

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**
**Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования**
Казанский государственный аграрный университет

Кафедра лесоводства и лесных культур

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ
ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ

Казань 2021 г.

**УДК 631.523.4
ББК 541.1**

Печатается по решению методического совета
Казанского ГАУ от 05.02.2021 протокол №4

Гибадуллин Н.Ф., Гафиятов Р.Х., Петрова Г.А., Мухаметшина
А.Р., Мусин Х.Г. Учебное пособие. / Казань: Казанский ГАУ, 2021.-
124 с.

Рецензенты:

Начальник отдела по информационно-селекционной работе ГКУ
ГГСХУ племенным делом в животноводстве Минсельхозпрода РТ,
кандидат биологических наук, Юльметьев Ю.Р.

Кандидат биологических наук, доцент кафедры таксации и
экономики лесной отрасли, ФГБОУ ВО «Казанский
государственный аграрный университет» Р.З. Гибадуллин.

Учебное пособие предназначено для бакалавров по
направлениям подготовки 35.03.01 - Лесное дело и 35.03.10 -
Ландшафтная архитектура. Может быть использовано при
освоении дисциплин «Лесная генетика», «Селекция и генетика».

**УДК 631.523.4
ББК 541.1**

ISBN 978-5-6044927-8-9

© Гибадуллин Н.Ф., Гафиятов Р.Х., Петрова Г.А., Мухаметшина
А.Р., Мусин Х.Г.,

© Казанский государственный аграрный университет. 2021 г.

Оглавление

Введение	5
Раздел I. Генетические основы селекции	6
Глава 1. Наследственность и методы ее изучения	6
1.1. Понятие о наследственности и наследовании.	
Методы изучения наследственности	6
1.2. Виды и типы наследственности	8
1.3. Законы классической генетики	11
1.4. Размножение древесных растений	12
Глава 2. Изменчивость и методы ее изучения	18
2.1. Понятие об изменчивости организмов. Методы изучения изменчивости растений	18
2.2. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости	20
2.3. Внутривидовая изменчивость и формы ее проявления	22
2.4. Фенотипическая (модификационная) ненаследственная изменчивость	27
2.5. Типы наследственной изменчивости: мутационная, комбинативная	28
Глава 3. Цитологические основы наследственности ..	34
3.1. Строение и компоненты клетки. Роль клеточных структур в передаче наследственной информации	34
3.2. Морфология и структура хромосом	36
3.3. Кариотип и кариологический анализ лесных древесных растений	37
3.4. Митоз и его генетическое значение	38
3.5. Мейоз и его генетическое значение	40
Глава 4. Закономерности наследования	44
4.1. Особенности наследования при взаимодействии аллельных генов	44
4.2. Особенности наследования при взаимодействии неаллельных генов	54
4.3. Сцепленное наследование и кроссинговер	67
4.4. Наследование признаков, сцепленных с полом	75

Раздел II. Основы лесной селекции	80
Глава 5. Лесная селекция	80
5.1. Основные направления развития лесной селекции ...	80
5.2. Методы оценки селекционного материала.....	87
Глава 6. Исходный материал для селекции древесных растений.....	90
6.1 Методы сохранения генофонда.....	90
6.2 Интродукция как способ обогащения исходного	
материала для селекции древесных пород.....	94
Глава 7. Методы селекции лесных древесных пород...	96
7.1 Методы отбора лесных древесных пород.....	96
7.2. Селекционная инвентаризация лесных древесных	
пород.....	99
7.3 Гибридизация, полиплоидия и мутагенез как	
методы селекции.....	102
Глава 8. Селекционно-генетические основы лесного семеноводства.....	109
12.1 Объекты лесного семеноводства.....	109
8.2. Лесосеменное районирование.....	114
Библиографический список	119

Введение

Одной из главных задач лесного хозяйства является воспитание и выращивание здоровых, высокопродуктивных лесов, состоящих из деревьев и кустарников разных видов, растущих в самых разнообразных сочетаниях.

Лесное хозяйство должно основываться на теории, объясняющей закономерности роста и развития растений. Чем глубже мы научимся понимать закономерности жизни лесных деревьев и кустарников, тем правильнее будет теоретически обоснована практика лесного хозяйства, тем успешнее будет деятельность лесоводов. Поэтому говорить о теории лесоводства или лесокультурного дела - это значит говорить о вскрытых и осознанных закономерностях роста и развития лесных деревьев и кустарников и их сочетаний, образующих различные лесные насаждения.

Генетика – это наука о наследственности и изменчивости живых организмов.

Селекция – наука занимающаяся выведением новых и улучшением старых сортов растений и пород животных (от латинского слова «selectio» - отбор). Слово «отбор» получило широкое распространение благодаря Дарвину. В природе происходит естественный отбор, который представляет собой процесс сохранения и в дальнейшем размножения существ, наиболее приспособляющихся к данным условиям среды. Он устраняет все не приспособленные к этим условиям организмы. Однако естественный отбор часто изменяет растения и животных вовсе не в том направлении, как это требуется для хозяйственных интересов человека. Чтобы изменить растения и животных в нужном направлении применяется искусственный отбор.

Селекция имеет не только практическое, но и важное теоретическое значение. Занимаясь улучшением природы растений, селекционер изучает их биологические особенности, их требования к условиям жизни.

Раздел I

Генетические основы селекции

Глава 1

Наследственность и методы ее изучения

1.1. Понятие о наследственности и наследовании.

Методы изучения наследственности

Наследственность – свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обуславливать специфический характер индивидуального развития в определенных условиях окружающей среды (по М.Е. Лобашеву).

От наследственности следует отличать *наследование* – процесс передачи наследственной информации от родителей потомкам. *Наследственность* и *наследование* предполагают смену поколений, следовательно, связаны с рождением организмов.

Большой вклад в изучение наследственности внес Г. Мендель, который показал, что наследственность дискретна. Он впервые начал работы по анализу наследования признаков. Менделем был разработан метод генетического анализа, благодаря которому была установлена материальная природа факторов наследственности. К началу XX в. были проведены многочисленные опыты с растениями, животными и микроорганизмами, которые подтверждали полученные Менделем данные о наследственности. Наследственность представляет собой сложное явление и для его изучения требовались более совершенные методы, которые позволили бы наиболее полно раскрыть данное свойство организмов.

Изучение наследственности осуществляется на различных уровнях организации живой материи: молекулярном, хромосомном, клеточном, организменном и

популяционном. Для ее изучения выделяют три группы методов.

К первой группе относятся гибридологический и генеалогический методы, направленные на определение закономерностей наследования признаков. Для этой цели скрещиваются организмы, четко различающиеся по контрастным признакам, и изучается характер проявления этих признаков в потомстве.

Гибридологический метод (генетический анализ) позволяет изучать характер наследования признаков по потомству. *Генеалогический метод* позволяет путем анализа изучать наследование признака при передаче его потомству в целых семьях или родственных группах. Данный метод предполагает составление родословных на несколько поколений предков отдельных особей и целых семей. Широко применяется при изучении наследственности человека, а также в случаях, когда гибридологический метод невозможно применить (например, для изучения долго живущих и поздно вступающих в репродуктивную фазу организмов).

Ко второй группе относятся цитологический и биохимический методы, направленные на изучение структуры материальных носителей наследственности.

Цитологический метод позволяет проводить исследования на уровне органоидов клетки. *Биохимический метод* чаще всего применяют в сочетании с гибридологическим и цитологическим, используя для изучения процессов, протекающих в клетках, при размножении и онтогенезе, а также для изучения химического строения генетического материала и возникающих в них изменений. Цитологический и биохимический методы были объединены на микромолекулярный уровень изучения объектов.

К третьей группе относится *популяционно-генетический анализ*, позволяющий изучать степень влияния генов и факторов внешней среды на развитие признаков и

свойств организмов. Сущность этого метода состоит в том, что на достаточно репрезентативной выборке особей одного вида или сорта, определяется средняя величина признака и другие статистические параметры. Затем приемами математического анализа вычисляются доля участия наследственных различий особей (генотипическая варианса) и различия, обусловленные неоднородностью условий произрастания в насаждениях (паратипическая, или экологическая, варианса) в проявлении общей (фенотипической) изменчивости. Показатель, характеризующий относительную долю участия генотипической вариансы признака в его общей фенотипической вариансе, называют коэффициентом наследуемости. Основная задача метода — определение коэффициента наследуемости с целью оценки пригодности изучаемого признака для целей селекции.

1.2. Виды и типы наследственности

Наследственность осуществляется благодаря процессу передачи наследственной информации от родителей потомкам, т.е. наследованию.

Выделяют два вида наследственности:

1. Ядерная. При данном виде наследования передача наследственной информации осуществляется через хромосомы ядра, поэтому ее называют *хромосомной*. При отсутствии мутаций (соматических) наследственная информация от родителей потомкам передается в неизменном виде.

Выделяют несколько типов ядерного наследования. Под *типов наследования* понимают наследование того или иного признака в зависимости от того, в аутосомной или половой хромосоме располагается определяющий его ген, а также является ли он доминантным или рецессивными.

Аутосомно-доминантный тип наследования. При данном типе наследования аллель гена, контролирующего развитие признака, находится в одной из аутосом в доминантном состоянии и будет проявляться во всех последующих поколениях. Даже при скрещивании генотипов Аа и аа, доминантный признак проявится у 50% потомства.

