ C = 9/16$

$3/4(A)\ 1/4(b)\ C = 3/16$

$1/4(a)\ 3/4(B)\ C = 3/16$

$1/4(a)\ 1/4(b)\ C = 1/16$

3. Гены наследуются независимо, следовательно может возникнуть 9 генотипов (3^2), соотношения которых зависят только от генов А и В, так как по гену С нет расщепления:

$1/4(AA)\ 1/4(BB)\ CC = 1/16\ AABBCC$

$1/4(AA)\ 2/4(Bb)\ CC = 2/16\ AAbbCC$

$1/4(AA)\ 1/4(bb)\ CC = 1/16\ AAbbCC$

$$2/4(Aa) \ 1/4(BB) \ CC = 2/16 \ AaBBCC$$

$$2/4(Aa) \ 2/4(Bb) \ CC = 4/16 \ AaBbCC$$

$$2/4(Aa) \ 1/4(bb) \ CC = 2/16 \ AabbCC$$

$$1/4(aa) \ 1/4(BB) \ CC = 1/16 \ aaBBCC$$

$$1/4(aa) \ 2/4(Bb) \ CC = 2/16 \ aaBbCC$$

$$1/4(aa) \ 1/4(BB) \ CC = 1/16 \ aaBBCC$$

4. Вероятное расщепление при неполном доминировании по гену В:

По гену А – $3/4 (A) : 1/4 (aa)$

По гену В – $1/4 (BB) : 2/4 (Bb) : 1/4 (bb)$

Перемножив вероятности, получим:

$$3/16 \ ABBC \ 1/16 \ aBBC$$

$$6/16 \ ABbC \ 2/16 \ aBbC$$

$$3/16 \ AbbC \ 1/16 \ abbC$$

6 фенотипических классов в соотношении 3:6:3:1:2:1

Неаллельные взаимодействия генов

Эпистаз

Задача:

При скрещивании тыкв с белыми плодами в F_1 получили 127 растений с белыми, 35 с желтыми и 14 с зелеными плодами. Объясните результаты, определите генотипы исходных растений. Что получится если скрестить исходные растения с зеленоплодными из F_1 ?

Решение:

1. Записываем схему скрещивания:

Р белые плоды × белые плоды

F_1 127 белые

35 желтые

14 зеленые

176

2. Поскольку расщепление в F_1 , исходные растения гетерозиготны.

3. Расщепление явно не соответствует расщеплению при моногенном контроле признака – 1:2:1. Предполагаем дигенный контроль признака. Определяем величину одного возможного сочетания гамет: $176/16=11$. Расщепление в опыте $127/11=11,5$; $35/11=3,2$; $14/11=1,3$, т.е. примерно 12:3:1. Проверка H_0 о дигенном наследовании с расщеплением 12:3:1 по χ^2 ($\chi^2=1,12$, $p<0,05$) не отвергает ее. Следовательно, окраска определяется взаимодействием двух генов по типу доминантного эпистаза. Вводим обозначения аллелей: А – подавитель окраски, при наличии данной аллели плоды оказываются белыми; аа – «разрешает» окраску, которая зависит от второго гена. В – желтая окраска, bb – зеленая окраска. Оба типа окраски проявляются только в присутствии аллели а – ааВ – желтая и аabb – зеленая.

Так как исходные растения имели белые плоды, в их генотипе есть аллель А, появившаяся в потомстве желтых плодов указывает на то что по гену А исходные растения гетерозиготны. А также, что в генотипе содержится аллель В. Присутствие потомков с зелеными плодами, указывает на наличие аллели b и гетерозиготность исходных растений по гену окраски. Следовательно, генотипы исходных растений АаВb.

4. Скрещивание исходных растений – АаВb с зеленоплодными – аabb, является анализирующим. В $F_{ан}$ возможно образование 4 генотипов с равной вероятностью: АаВb, Аabb, ааВb и аabb. Особи с генотипами АаВb и Аabb будут иметь белые плоды, расщепление по фенотипу в $F_{ан}$ – 2 белые:1 желтый:1 зеленый.