Аутосомно-рецессивный тип наследования. При этом типе наследования у одних поколений признак может не проявляться, а у других - проявиться. Родители с гетерозиготным генотипом (Аа) являются носителями рецессивного аллеля, но по фенотипу имеют доминантный признак. Скрещивание родительских форм с гетерозиготными генотипами Аа и Аа дает $\frac{3}{4}$ части потомков с доминантным признаком и $\frac{1}{4}$ часть – с рецессивным. При скрещивании родительских особей с генотипами Аа и аа рецессивный признак проявится у половины потомков. Аутосомные признаки проявляются с одинаковой частотой у обоих полов.

Сцепленное с полом доминантное наследование. Этот тип наследования схож с аутосомно-доминантным типом, но имеется одно различие: у пола, чьи половые хромосомы одинаковы (например, XX у многих животных это женский организм), признак будет проявляться в два раза чаще, чем у пола с разными половыми хромосомами (XY). Это связано с тем, что если аллель гена находится в X-хромосоме мужского организма (а у партнера такого аллеля вообще нет), то все дочери будут его обладателями, и ни один из сыновей. Если же обладателем сцепленным с полом доминантным признаком является женский организм, то вероятность его передачи одинакова обоим полам потомков.

Сцепленное с полом рецессивное наследование. Схоже с аутосомно-рецессивным типом – также может наблюдаться проскок поколений. Такое может быть в случае, когда женские организмы гетерозиготные по данному гену, а мужские не имеют рецессивную аллель. При скрещивании женщины-носителя заболевания (гемофилии

или далтонизма) со здоровым мужчиной в потомстве у половины сыновей проявится рецессивный ген, а половина дочерей будут носителями заболевания. Отцы никогда не передают ген болезни своим сыновьям (так как передают им только Y-хромосому).

Аутосомный, ограниченный полом, тип наследования. Такой тип наблюдается, когда ген, отвечающий за признак, хоть и располагается в аутосоме, но проявляется только у одного из полов. Например, признак количества белка в молоке проявляется только у самок. У самцов он не активен. Наследование похоже на сцепленный с полом рецессивный тип, но признак может передаваться от отца к сыну.

Голандрический тип наследования. Данный тип связан с локализацией исследуемого гена в половой Y-хромосоме. Такой признак, независимо от того доминантный он или рецессивный, проявится у всех сыновей и ни у одной дочери.

2. Цитоплазматическая. Этот вид наследования связан с передачей генов, которые находятся в органоидах (митохондриях, хлоропластах и некоторых других), располагающихся в цитоплазме клетки. Такая наследственность осуществляется в основном по материнской линии. Это связано с тем, что мужские гаметы обычно не имеют цитоплазму. Признаки, передающиеся через цитоплазматическую наследственность можно выявить путём реципрокных скрещиваний. Гены, находящиеся в органоидах образуют «плазмотип» организма.

Митохондрии обладают собственным геномом, что обуславливает наличие **митохондриального типа наследования**. Поскольку только митохондрии яйцеклетки оказываются в зиготе, то митохондриальное наследование происходит только от матерей (и к дочерям и к сыновьям).

1.3. Законы классической генетики

В изучение закономерностей наследования признаков значительный вклад внес Г. Мендель, проводивший свои исследования в период с 1856 по 1863 гг. Он ставил опыты по скрещиванию различных форм гороха. В результате своих исследований он вывел несколько закономерностей наследования признаков, которые стали основой для классической генетики.

1. Закон единства гибридов первого поколения, или первый закон Менделя.

Согласно закону единства, гибриды первого поколения, полученные от скрещивания родителей, различающихся по одной паре альтернативных признаков, будет иметь одинаковый фенотип по этому признаку сходный с фенотипом одного из родителей при полном доминировании и смешанный при кодоминировании (неполном доминировании, когда фенотипы родителей в равной степени проявляются у потомства)

2. Закон расщепления, или второй закон Менделя.

При скрещивании гибридов первого поколения между собой получаются особи имеющие фенотипы исходных родительских форм в соотношении 3 (доминантовые): 1 (рецессивные).

В случае неполного доминирования или кодоминирования расщепление по фенотипу в потомстве будет в соотношении 1 (доминантовое): 2 (смешанное): 1 (рецессивное)

Это явление можно объяснить **законом чистоты гамет**, согласно которому, при образовании гамет в каждую из них попадает только одна аллель из пары аллелей этого гена родительской особи.

3. Закон независимого комбинирования признаков, или третий закон Менделя

При скрещивании особей, отличающихся по двум и более альтернативным признакам, эти признаки и гены, несущие их, наследуются независимо друг от друга. Этот закон справедлив для случаев, когда гены находятся в различных парах гомологичных хромосом или же в одной, но далеко расположены. При несоблюдении этого условия может наблюдаться сцепленное наследование.

1.4. Размножение древесных растений

Лесные древесно-кустарниковые растения размножаются семенами и вегетативными частями тела, т.е. для них присуще семенное (или половое) и вегетативное размножение. В основе каждого из этих способов размножения лежит деление клеток. При делении клеточные структуры материнской клетки передаются дочерним, и тем самым осуществляется передача наследственных структур от клетки к клетке, от родителей потомкам

При полевом размножении две половые клетки (мужская и женская) соединяются и дают начало новой клетке (зиготе), которая затем делится и образует организм с материнскими и отцовскими признаками. Процесс образования зигот в результате оплодотворения обеспечивает обмен наследственной информацией между особями внутри вида. Образующиеся семена способствуют расселению лесных древесных растений в новые места обитания. Наиболее приспособлены к расселению древесные породы, у которых плоды и семена, снабженные крылатками, разносятся ветром. При вегетативном размножении новое поколение возникает из группы клеток специализированной соматической ткани отдельных органов (почек, корней, стеблей и т.д.).

Семенное размножение. Наступление возраста половой зрелости (периода цветения) у древесно-кустарниковых растений зависит от вида и от экологических

факторов. Например, сосна в свободном стоянии зацветает в 15-летнем а в насаждении в 30-летнем возрасте. Береза на освещенных местах зацветает в 10 лет, в насаждении в 20 лет. Достигнув половой зрелости, деревья кроме вегетативных побегов образуют и репродуктивные (генеративные) побеги, несущие тычинки и пестики. Процесс закладки и ранние этапы развития цветков у покрытосеменных, мужских микростробил и женских макростробил - шишек голосеменных растений, споро и гаметогенез, опыление, оплодотворение, зиготогенез и все этапы развития семени до созревания называются *генеративным циклом*.

По длительности генеративного цикла древесные растения делятся на две группы: породы с 2-летним генеративным циклом (основная часть видов); породы с 3-летним генеративным циклом (большинство видов сосны, дуб

Развитие генеративных органов у древесных растений, в том числе хвойных пород, начинается с закладки зародышей половых органов летом в год, предшествующий цветению. Весной заложенные структуры продолжают развитие. Мужские микростробилы хвойных и тычинки покрытосеменных полностью завершают генеративный цикл рассеиванием пыльцы весной следующего вегетационного периода. Различия в развитии женских генеративных органов у видов двух групп проявляются в темпах их развития: у видов, относящихся к первой группе, от опыления до оплодотворения проходит около 1 месяца, у видов второй группы – около 1 года.

В зависимости от способов опыления выделяют насекомоопыляемые и ветроопыляемые растения, которые различаются биологией цветения, строением цветков и соцветий, пыльцы, временем и продолжительностью цветения. Цветки ветроопыляемых растений, как правило, разнополые, чашечковидные, невзрачные, без нектарников а насекомоопыляемые - обоеполые, с яркоокрашенным двойным околоцветником, ароматные и с нектарниками.

У обоеполых и однодомных разнополых растений зародыш образуется в результате перекрестного опыления и самоопыления. У разнополых двудомных растений зародыши семян образуются всегда в итоге перекрестного опыления. *Самоопылением* называется перенос пыльцы на семяпочку или на рыльце пестика в пределах одного цветка или разных цветков одного и того же растения. Лишь очень немногие виды являются полными самоопылителями. Большинство же видов образует непрерывный ряд от полных самоопылителей до форм, способных только к перекрестному опылению. *Перекрестным опылением* называется переноса пыльцы с одного растения на цветки другого растения данного вида или сорта. Переопыление растений разных видов и сортов, обладающих разной наследственностью, называется *гибридизацией*, которая может быть внутривидовой, межвидовой, межродовой и т.д.

В природе чаще встречаются перекрестноопыляющиеся растения, чем самоопыляющиеся. Из диких лесных растений к перекрестноопыляющимся относятся большинство хвойных пород, березовые, буковые, ильмовые, кленовые, ивовые и др.

Ветроопыляемость способствует перекрестному опылению, так как сухая, легкая пыльца свободно сдувается ветром. У насекомоопыляемых растений перекрестное опыление представляет более сложный процесс, т.к. у них пыльца клейкая и плохо сдувается ветром, но в тоже время она легко прилипает к телу насекомого и стирается при посещении ими других цветков. Среди насекомых главными опылителями являются пчелы.

Самоопыление оказывает отрицательное воздействие на мощность и продуктивность большинства перекрестноопыляющихся видов растений. Перекрестное опыление, - наоборот, поэтому эти два явления необходимо учитывать при выборе методов селекции. Самоопыление можно использовать при создании чистых линий.