Комплементарность

Задача:

Растение камелии японской с обычными цветками, скрестили с растением, имевшим махровые цветки. В потомстве получили 3/8 с махровыми цветками и 5/8 с нормальными. Как это можно объяснить? Определители генотипы исходных растений. Известно,

что у камелии гены С и Р порознь вызывают нормальную форму цветка, махровая форма получается только при наличии обоих генов.

Решение:

1. В F_1 расщепление, следовательно, хотя бы один из родителей гетерозиготен.

2. По условию признак контролируется двумя генами по типу комплементарности. Расщепление в опыте указывает на то, что один из родителей образует 4 типа гамет, т.е. является дигетерозиготой СсРр (махровый), а другой два типа гамет, т.е. гетерозиготен по одному из генов. Его возможный генотип ССрр либо ссРР.

Гаметы	СР	Ср	сР	ср
Ср	ССРр	ССрр	СсРр	Ссрр
Ср	СсРр	Ссрр	ссРр	ссрр

Все потомки С-Р- – махровые (3/8), все остальные с нормальным цветом (5/8).

Полимерия

Задача:

При самоопылении зеленого растения кукурузы около 15/16 потомков оказываются зелеными, а 1/16 белых (летальны) семянцев. Объясните результаты. Определите генотип исходного растения.

Решение:

1. В F_1 расщепление, значит исходное растение гетерозиготное. Исходя из характера расщепления, предполагаем, серию из двух действующих генов по типу некумулятивной полимерии. Для проявления признака, при кумулятивной полимерии, достаточно одной доминантной аллели. Предполагаем, что исходное растение дигетерозиготное.

2. Записываем генотип исходного растения – $A_1a_1A_2a_2$ и составляем схему скрещивания:

P $A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$

G $A_1A_2 \ A_1a_2 \ a_1A_2 \ a_1a_2$

$A_1A_2 \ A_1a_2 \ a_1A_2 \ a_1a_2$

Гаметы	A_1A_2	A_1a_2	a_1A_2	a_1a_2
A_1A_2	$A_1A_1A_2A_2$	$A_1A_1A_2a_2$	$A_1a_1A_2A_2$	$A_1a_1A_2a_2$
A_1a_2	$A_1A_1A_2a_2$	$A_1A_1a_2a_2$	$A_1a_2A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$
a_1A_2	$A_1a_1A_2A_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1A_2A_2$	$a_1a_1A_2a_2$
a_1a_2	$A_1a_1A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$	$a_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1a_2a_2$

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аберрации – редкие резко уклоняющиеся формы: змеевидные, плакучие и т. п.

Автополиплоидия – повторение в клетке одного и того же хромосомного набора.

Адвентивные растения – растения, неумышленно занесенные человеком в районы, удаленные от природного ареала.

Акклиматизация растений – постепенное приспособление новых видов растений к новым или изменившимся условиям обитания, в которых дают жизнеспособное потомство.

Аллозимы – альтернативные формы фермента (энзимов), кодируемые различными аллелями одного и того же гена.

Аллополиплоидия – соединение в клетках организма наборов хромосом от разных видов или родов.

Анализирующее скрещивание – это скрещивание формы с доминантным признаком и формы с гомозиготным рецессивом.

Анеуплоидия – изменение кариотипа, при котором число хромосом в клетках не кратно гаплоидному набору (n).

Возвратные скрещивания (беккросс) – это такие скрещивания, при которых гибрид повторно скрещивается с одним из родителей.

Ген – функциональная единица наследственной информации, контролирующая синтез одного отдельного пептида.

Генетика – наука о наследственной передаче и изменчивости признаков живых организмов.

Генотип – совокупность генов одной особи, представляющая собой ее наследственную информацию.

Гетерозиготный организм – организм, произошедший от слияния гамет, несущих различные наследственные задатки.

Гетерозис – гибридная мощность, проявляющаяся в превосходстве гибрида над обеими родительскими формами.

Гибрид – это гетерозиготная особь, возникающая в результате скрещивания генетически различных родительских форм или ге-

нотипов, т.е. любой гетерозиготный организм, независимо от его происхождения

Гипостатический ген – ген, чья активность изменена или подавлена.