Вегетативное размножение. Древесным растениям свойственно, кроме семенного размножения, вегетативное – воспроизведение от побегов, ветвей и корней. Древесные породы можно размножить вегетативно следующими способами: делением кустов, порослью от пня, корневыми отпрысками, стеблевыми и корневыми черенками и прививками. В природе вегетативное размножение древесных растений происходит и без вмешательства человека: корневыми отпрысками (тополь белый, осина), укоренением ветвей (ель пихта), пневой порослью (береза, орех, липа, дуб и др.), отводками (смородина, крыжовник). Размножение черенками, делением кустов и особенно прививкой усовершенствовано человеком. При семенном размножении у ряда древесных и кустарниковых пород происходит не полное наследование определенных признаков и свойств (ель голубая, пестролистные формы кленов, золотистые туи и т.д.), поэтому в практике озеленения и лесного хозяйства широко распространено вегетативное размножение ценных форм и сортов, при котором обеспечивается клоновость, т.е. идентичность размноженных организмов.

Для селекции древесных растений значение вегетативного размножения заключается в сохранении той или иной формы без изменения. Данный способ размножения широко применяется в озеленении и лесном хозяйстве, т.к. позволяет сохранить необходимые ценные признаки древесно-кустарниковых пород в последующих поколениях. В связи с этим разработаны методы вегетативного размножения хозяйствственно ценных форм и сортов с использованием стимуляторов роста. Для всех видов хвойных и лиственных др. древесных пород можно применять прививки для размножения. Кроме прививки, широко используется экономически выгодный способ размножения ценных форм и сортов древесных растений зеленым черенкованием под пленочным покрытием в условиях

высокой влажности, поддерживаемой автоматическими установками.

Прививки лесных древесных пород применяются на постоянных прививочных семенных плантациях черенками с отобранных наилучших, плюсовых деревьев. Отсутствие надежных и производительных способов прививки является основной причиной возникновения трудностей для практического использования их в лесном хозяйстве. В связи с этим ведутся разработки оптимальных способов прививки древесных растений, которые проходят широкую практическую проверку.

Можно выделить три группы способов прививки лиственных пород: *окулировка* – прививка почкой («глазком»), срезанной с побега; *прививка черенком* – прививка отрезка побега с несколькими почками: в расщеп, в приклад, копулировка, за кору и др.; *аблактировка* – прививка веткой, которая до срастания с подвоем сохраняется, на корнях или погружается в воду с питательным раствором.

Все перечисленные способы прививки можно успешно применять для вегетативного размножения хвойных пород, но с некоторыми изменениями. Например, прививка в приклад сердцевиной на камбий, предложенная Е.П. Проказиным, успешно применяется для прививки тонких черенков сосны, ели и лиственницы. Существует также прививка в приклад камбий на камбий, которая отличается от предыдущего способа тем, что на черенке срез делают не по середине, а по камбию, т.е. привой и подвой соединяют камбимальными слоями. Приживаемость от этих двух способов прививок высокая – от 80 до 100%.

Существует форма бесполого размножения – *апомикс*, при которой зародыш семени развивается из семяпочки, не прошедшей редукцию хромосом (без слияния мужской и женской гамет). В случае размножения путем апомикса для образования семян требуется опыление и развитие пыльцевых

трубок. Пыльца служит стимулятором, так как генетический материал ее не включается в развивающийся зародыш. Это явление называется *псевдогамией*. У некоторых видов зародыш развивается апомиктически, но опыление необходимо для развития эндосперма.

При формировании плода не всегда образуются семена (как при апомиксисе, так и без него). Существуют сорта плодовых культур (например, бессемянные сорта винограда, банана и апельсина), которые всегда образуют плоды без семян. Образование бессемянных плодов (береза, ольха и др.) называется *партенокарпией*.

Таким образом, лесные древесные растения размножаются семенным и вегетативным способами. Семенное размножение происходит путем перекрестного опыления ветроопыляемых и насекомоопыляемых растений. Способность древесных пород к вегетативному размножению обеспечивает широкие возможности применения клонового сортоводства в практике озеленения и лесного хозяйства.

Вопросы для самоконтроля

1. Понятие о наследственности и наследовании.
2. Какие методы изучения наследственности вы знаете?
3. Какие виды и типы наследственности существуют?
4. Какие законы классической генетики были сформулированы Г. Менделем?
5. Семенное размножение древесных растений.
6. Вегетативное размножение древесных растений: способы, примеры.
7. Что такое апомикс?

Глава 2

Изменчивость и методы ее изучения

2.1. Понятие об изменчивости организмов.

Методы изучения изменчивости растений

Изменчивость – свойство организмов приобретать новые признаки и свойства. Это свойство является важнейшим для живых организмов, необходимым для эволюции вида и для поддержания его существования в непрерывно изменяющейся среде.

Изменчивость можно проследить в самых разнообразных признаках древесных растений (анатомических, морфологических, физиологических, биохимических, кариологических) и их органах (от пыльцевых зёрен до габитуса кроны). Она проявляется в незначительных отклонениях от типичной характеристики признака, но нередко они резко отличаются от нормы. В таком случае их обычно описывают в качестве мелких внутривидовых систематических единиц – вариаций или форм. Почти у всех видов древесных пород встречаются формы с пирамидальной кроной, крупными и мелкими семенами (плодами) и листьями, свисающими ветвями. У многих хвойных видов имеются формы, различающиеся окраской шишек и хвои, строением коры, семенных чешуи и т.д. Встречаются формы, обладающие ценными хозяйственными признаками – повышенной интенсивностью роста, смолопродуктивностью, высокими физико-механическими свойствами древесины, устойчивостью к вредителям и болезням и т.п.

Методы изучения генетической изменчивости растений основаны на определении степени влияния наследственности и факторов окружающей среды в проявлении фенотипа. Наследственная изменчивость всегда проявляется в популяциях в фенотипической форме, т.е. в

сложном взаимодействии генотипов, входящих в состав популяции и среды обитания.

В качестве примера можно проанализировать ход роста некоторых древесных пород. По данным Э. Ромедера и Г. Шенбаха любая таблица хода роста свидетельствует о том, что на производительность насаждений большое влияние оказывают факторы внешней среды. Как видно на рис. 1 у ели, сосны, пихты и бук, находящихся в возрасте 100 лет, общий прирост насаждений по массе почти в 3 раза выше в условиях I бонитета, чем в насаждениях V бонитета. Такие показатели можно объяснить, прежде всего, влиянием почвы и климата, а не только факторов среды (рис. 1.1).

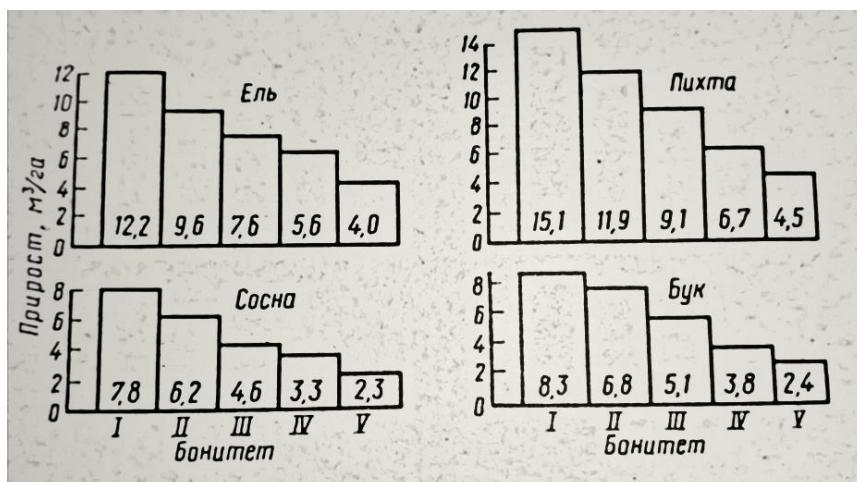


Рис. 1.1. Средний годичный прирост древесины на 1 га в насаждениях ели, сосны, пихты и бук в зависимости от условий внешней среды, (по Э. Ромедеру и Г. Шенбаху)

Роль генетических факторов (наследственных особенностей) древесной породы можно видеть при сравнении эффективности роста пихты и сосны, произрастающих в благоприятных условиях среды. Запас сосны в 100-летнем возрасте в условиях I класса бонитета составляет $780 \text{ м}^3/\text{га}$, а пихты при тех же условиях – $1510 \text{ м}^3/\text{га}$.

м³/га, что в 2 раза больше. Эти данные свидетельствуют о генетически обусловленной повышенной способности роста пихты по отношению к сосне. Поэтому надо стремиться использовать благоприятные по почвенным и климатическим условиям местообитания для пихты.

В селекции лесных древесных пород методы изучения различных форм внутривидовой изменчивости должны быть направлены на определение того, что в данном фенотипе обусловлено внешней средой, а что влиянием факторов наследственности.

Широко применяется эколого-географический метод, при котором сопоставляются морфолого-анатомические особенности подвидов, климатипов и экотипов в зависимости от климатических, гидрологических и почвенных условий. Этalonом для сравнения служат видовые признаки, описанные систематиками при возведении определенной группы растений в ранг вида.

Самым надежным методом определения различий между влиянием среды и генотипа на проявление признаков и свойств является генетический анализ. У многолетних древесных растений с поздним и нерегулярным плодоношением этот метод используется в основном вместе с другими методами.

2.2. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости был разработан и сформулирован советским учёным Н.И. Вавиловым. Согласно этому закону был установлен параллелизм в повторяемости признаков. Как оказалось, признаки, присущие формам внутри вида или рода, повторялись и в других видах или родах. Например, признаки форм ржи повторяются и в других

формах разных видов пшениц, т.е. образуют так называемые *гомологические ряды*.

Сначала исследования касались в основном морфологических признаков; затем они были распространены на биологические, физиологические и биохимические свойства. Многочисленные подтверждения закона были получены на простейших, низших растениях, большом числе семейств высших растений и на животных.

Впервые проявление сходных или аналогичных признаков параллельно у разных видов на древесных растениях заметил Ч. Дарвин. Он обнаружил, что у некоторых пород деревьев (тополя, березы и рябины) образуются плакучие и пирамидальные разновидности. У буков, орешника и барбариса он отметил наличие фиолетовых листьев. Кроме того, Ч. Дарвин обратил внимание на то, что у ольхи, липы, буков, березы и других древесных пород повторялись разновидности с глубоко разрезанными или рассечеными листьями.

На основании всех полученных данных Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости:

1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящий через все роды и виды, составляющие семейство.

Закон гомологических рядов лежит в основе систематизации наследственной изменчивости видов. Изучение полиморфизма видов древесных растений показало, что гомологические ряды в наследственной изменчивости

можно наблюдать по всем признакам. Поэтому была введена классификация соответствующих форм или разновидностей, представленных параллельными гомологическими рядами у сходных и далеких в систематическом отношении видов древесных растений. Сходным формам присваиваются общие названия, которые прибавляются к видовым названиям. У некоторых древесных пород в пределах одного вида имеются формы, кроны которых резко отличаются по строению от типичной для данного вида формы. Например, у ели обыкновенной, дуба черешчатого встречаются формы с пирамидальной, шаровидной и плакучей кронами. Такие отклонения от нормы называют *ареальными формами*. Их успешно применяют в озеленении. С целью сохранения яркой выраженности формового (сортового) признака размножают такие формы вегетативным путем. Параллельная изменчивость по строению кроны у древесных растений представлена следующими формами: 1) пирамидальная (прямая, прямостоящая, сжатая) – *pyramidalis*, *pyramida*, *fastigiata*, *stricta*; 2) колонновидная – *columnaris*; 3) овальная (яйцевидная) – *ovalis*, *ovoides*, *ovularis*, *oviformis*; 4) шаровидная (шарообразная, сфeroобразная) – *globosa*, *globularis*, *sphieroidea*; 5) зонтичная – *umbraculifera*; 6) плакучая – *pendula*; 7) стелющаяся (распростертая) – *prostrata*.

2.3. Внутривидовая изменчивость и формы ее проявления

Изучение внутривидовой изменчивости показало, что полиморфизм видов в широком смысле слова включает все формы дифференциации. Внутри вида, и внутри отдельной популяции различия могут быть прерывистыми, тогда на первый план выходит дискретность формы (по одному или по комплексу признаков), и непрерывными, тогда отдельные формы становятся трудно разграничимыми или же исчезают.

Внутривидовая изменчивость подразделяется на несколько форм: индивидуальную, половую, хронографическую (сезонную и возрастную), экологическую, географическую, гибридогенную и эндогенную.

Внутривидовая изменчивость обусловлена тремя главными причинами:

- 1) различиями в условиях местообитания;
- 2) генетическими различиями между деревьями;
- 3) взаимодействиями между генотипами деревьев и условиями, в которых они растут.

Индивидуальная изменчивость рассматривается как проявление генотипической дифференциации особей в пределах вида. Под влиянием всеобщего случайного перекрестного скрещивания (панмиксии), мутационного процесса и постепенного варьирования экологической обстановки древесные растения приобретают мелкие и крупные уклонения. Обязательным её компонентом являются разного рода временные модификации. Таким образом, индивидуальная изменчивость – это проявление "компромисса" между наследственной программой особи и конкретными экологическими условиями.

Половая изменчивость обусловлена существованием в популяциях форм, различающихся по полу. У двудольных видов такие формы выделяются очень легко по присутствию на деревьях генеративных органов того или иного пола. Нередко с полом связаны частота встречаемости в тех или иных экологических условиях, размеры и устойчивость деревьев.

Хронографическая или временная изменчивость обусловлена возрастными (онтогенетическими) и сезонными влияниями. По мере роста и развития многолетние древесные растения испытывают ряд трансформаций, затрагивающих их признаки и свойства. При изучении хронографической изменчивости многолетних древесных пород наибольшая трудность заключается в том, что некоторые хозяйственno

ценные признаки проявляются через десятки лет после посадки культур.

Экологическая изменчивость отражает воздействие на растение определенных факторов окружающей внешней среды (сосна на болотах, сосна на меловых отложениях, дуб на солонцах, ясень на болотах и т.д.). В этом случае решающими факторами оказываются адаптивная ценность признака и время существования популяции данного вида в новых для него условиях, т.е. число смен поколений. Но наследование данных отклонений изучено ещё недостаточно.

Географическая изменчивость обусловлена дифференциацией вида в пределах ареала в широтном и меридиональном направлениях. Она проявляется в образовании географических рас, или климатипов, и обычно является наследственно закрепленной. Такие признаки, как сроки распускания и цветения, фотопериодизм, морозоустойчивость и др. имеют четкую географическую приуроченность и хорошо передаются потомству. В зависимости от места произрастания существуют расы древесных пород короткого и длинного дня.

Гибридогенная изменчивость проявляется на границе ареалов различных видов в зонах межвидовой гибридизации. При этом в популяции одного вида наблюдается значительная примесь признаков другого вида. Гибридогенная изменчивость возникает там, где происходит изменение экологической обстановки на длительное время с изоляцией существующих границ ареалов. Нарушения могут быть вызваны как геологическими факторами, так и деятельностью человека. Примером могут быть ель финская (гибрид европейской и сибирской), лиственница Чекановского (естественный гибрид сибирской и даурской) и др.

Эндогенная или метамерная изменчивость – это изменчивость органов (листьев, цветков, плодов, семян, побегов, корней и др.) в пределах особи. Наибольшей метамерной изменчивостью отличаются количественные при-

знаки вегетативных органов (величина годичного прироста побегов), размеры листьев и т.п.

По характеру изменения признаков и свойств различают *прерывистую* и *непрерывную* (клинальную) изменчивость. Эти типы изменчивости отмечают при рассмотрении признака или свойства во времени, и пространстве. Примером *прерывистой изменчивости* во времени могут служить возрастные изменения светолюбия сосны обыкновенной. Примером прерывистого изменения признаков в пространстве могут служить изменения, вызванные резким перепадом экологических и климатических условий, получившие название *экологической* и *географической* изменчивости. Сосна обыкновенная на болоте отличается от растущей рядом сосны по суходолу. *Непрерывную изменчивость* можно наблюдать на приросте запаса древесины в лесу. Непрерывно падает бонитет древостоя в одном и том же типе леса в направлении с юго-запада на северо-восток.

Классификация форм проявления внутривидовой изменчивости у растений основывается на учете типа варьирующего признака. Этот принцип сохранился у древесных растений до настоящего времени под названием *формового разнообразия* видов по окраске плодов, хвои, по степени расчленения листовой пластинки, по характеру ветвления и т. д.

Все перечисленные выше формы внутривидовой изменчивости можно проследить при сопоставлении степени изменчивости варьирующих признаков. Например, Н.В. Дылис при описании географической изменчивости лиственницы воспользовался варьированием размеров и формы зрелых шишек. Л.Ф. Правдин описал географическую изменчивость сосны обыкновенной по анатомическому строению хвои, количеству в ней смоляных ходов, а также по продолжительности жизни хвои у различных географических рас, выделенных им впоследствии в подвиды.

Исследование внутривидовой изменчивости древесных растений проводится последовательно в три этапа. *На первом этапе* дается оценка характера и степени варьирования признаков в пределах организма, т.е. дается характеристика метамерной изменчивости.

На втором этапе производится оценка различных форм внутривидовой изменчивости. Вначале анализируется индивидуальная изменчивость. С этой целью закладываются опытные участки в однотипных и нововозрастных насаждениях, изучается характер варьирования признаков и его амплитуда. Индивидуальную изменчивость у двудомных и однодомных растений необходимо изучать с учетом полового диморфизма. Целесообразно разделить растения на половые типы по преобладанию мужских или женских цветков или соцветий.

После анализа индивидуальной и половой изменчивости изучается экологическая изменчивость. Для этого в пределах популяции подбирается экологический ряд нововозрастных насаждений. За экологическую единицу целесообразно принимать не отдельные типы леса, а группу типов леса. Исследования показали, что различия условий местообитания, определяемые уровнем расхождения в масштабе низшей лесотипологической единицы, имеют небольшое значение для внутривидовой дифференциации и специфики варьирования признаков у древесины растений. Индивидуальная, половая и экологическая изменчивость исследуются на фоне возрастания дифференциации древостоя. Во избежание ошибок в оценке изменчивости необходимо использовать нововозрастные насаждения и деревья, как правило, VI-VII классов возраста, когда стабильно проявляется большинство признаков. Может возникнуть необходимость изучения возрастной изменчивости. Для этого подбирается возрастной ряд насаждений, произрастающих в одном природном районе, в

одинаковых условиях местообитания. Элементы возрастного ряда должны различаться на один-два класса возраста.