Гомозиготный организм – организм, произошедший от слияния гамет, несущих одинаковые наследственные задатки.

Дигибридное скрещивание – скрещивание, в котором родительские формы различаются аллелями двух генов.

Доместикация – процесс превращения диких растений в культурные, сопровождающийся их адаптацией к содержанию в неволе и содержанию в культуре.

Дрейф генов – случайные колебания частоты аллелей гена в ряду поколений популяции с ограниченной численностью.

Изменчивость – свойство организмов нарушать однообразие особей в процессе размножения и индивидуального развития.

Изозимы – это множественные формы энзимов (специализированных белков, которые ускоряют биохимические реакции), синтез которых контролируется более чем одним геном.

Инбридинг – форма гомогамии, скрещивание близкородственных форм в пределах одной популяции организмов.

Инвазионный вид (инвазивный вид) – распространившийся в результате деятельности человека биологический вид, распространение которого угрожает биологическому многообразию.

Индивидуальный отбор – метод основанный на оценке генотипа.

Инконгруэнтные скрещивания – скрещивания между отдельными видами или близкими родами.

Интродукция – это целенаправленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественноисторическом районе растений (родов, видов, подвидов, сортов и форм), ранее не произраставших или перенос их из местной флоры.

Кариотип – совокупность признаков, по которым можно идентифицировать данный хромосомный набор.

Клон – это генетически однородное потомство одного вегетативно растения.

Кодоминирование – это такой тип взаимодействия аллельных генов, при котором каждый из аллелей проявляет свое действие, и ни один аллель не подавляет действие другого.

Комплементарность (дополнительное действие генов) – взаимодействие неаллельных генов, при котором они дополняют друг друга, а признак формируется лишь при одновременном действии двух доминантных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развития признака.

Конгруэнтные скрещивания – скрещивания внутри ботанических видов или между близкими видами.

Лузусы – формы, отличающиеся какими-либо признаками, но не обладающие определенным ареалом или не относящиеся к определенным экотипам.

Массовый отбор – метод отбора по внешним, фенотипическим характеристикам.

Мейоз – это два следующих друг за другом деления клетки, которые лежат в основе образования гамет, содержащих один набор (n) хромосом, в отличие от соматических клеток, имеющих два набора (2n) хромосом.

Ми́нусовые дере́вья – это низкокачественные с различными пороками и дефектами дерева верхнего яруса, а также деревья, отставшие в росте и имеющие высоту и диаметр в одновозрастном насаждении менее 80% от среднего или усыхающие.

Митоз – способ деления эукариотических клеток, при котором каждая из двух дочерних клеток получает генетический материал, идентичный исходной клетке.

Моногибридное скрещивание – скрещивание, в котором родительские формы отличаются аллелями одного гена.

Мутация – явление скачкообразного, прерывистого изменения наследственного признака.

Наследственность – свойство живых организмов закреплять, сохранять в поколениях возникающие изменения или новообразования.

Натурализация – перенос растений в условия произрастания сходные с его родиной. Способность растений приживаться и да-

вать потомство в новых для них природных биоценозах, без участия человека.

Норма реакции генотипа – наследственно закрепленные пределы модификационной изменчивости у особей конкретного генотипа при колебаниях условий окружающей среды.

Нормальные деревья – это деревья, составляющие основную часть насаждения, хорошие и средние по росту, качеству и состоянию.

Нуклеотид – элементарная структурная единица наследственной информации.

Пенетрантность – частота проявления аллеля определенного гена у разных особей родственной группы организмов, гомозиготных по этому гену.

Плейотропия – множественное действие гена, когда один ген может влиять на развитие нескольких признаков.

Плюсовые деревья – это деревья, значительно превосходящие по одному или комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств окружающие деревья одного с ними возраста и фенологической формы, растущие в тех же условиях.

Полимерия – взаимодействие неаллельных множественных генов, одинаково влияющих на развитие одного и того же признака.

Полиплоидия – наследственная изменчивость, связанная с кратным увеличением числа наборов хромосом в клетках.

Поток генов – обмен генами между популяциями.