На третьем этапе изучается межпопуляционная изменчивость, к которой относится географическая изменчивость. В наиболее типичных районах ареала в широтном и меридиональном направлениях изучается изменчивость данного вида. В результате исследований составляются географические ряды. Однако межпопуляционные различия имеет не только географическая форма изменчивости. В горных районах наблюдается высокая степень генетической изоляции лесных массивов. У видов с низким уровнем панмиксии (перекрестного опыления) границы популяций можно определить по результатам изучения экологической изменчивости.

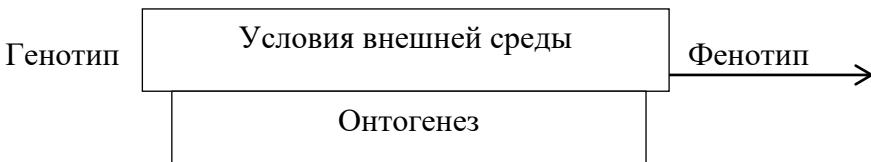
Исследования изменчивости внутри видов необходимы для успешного осуществления программ генетико-селекционного улучшения.

2.4. Фенотипическая (модификационная) ненаследственная изменчивость

В 1911 г. В. Иоганнсен ввел в генетику понятия генотип и фенотип. *Генотип* – это комплекс генов, полученный организмом от его родителей. Путем мутаций в генотип вводятся новые гены, которых не было у родителей. *Фенотип* – это комплекс всех внешних и внутренних признаков (форма, размеры, окраска, химический состав, микроскопическое строение и т.д.), сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды. В соответствии с этими понятиями различают *генотипическую* и *фенотипическую* изменчивость.

Фенотипическая изменчивость – это совокупность признаков и свойств организма или группы особей, сформировавшихся при совместном воздействии факторов наследственности и окружающей среды. Для того чтобы

признак развился или генотип реализовался в фенотипе, необходимы соответствующие условия внешней среды. Это можно проиллюстрировать следующей схемой:



Модификации широко распространены в природе, так как в процессе жизни каждая особь подвергается влиянию условий существования, которое отражается на ее признаках и свойствах.

Фенотипическая (модификационная) изменчивость не вызывает изменений генотипа. Она связана с реакцией одного и того же генотипа на изменение внешних условий, в которых протекает развитие организмов и которые создают различия в формах его проявления. Фенотипическая изменчивость носит в основном адаптивный характер.

Виды фенотипической изменчивости:

- *сезонная фенотипическая изменчивость*: изменения фенотипа, связанные с сезонными явлениями в природе;
- *возрастная фенотипическая изменчивость*: возрастные изменения организма;
- *модификационная изменчивость* – изменение фенотипа, вызванное влиянием окружающей среды и не связанное с изменением генотипа; носит адаптивный характер.

2.5. Типы наследственной изменчивости: мутационная, комбинативная

Наследственная (генотипическая) изменчивость проявляется в изменении генотипа особи, поэтому передается при половом размножении потомкам.

Наследственная изменчивость обусловлена возникновением разных типов мутаций и их комбинаций в последующих скрещиваниях. В каждой достаточно длительно существующей совокупности особей спонтанно и ненаправленно возникают различные мутации, которые в дальнейшем комбинируются более или менее случайно с уже имеющимися вариантами генов.

Виды наследственной изменчивости:

- **комбинативная:** обусловленная перекомбинированием генов в результате мейоза и оплодотворения;
- **мутационная:** обусловленная возникновением мутаций.

В эволюции домашних и диких видов мутационная изменчивость сочетается с комбинативной, являясь исходным материалом для искусственного и естественного отбора.

Комбинативной называют изменчивость, в основе которой лежит образование *рекомбинаций*, т.е. таких комбинаций генов, которых не было у родителей.

В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Практически неограниченными источниками генетической изменчивости в ходе полового размножения эукариот служат три процесса:

1. **Независимое расхождение гомологичных хромосом в анафазе первого деления мейоза.** Именно независимое комбинирование хромосом при мейозе является основой третьего закона Менделя. Появление зеленых гладких и желтых морщинистых семян гороха во втором поколении от скрещивания растений с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами – пример комбинативной изменчивости.

2. **Взаимный обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер, в профазе первого деления мейоза.** Он создает новые группы сцепления, т.е. служит

важным источником генетической рекомбинации аллелей. Рекомбинантные хромосомы, оказавшись в зиготе, способствуют появлению признаков, нетипичных для каждого из родителей.

3. Случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Эти источники комбинативной изменчивости действуют независимо и одновременно, обеспечивая при этом постоянную «перетасовку» генов, что приводит к появлению организмов с другими генотипом и фенотипом (сами гены при этом не изменяются). Однако новые комбинации генов довольно легко распадаются при передаче из поколения в поколение. Комбинативная изменчивость является важнейшим источником всего колоссального наследственного разнообразия, характерного для живых организмов. Однако она, как правило, не порождает стабильных изменений в генотипе, которые необходимы, согласно эволюционной теории, для возникновения новых видов. Стабильные, долгоживущие изменения возникают в результате мутаций.

Мутационная изменчивость. Появлению изменчивости способствуют мутации. При их воздействии на организм у потомства появляются новые признаки, которых не было у его родителей. Такая изменчивость была названа *мутационной*. *Мутация* – это устойчивое и ненаправленное изменение в геноме. Мутация сохраняется неограниченно долго в ряду поколений.

В природных условиях они часто подвергаются действию отбора и не сохраняются, если они ослабляют жизнеспособность организма, или, наоборот, сохраняются им, если в борьбе за существование дают какие-либо преимущества перед другими формами.

Значение мутаций в эволюции огромно – благодаря им возникают новые варианты генов. Говорят, что мутации – это сырой материал эволюции. Мутации носят индивидуальный

(каждая мутация в отдельной молекуле ДНК возникает случайно) и ненаправленный характер.

Мутации могут как приводить, так и не приводить к изменению признаков и свойств организма.

Мутации делятся на:

- нейтральные;
- вредные;
- полезные.

Современные генетики считают, что большинство вновь возникающих мутаций *нейтральны*, то есть никак не отражаются на приспособленности организма. Нейтральные мутации происходят в межгенных участках — интранах (участках ДНК, не кодирующих белки); либо это *синонимичные мутации* в кодирующей части гена — мутации, которые приводят к возникновению кодона, обозначающего ту же аминокислоту (это возможно из-за вырожденности генетического кода).

Следующими по частоте являются *вредные мутации*. Вредоносное действие мутаций объясняется тем, что изменения касаются наследственных признаков, имеющих чаще всего адаптивное значение, т. е. признаков, полезных в данных условиях среды.

Лишь небольшая часть мутаций повышает приспособленность организма, то есть является *полезной* («ломать не строить»).

Однако вредность и полезность мутаций — понятия относительные, т. к. то, что полезно (вредно) в данных условиях, может оказаться обратное действие при изменении условий среды. Именно поэтому мутации являются материалом для эволюции.

Мутагенез — процесс возникновения мутаций. Мутации могут появиться как в соматических, так и в половых клетках (рис. 2.1).

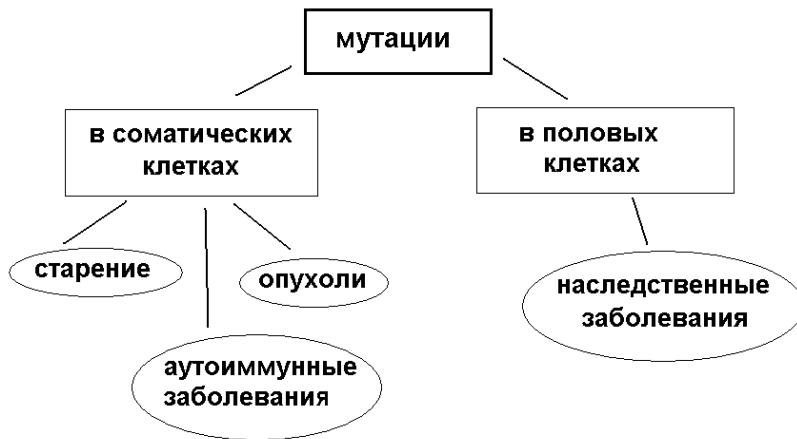


Рис. 2.1. Результат мутаций

Не смотря на то, что мутации возникают постоянно, существует ряд факторов, называемых *мутагенов*, увеличивающих вероятность появления мутаций.

Мутагены – факторы, увеличивающие вероятность появления мутаций.

Мутагенами могут быть:

- химические вещества (кислоты, щелочи и т.п.);
- температурные воздействия;
- УФ-излучение;
- радиация;
- вирусы.

Вопросы для самоконтроля

1. Понятие об изменчивости организмов.
2. Какие методы изучения изменчивости растений вы знаете?

3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Кто сформулировал?
4. Внутривидовая изменчивость и формы ее проявления.
5. Фенотипическая ненаследственная изменчивость. Виды фенотипической изменчивости.
6. Назовите типы наследственной изменчивости.
7. Какая изменчивость называется мутационной?
8. Что такое мутации и какими они бывают?
9. Какие факторы называются мутагенными?
10. Назовите мутагенные факторы.
11. Какая изменчивость называется комбинативной?
12. Какие процессы служат неограниченными источниками генетической изменчивости в ходе полового размножения эукариот?

Глава 3

Цитологические основы наследственности

3.1. Строение и компоненты клетки. Роль клеточных структур в передаче наследственной информации

Элементарной единицей жизни является клетка, содержащая все необходимое для поддержания обмена веществ и размножения. Клетки бывают соматическими и половыми. Соматические и половые клетки всех организмов сходны по строению. Существует два типа организации клеток:

- прокариоты – имеют наиболее простое строение, не имеют морфологически выраженного ядра (клетки бактерий и сине-зеленых водорослей);
- эукариоты – их обязательной структурой является клеточное ядро, отделенное от цитоплазмы ядерной оболочкой (все остальные представители живого мира). Кроме ядра и вакуолей, в цитоплазме существует целый набор специальных структур, или органелл, выполняющих специфические функции.

Древесные растения относятся к высшему типу растений, клетки которых имеют настоящие ядра, отделенные от остального содержимого клетки ядерной оболочкой, т.е. являются эукариотическими клетками.

Ядро – это центр, управляющий жизнедеятельностью всей клетки и координирующий ее. Ядро играет важную роль в регулировании протекающих в клетке процессов. Внутри ядра находится хроматин, одно или несколько ядрышек и ядерный сок (нуклеоплазма). В световом микроскопе в ядре можно различить сетчатую структуру из хроматина. *Ядрышки* – тельца, связанные с хромосомами, содержат большое количество рибонуклеиновой кислоты (РНК). В ядрышках происходит синтез рибосомной РНК. Энергия в клетке вырабатывается *митохондриями* – особыми сферическими или палочковидными образованиями разнообразной

величины и сложной структуры. При исследовании цитоплазмы с помощью электронного микроскопа, была открыта система мембран и каналцев, служащих продолжением клеточной мембраны и связанных с внешней мембранный ядерной оболочки. Эта система получила название *эндоплазматической сети или ретикулума*.

Важнейшими структурными элементами клетки являются *пластиды* (хлоропласти, лейкопласти, хромопласти и др.), характерные для цитоплазмы растительных клеток. *Хлоропласти* – содержат зеленый пигмент хлорофилл, придающий растениям зеленую окраску света. Каждая клетка содержит от 20 до 100 хлоропластов, которые могут расти и делиться. *Лейкопласти* служат центрами для накопления крахмала и др. веществ. В *хромопластиах*, окрашенных в желтый, красный или оранжевый цвета, накапливаются биологически важные вещества – *каротиноиды*. В клетках образовательной ткани, или меристемы, иногда различают протопластиды, которые отличаются от лейкопластов меньшими размерами и неразвитой системой внутренних мембран.

Аппарат Гольджи обеспечивает выделительную и секреторную функции клетки, так как он может исчезать и вновь появляться в клетках. *Лизосомы* – тела, содержащие ряд ферментов и выполняющие функцию пищеварения внутри клетки. *Центросома* – (клеточный центр) состоит из двух компонентов: небольших телец центриолей и центросферы – особым образом дифференцированного участка цитоплазмы. С центросомой связано формирование ахроматинового веретена, возникающего в период деления клеток. В клетках цветковых растений центросомы не найдены, здесь ахроматиновое веретено закладывается на полюсах деления в виде так называемых полярных колпачков.

Клеточная мембрана имеет сложное строение, приспособленное к выполнению определенных функций:

защитной, избирательной, проницаемости и активного втягивания частиц и молекул.

3.2. Морфология и структура хромосом

Элементами ядра, отвечающими за наследственность являются *хромосомы*. Это хорошо окрашивающиеся основными красителями тельца, видимые в световом микроскопе в период деления клетки.

Морфология и структура хромосом лучше всего видна на стадии метафазы или ранней анафазы, когда они наиболее укорочены и располагаются в плоскости экватора. В этот период хорошо просматривается их форма и величина и можно четко увидеть различия. Длина хромосом варьирует пределах от 0,2 до 50 мкм, диаметр – от 0,2 до 5 мкм. Следует отметить, что длина каждой определенной хромосомы относительно постоянна и индивидуальна.

Форма хромосом определяется положением первичной перетяжки, где располагается центромера. Для разных хромосом местоположение центромеры различно и является постоянным, типичным для каждой хромосомы.

По расположению центромеры выделяют три типа хромосом. Если центромера располагается в хромосоме посередине, то такая хромосома называется *метацентрической* (равноплечей). Если центромера делит хромосому на два неравномерных участка, то образуется два типа хромосом – *субметацентрическая* (слабо неравноплечая) или *акроцентрическая* (резко неравноплечая) хромосома. Центромера никогда не бывает на самом конце хромосомы.

Концевые сегменты хромосом называются *тейломерами*. Кроме первичной перетяжки хромосома может иметь вторичную перетяжку, которая связана с формированием ядрышка и называется *ядрышковым организатором*. Иногда вторичная перетяжка может быть

очень длинной и тогда она отделяет от основного тела хромосомы небольшой участок, называемый *спутником*. Такие хромосомы называются *спутничными*.

Для удобства изучения хромосом им присваиваются определенные номера с учетом их морфологии и величины. Характерная черта соматических клеток большинства существующих видов – парность хромосом. Хромосомы каждой пары характеризуются одинаковой морфологией и размерами, но имеют разное происхождение (одна от матери, другая от отца). Такие хромосомы называются *гомологичными*.

3.3. Кариотип и кариологический анализ лесных древесных растений

Для понимания процессов эволюции видов С.Г. Навашин впервые показал важность изучения морфологии хромосом. Он обосновал важнейшее понятие об идиограмме ядра, характеризующей число хромосом и индивидуальную морфологию каждой из них. *Идиограмма* – изображение хромосом на рисунке в виде диаграммы (идиограммы кариотипа). Для каждого вида характерно определенное число и морфология хромосом. Совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной и формой называется *кариотипом*.

По характеру кариотипов древесные растения можно разделить на четыре группы: 1) близкие виды и даже внутривидовые таксоны характеризуются разным количеством хромосом и различаются одной, двумя и большим числом пар и отдельных хромосом; 2) виды представляют собой полиплоидные ряды, когда они отличаются друг от друга кратным числом хромосом; 3) роды, имеющие однообразное число хромосом, с различным количеством хромосом только у некоторых видов; 4) виды нескольких родов имеют одинаковое число хромосом,

эволюция видов целого семейства протекает на фоне одного и того же численного набора хромосом.

Было установлено, что большое значение в селекции древесных пород имеет полиплоидия – биологическое явление, которое характеризуется нетипичным числом хромосом. Среди древесных растений быстротой роста отличаются триплоидные растения. Например, известны триплоидные формы осины, характеризующиеся более быстрым ростом, нежели их диплоидные сородичи. В настоящее время известны: полиплоидные формы дуба, тетраплоидная форма секвойи гигантской, лиственницы, ели и других древесных пород. Отмечается, что тетраплоидные формы растений имеют угнетенный рост, но последующее их скрещивание с диплоидной формой дает потомство, в котором образуется много триплоидов, проявляющих положительный гетерозис.

3.4. Митоз и его генетическое значение

Митоз – (от греч. *mitos* – нить; синоним – *кариокинез*), или непрямое деление клетки – способ деления вегетативных клеток и спор. Представляет собой непрерывный процесс, в результате которого сначала происходит удвоение, а затем точное равномерное распределение наследственного материала, содержащегося в хромосомах, между двумя вновь возникающими клетками.

Выделяют два основных этапа при делении клеток: деление ядра – *митоз* (*кариокинез*) и *деление цитоплазмы* (*цитокинез*). В процессе деления ядро претерпевает следующие последовательно протекающие стадии: интерфазу, профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Интерфаза – это стадия, в которой находится ядро клетки между двумя последовательными делениями. В этот период в ядре наиболее активно протекают метаболические процессы. Эту фазу называют стадией покоящегося ядра.

Первая стадия митоза – *профаза*, во время которой происходит спирализация хромосом. В результате этого процесса они становятся хорошо видимыми в световом микроскопе в виде двойных нитей. Становится хорошо видно, что хромосомы состоят из двух половинок – *хроматид*, удерживающихя вместе при помощи *центромеры*. В профазе оболочка ядра сохраняется.

Следующая стадия – *метафаза*, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки после исчезновения оболочки ядра, образуя так называемую метафазную пластинку. Хромосомы располагаются таким образом, что их центромеры находятся точно в экваториальной плоскости и к их центромерам прикреплены нити *ахроматинового* веретена. Во время метафазы хромосомы наиболее хорошо видны.

В *анафазе* центромеры хромосомы делятся на две хроматиды, которые расходятся к полюсам клетки. Расхождение хромосом начинается одновременно и завершается очень быстро. Во время движения к полюсам хромосомы обычно принимают V-образную форму и обращены вершинами к полюсу. После завершения расхождения количество их у каждого полюса оказывается одинаковым и точно соответствует общему числу хромосом каждой клетки. Благодаря такому способу деления ядра обеспечивается постоянное число хромосом в клеточных поколениях.