Реинтродукция (восстановление) – введение растений в места, области, где они ранее произрастали, но исчезли или считаются исчезнувшими.

Рекон (мутон, сайт) – пара комплементарных нуклеотидов двунитчатой ДНК.

Селекционный улучшенный материал (СУМ) – это совокупность растений, отличающаяся улучшенными хозяйственно ценными особенностями, константность и наследование которых известны.

Селекция – это наука, изучающая биологические основы и разрабатывающая методы создания и улучшения пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

Сорт – группа растений, которая независимо от охраноспособности определяется по признакам, характеризующим данный генотип или комбинацию генотипов и отличается от других групп растений того же ботанического таксона одним или несколькими признаками.

Триплет – элементарная смысловая единица наследственной информации.

Фенотип – совокупность признаков и свойств организма, реализованных в конкретных условиях среды в ходе его развития.

Чужеродный вид – вид намеренно или случайно интродуцированный людьми в регионы, выходящие за пределы их естественного распространения, включая семена, споры и т.д.

Экады – ненаследственные формы, или модификации.

Экотипы – наборы биотипов, отвечающие определенным условиям существования, включающие климатипы, эдафотипы, ценотипы.

Экспрессивность – степень проявления варьирующего признака.

Эпистаз – тип взаимодействия генов, при котором проявление одного гена находится под влиянием другого гена (генов), неалельного ему.

Эпистатический ген (ингибитор, супрессор) – ген, подавляющий фенотипические проявления другого гена.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск : Наука, 1983. 253 с.

Глазер В.М., Ким А.И. Орлова Н.Н. и др. Задачи по современной генетике: учебное пособие / Под ред. М.М. Асланяна. М. : КДУ, 2005. 224 с.

Долгов В.С. Интродукция растений и животных – основа селекции : учебник. Санкт-Петербург : Лань, 2019. 220 с.

Иванов В.И., Барышникова Н.В., Билева Дж.С. Генетика / Под ред. В.И. Иванова. М. : Академкнига, 2007. 638 с.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции: учебник для студентов высших учебных заведений. 3-е изд., перераб. и доп. СПб. : Изд-во Н-Л, 2015. 720 с.

Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. М. : ВНИИЛМ, 2004. 182 с.

Коновалов Ю.Б., Пыльнев В.В., Хупацария Т.И. и др. Общая селекция растений : учебник. Санкт-Петербург : Лань, 2013. 480 с.

Любавская А.Я. Лесная селекция и генетика: Учебник для вузов. М. : Лесн. пром-сть, 1982. 228 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на Урале (на примере сем. *Pinaciae*). М. : Наука, 1972. 284 с.

Милютин, Л.И. Краткий словарь терминов по лесной генетике, селекции и семеноводству. Новосибирск : Академ. изд-во «Гео», 2013. 127 с.

Нахаева В.И. Биология: генетика. Практический курс : учебное пособие для среднего профессионального образования. 2-е изд., перераб. и доп. Москва : Издательство Юрайт, 2018. 276 с.

Ненюхин В.Н. Прививки хвойных древесных пород. М. : ЦБНТИ лесхоз., 1975. 53 с.

ОСТ-56-35-96. Участки лесные семенные постоянные основных лесообразующих пород. Основные требования, закладка, формирование. М. : ВНИИЦлесресурс, 1996. 16 с.

ОСТ-56-74-96. Плантации лесосеменные основных лесообразующих пород. М. : ВНИИЦлесресурс, 1996. 24 с.

Плантационное лесоводство / под ред. И.В. Шутова. СПб. : Изд-во Политехн. ун-та, 2007. 366 с.

Проказин Е.П. Отбор плюсовых деревьев и создание семенных плантаций сосны. М. : Сельхозиздат, 1962. 44 с.

Пятницкий С.С. Практикум по лесной селекции. Москва : Сельхозиздат, 1961. 271 с.

Райт Д.В. Введение в лесную генетику. Пер. с англ. М. : Лесн. пром-сть, 1978. 470 с.

Рекомендации по отбору и оценке плюсовых деревьев кедра сибирского на семенную продуктивность. М. : ВНИИЦлесресурс, 2000. 36 с.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М. : Мир, 1982. 488 с.

Указания о порядке отбора и учета лесосеменных объектов в Российской Федерации. М. : Рослесхоз, 1995. 29 с.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М. : 2000. 198 с.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М. : Рослесхоз, 2000. 198 с.

Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Генетика лесных древесных растений. М. : ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. 385 с.

Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Селекция лесных и декоративных древесных растений. Учебник. М. : ГОУ ВПО МГУЛ, 2014. 552 с.

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник / Под ред. А.П. Царева. М. : Логос, 2003. 520 с.

Яблоков А.С. Лесосеменное хозяйство. М. : Лесн. пром-сть, 1965. 466 с.

Ahuja M.R., Libby W.J. Clonal Forestry I: Genetics and Biotechnology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1993. 277 p.

Assman E. Forest Yield Study. Pergamon Press, 1970. 506 p.

Filippos A. Genetics and Genomics of Forest Trees. Switzerland : MDPI, Forests, 2018. 320 p.

Fins L., Friedman S.T., Brotschol J.V. Handbook of Quantitative Forest Genetics. Netherlands : Springer, 1992. 406 p.

Forest Conservation Genetics: Principles and Practice Edited by A. Young. CABI, 2000. 360 p.

Honnay O., Verheyen K., Bossuyt B., et all. Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation. CABI, 2004. 320 p.

Kirby K., Watkins Ch. Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes. CABI, 2015. 384 p.

Kozlowski T.T. Growth and Development of Trees: Cambial growth, root growth, and reproductive growth. New York : Academic Press, 1971. 514 p.

Meilan R., Kirst M. Forest Genomics and Biotechnology. CABI, 2019. 288 p.

Mirov N.T. The genus *Pinus*. NY. : Ronald, 1967. 602 p.

Paques Luc E. Forest Tree Breeding in Europe. Netherlands : Springer, 2013. 527 p.

Richards A.J. Plant Breeding Systems. Garland Science, 1997. 529 p.

White T.L., Adams W.T., Neale D.B. Forest Genetics. CABI, 2007. 682 p.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННЫХ ЭЛЕКТРОННЫХ РЕСУРСОВ

Данченко А.М. Лесная генетика, селекция и семеноводство : учебно-методический комплекс. Том. гос. ун-т, [Ин-т дистанционного образования], Томск, 2011. URL: <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000422683>

Издательство «Elsevier». URL: <https://www.elsevier.com/> Доступ к полным текстам книг и журналов возможен через «Удаленный доступ к электронным ресурсам для пользователей вне сети Томского государственного университета» на сайте Научной библиотеки ТГУ.

Издательство «SpringerLink». URL: <https://link.springer.com/> Доступ к полным текстам книг и журналов возможен через «Удаленный доступ к электронным ресурсам для пользователей вне сети Томского государственного университета» на сайте Научной библиотеки ТГУ.

Российское общество селекции и интродукции хвойных. URL: <http://rosih.ru>

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии». URL: <http://vniilgisbiotech.ru/index.php/ru/>

ФГБУ «ГОССОРТКОМИССИЯ» – Государственный реестр селекционных достижений. Государственный реестр селекционных достижений допущенных к использованию. Том 1. Сорта растений. URL: <https://reestr.gossortrf.ru/search/vegetable/>

Федеральное агентство лесного хозяйства Российской Федерации. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru>

American Conifer Society. URL: <https://conifersociety.org>

Forest Tree Breeding Center. Forestry and Forest Product Research Institute. URL: <https://www.ffpri.affrc.go.jp/ftbc/en/index.html>

International Union of Forest Research Organizations. URL: <https://www.iufro.org/>

Natural Resources Institute Finland. URL: <https://www.luke.fi/en/natural-resources/forest/>

Издание подготовлено в авторской редакции

Подписано в печать 17.12.2020 г.

Отпечатано на участке цифровой печати
Издательства Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, тел. (3822) 529-849.
E-mail: rio.tsu@mail.ru

Заказ № 4546 от «17» декабря 2020 г. Тираж 50 экз.