Последняя стадия митоза – *телофаза*. Во время этой стадии дочерние хромосомы раскручиваются (деспирализуются) и возвращаются в состояние, когда виден лишь хроматин. Образуется оболочка ядер в дочерних клетках. Восстановление ядра происходит в обратном порядке по сравнению с теми изменениями, которые оно претерпевало в профазе. Затем восстанавливается ядрышко (или ядрышки) в количестве, в котором они присутствовали в родительских ядрах. После деления ядра начинается

цитокинез – деление цитоплазмы пополам клеточной перетяжкой.

Весь митотический цикл длится от 30 мин до 3 ч в зависимости от вида и физиологического состояния организма, типа ткани, внешних факторов (температуры, света и др.). Скорость прохождения отдельных фаз митоза также варьирует.

Генетическое значение митоза заключается в том, что обеспечивается постоянство количества ДНК и хромосом, а также идентичность наследственной информации в ряду поколений клеток и организмов при вегетативном размножении. Благодаря митозу сохраняются сортовые признаки растений при размножении черенками, прививками, отводками, отпрысками, порослью.

3.5. Мейоз и его генетическое значение

В процессе развития половые клетки претерпевают мейоз. *Мейоз* – это процесс деления клетки, при котором происходит попарное соединение гомологичных отцовских и материнских хромосом и уменьшение (редукция) их числа. Мейотическое деление существенно отличается от митоза и амитоза.

Мейоз состоит из двух последовательных делений. Во время первого мейотического деления образуются два ядра с половинным (гаплоидным) числом хромосом. В процессе второго мейотического деления каждое из вновь образовавшихся ядер делится повторно по принципу митоза, т.е. происходит расхождение хромосом, которые образовались из сестринских хроматид. Таким образом, в результате мейоза из одной клетки после двух последовательных делений образуются четыре клетки с половинным числом хромосом.

В каждом из митотических делений различают те же 4 фазы, которые наблюдаются в митозе: *профазу, метафазу, анафазу, телофазу*.

Во время *профазы I* хромосомы готовятся к делению – сетчатая структура ядра переходит вначале в состояние отдельных тонких нитей, они спирализуются и утолщаются.

Становится заметным двойное строение каждой из хромосом (состоящих из двух сестринских хроматид, соединенных одной центромерой). Затем гомологические хромосомы притягиваются друг к другу (конъюгируют). Следовательно, две гомологичные хромосомы представлены теперь четырьмя хроматидами, объединенными двумя неразделившимися центромерами — образуются тетрады. Дальше хромосомы перекручиваются, а идентичные участки парных хромосом начинают отталкиваться друг от друга. В этот момент происходит обмен между гомологичными хромосомами. Заканчивается профаза I сильным укорочением хроматид за счет их максимальной спирализации.

В *метафазе I* обе центромеры гомологичных хромосом тетрады ориентируются в плоскости веретена деления. В *анофазе I* гомологичные хромосомы отталкиваются своими центромерами и расходятся к противоположным полюсам. В дочерных ядрах их в 2 раза меньше. При этом отцовская и материнская хромосомы каждой пары могут отходить с равной вероятностью к любому из двух полюсов. В *телофазе I* гомологичные хромосомы попадают в разные клетки. Так заканчивается I мейотическое деление. Клетка находится некоторое время в переходном состоянии, называемом *интеркинез*. Дальше наступает второе деление, фазы которого условно обозначаются через II.

В *метафазе II* хромосомы (их теперь гаплоидное число, т.е. в 2 раза меньше, чем в профазе I) вновь выстраиваются в экваториальной плоскости, располагаясь центромерами по экватору веретена. В *анофазе II* центромеры

разделяются и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. *Телофазой II* завершается расхождение хромосом к полюсам – из каждой клетки, вступившей в мейоз, образуются четыре клетки с половинным числом хромосом.

Таким образом, из каждой клетки, вступившей в мейоз, после двух последующих делений образуются четыре клетки с половинным числом хромосом. Набор хромосом становится гаплоидным, так как из каждой пары хромосом в гамету в виде одиночной хроматиды попадает только один гомолог. Отличия мейоза от митоза состоят в том, что на протяжении двух последовательных делений мейоза происходит одна репликация хромосом, сдвинутая во времени, которая осуществляется не в интерфазе, а в профазе первого деления. Основное отличие мейоза от митоза заключается в наличии профазы I в мейозе, когда гомологичные хромосомы соединяются в пары и обмениваются участками. В митозе подобного процесса нет.

В конце профазы I и начале метафазы I мейоза в экваториальной плоскости располагаются пары гомологичных хромосом, называемые бивалентами. В митозе же на экваториальной плоскости располагаются отдельные хромосомы свободно, независимо. В анафазе I при редукционном делении к полюсам отходят гомологичные хромосомы; из каждой пары гомологов одна из хромосом отходит к одному, другая — к другому полюсу, в результате число хромосом в дочерних клетках оказывается гаплоидным. В митозе же к полюсам отходят половинки хромосом всего набора, а поэтому число хромосом в дочерних клетках диплоидно. В митозе каждый цикл деления ядра связан с репродукцией хромосом, в мейозе — два деления обеспечиваются одной репродукцией, предшествующей ему.

Вопросы для самоконтроля

1. Расскажите о строении клетки, назовите важнейшие компоненты клетки.
2. Какова роль клеточных структур в передаче наследственной информации?
3. Какие компоненты клетки отвечают за передачу наследственной информации?
4. Какие типы хромосом выделяют?
5. Что такое кариотип, идиограмма?
6. Митоз, его фазы и стадии.
7. В чем заключается генетическое значение митоза?
8. Мейоз, его фазы и стадии.
9. В чем заключается генетическое значение мейоза?

Глава 4

Закономерности наследования

4.1. Особенности наследования при взаимодействии аллельных генов

Закономерности наследования признаков изучались Г. Менделем. Им впервые была доказана дискретность (делимость) наследственного материала. Тогда же он и ввел понятие о наследственных факторах, которые были названы *генами*. Им было показано, что наследуются не сами признаки, а наследственные факторы (гены), которые контролируют эти признаки. У всех живых организмов наследственные факторы парные: одну аллель гибридный организм получает от матери, а вторую – от отца.

Совокупность наследственных факторов (генов), которыми обладает организм, называется *генотипом*. Совокупность внешних и внутренних признаков организма, формирующихся при взаимодействии генотипа организма и факторов внешней среды, называется *фенотипом*. Особи с разными генотипами могут иметь одинаковый фенотип. Например, доминантный ген **A** контролирует развитие красной окраски цветков гороха, поэтому растения с генотипами **AA** и **Aa**, будут иметь красную окраску цветков, так как доминантный ген подавляет действие рецессивного гена.

Гомозиготными называют константные формы с генотипами **AA** и **aa**, не дающие в последующих поколениях расщепления. *Гетерозиготными* называют формы организмов с генотипом **Aa**, дающие в последующих поколениях расщепление.

Более развитый и преобладающий у потомства признак, называется *доминантным* и обозначается заглавными буквами латинского алфавита (**A**, **B**, **C**, ...). Подавляемый признак называется *рецессивным* и обозначается соответствующими малыми буквами (**a**, **b**, **c**, ...).

На характер расщепления при скрещивании в значительной степени влияет взаимодействие между генами. Известны взаимодействия между *аллельными* и *неаллельными* генами. Между аллельными генами существует *полное* и *неполное* доминирование. При изучении данной темы следует уяснить установленные Менделем закономерности наследования признаков – единообразие гибридов первого поколения, закон чистоты гамет, независимое комбинирования признаков (неаллельных генов).

Различают следующие типы скрещиваний: моногибридное, дигибридное, тригибридное.

Моногибридным называется скрещивание организмов, гомозиготных по одной паре аллелей, контролирующих фенотипическое проявление одного признака. Например, отцовское растение несет пурпурные цветки, а материнское – белые, или наоборот.

Свои исследования Мендель проводил на горохе (*Pisum sativum*). Эта культура имеет многочисленные формы по различным признакам. Для скрещиваний он подбирал родительские пары, которые отличались между собой внешним проявлением какого-либо одного признака. Для того чтобы проследить характер проявления интересующего признака в течение нескольких поколений, Мендель перед началом скрещивания проводил самоопыление родительских пар растений. Обязательным условием опыта было то, что интересующий признак при самоопылении должен был быть устойчивым. После соблюдения этого условия подобранные родительские пары скрещивались. Мендель проводил учет, полученных в потомстве гибридов с признаками каждой родительской формы. Далее гибриды F_1 самоопылялись, и в F_2 так же проводили учет растений с признаками исходных растений. Таким образом, скрещивания проводились до F_7 . Разработанная Менделем методика помогла выявить общие закономерности наследования признаков при внутривидовой гибридизации. Скрещивая растения гороха с гладкими и

морщинистыми семенами (опыт I), желтыми и зелеными семенами (опыт II), лилово-пурпурными и белыми цветками (опыт III), выпуклыми и морщинистыми бобами (опыт IV) и т.д., Мендель обнаружил, что гибриды первого поколения оказались сходными с одним из родителей. В первом опыте в F_1 все гибриды были с гладкими круглыми семенами, во втором опыте – с желтыми семенами, в третьем – с лилово-красными цветками, в четвертом – с выпуклыми бобами.

Мендель сформулировал *правило единобразия гибридов первого поколения*. Для рассмотренных примеров это правило можно сформулировать таким образом: *при моногибридном скрещивании все гибриды F_1 , оказываются с доминирующим признаком, а рецессивный признак находится в скрытом состоянии (первый закон Менделя)*. Закон единобразия – первый закон Менделя – называют также *законом доминирования*.

Во многих скрещиваниях, проводимых Менделем, гибриды F_1 были сходны между собой и с доминантной родительской формой. Это связано с тем, что доминантный признак подавляет рецессивный.

При самоопылении гибридов F_1 в F_2 $3/4$ растений оказались сходными с F_1 , а у $1/4$ растений появился признак родителя, исчезнувший в F_1 (зеленая окраска семян, белая окраска цветков, морщинистая поверхность семян и бобов). В последующих самоопыленных поколениях этой группы растений, перечисленные признаки хранились без изменений. Это явление носит название *расщепления*. В F_2 будет наблюдаться расщепление по фенотипу **3:1**. Следовательно, рецессивный признак у гибрида F_1 не исчез, а был только подавлен и проявился во втором поколении. По генотипу же расщепление в F_2 будет **1:2:1**.

Убедившись в правильности принятой гипотезы, Мендель сформулировал *правило расщепления гибридов второго поколения*: «гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь

гибридную форму, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки» (**второй закон Менделя**).

Получив одни и те же результаты в ряде экспериментов, Мендель убедился, что признаки родителей не исчезают, а находятся в скрытом состоянии. Таким образом, было установлено, что наследуются не сами признаки, а их потенциальные возможности – гены. Передача генов осуществляется через половые клетки (гаметы). В гибридных растениях наследственные факторы не смешиваются друг с другом и являются относительно независимыми по отношению друг к другу.

Явление несмешивания в гаметах гибридного организма наследственных факторов, определяющих альтернативно выраженные признаки, Мендель назвал правилом чистоты гамет. В основе этого правила лежит цитологический механизм мейоза.

Р. Пеннетом было предложено записывать сочетание гамет при оплодотворении в виде ниже приведенной таблицы, называемой *решеткой Пеннета* (табл. 4.1).

Таблица 4.1
Сочетание гамет при оплодотворении
при моногибридном скрещивании

		Гаметы	
		A	a
Гаметы	♀	AA	Aa
	♂	Aa	aa

Дигибридным называется скрещивание двух организмов, гомозиготных по двум парам аллелей, контролирующих фенотипическое проявление двух признаков. При дигибридном скрещивании организмы сохраняются те же правило «чистоты» гамет и закон

единообразия гибридов первого поколения, что и при моногибридном скрещивании.

Продолжив опыты по скрещиванию гороха, Мендель подобрал родительские формы, имеющие гладкие желтые (**AABB**) и зеленые морщинистые семена (**aabb**). В первом поколении от такого скрещивания, согласно первому закону Менделя, все гибриды имели гладкие желтые семена (**AaBb**).

В F_2 расщепление имело более сложный характер, чем при моногибридном скрещивании. Скрещивая между собой гибриды F_1 (**AaBb**), Мендель получил 4 фенотипических класса гибридных семян гороха F_2 в количественном соотношении: 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 зеленое морщинистое. Однако если рассматривать каждую пару признаков в отдельности (9 жел. + 3 жел.: 3 зел. + 1 зел.; 9 гл. + 3 гл.: 3 морщ. + 1 морщ.), тогда расщепление в F_2 будет таким же, как и при моногибридном скрещивании (**3:1**). Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что наследование по каждой паре признаков происходит независимо друг от друга. Это объясняется случайным расхождением отцовских и материнских хромосом в анафазе I мейоза. Благодаря этому ген **A** с одинаковой вероятностью может оказаться в одной гамете с геном **B** или с геном **b**. Точно таким же образом происходит и с геном **a**. В результате гибриды дают четыре типа гамет: **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Каждый тип гамет образуется равновероятным образом (табл. 4.2).

Благодаря свободному сочетанию гамет при оплодотворении образуется четыре варианта фенотипов в соотношении 9:3:3:1 и 9 классов генотипов.

Полученное в F_1 потомство будет полностью единообразным, как по генотипу, так и по фенотипу. В F_2 расщепление по каждой паре признаков по фенотипу будет в соотношении 3:1. Полученные результаты свидетельствуют об универсальности законов наследования Менделя для случаев, когда гены, отвечающие за развитие признака,

расположены в разных парах гомологичных хромосом и наследуются независимо друг от друга. Исследования показали, что отдельные пары признаков ведут себя при наследовании независимо. В этом заключается суть *третьего закона Менделя* (*закона независимого наследования признаков, или независимого комбинирования генов*): при самоопылении гибридов первого поколения во втором гибридном поколении возникают все сочетания признаков, возможные по правилам свободного комбинирования.

Таблица 4.2
Комбинация гамет при дигибридном скрещивании

Женские гаметы ♀	AB	Ab	aB	ab
Мужские гаметы ♂	AABB желтые гладкие	AABb желтые гладкие	AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие
AB	AABb желтые гладкие	AAbb желтые морщинистые	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые
Ab	AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие	aaBB зеленые гладкие	aaBb зеленые гладкие
ab	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые	aaBb зеленые гладкие	aabb зеленые морщинистые

Независимое комбинирование генов и расщепление в F_2 в отношении 9:3:3:1 были установлены для большого числа организмов, включая и лесные деревья.

Неполное доминирование. При дигибридном скрещивании в F_2 расщепление в соотношении 9:3:3:1, будет наблюдаться только при полном доминировании по двум

парам аллельных генов. При неполном доминировании, или доминировании по одному признаку, гетерозиготные особи фенотипически будут отличаться от гомозиготных особей. В этом случае число фенотипических классов в F_2 увеличится. Можно рассмотреть данное явление на примере скрещивания двух форм растений львиного зева. Скрещивались родительские пары, имеющие красные нормальные и белые пилорические цветки. Результаты скрещивания приведены на рисунке 4.1.

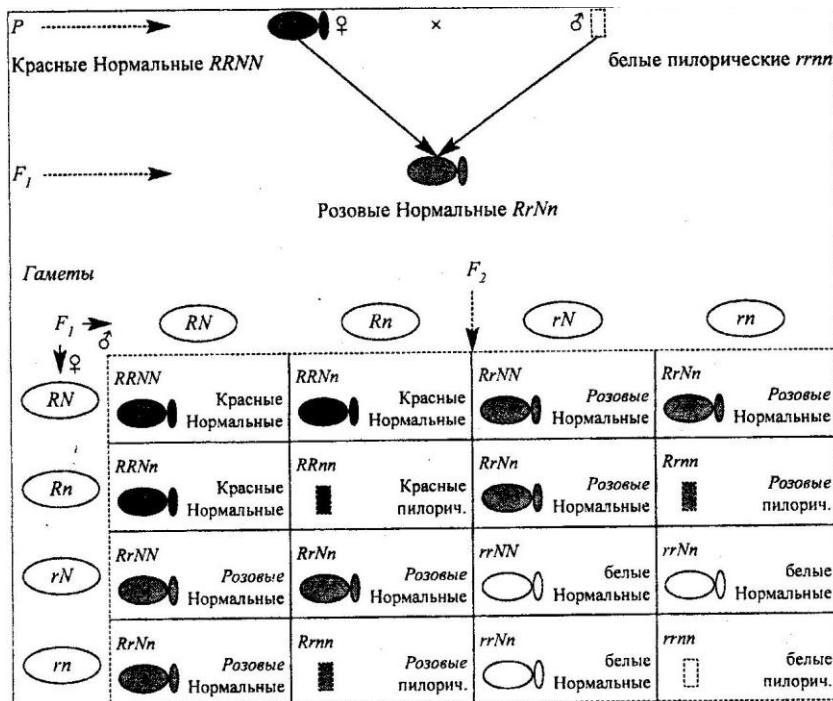


Рис. 4.1 – Комбинация гамет при неполном коминировании

У львиного зева окраска цветков наследуется по закономерностям неполного доминирования. Нормальная форма цветка доминирует. Полученные в F₁ гибриды будут

иметь цветки нормальной формы и промежуточной окраски. Окраска цветков будет розовой. В F_2 будет наблюдаться расщепление в соотношении 3 красных нормальных : 6 розовых нормальных : 2 розовых пилорических : 1 красный пилорический : 3 белых нормальных : 1 белый пилорический, т.е. $(3:1) \times (1:2:1) = 3:1:6:2:3:1$.

Распределение генов при образовании гамет в случае неполного доминирования остается независимым. Таким образом, число и соотношение по генотипу будет как при полном доминировании, т.е. $4:2:2:2:2:1:1:1$.

Полигибридным называется скрещивание двух организмов, различающихся по трем и более парам альтернативных признаков. Данный тип скрещивания происходит согласно тем же закономерностям наследования признаков, что и при дигибридном скрещивании, однако расщепление будет более сложным.

Скрещивание гороха, имеющего гладкие желтые семена и красные цветки, с горохом, имеющим морщинистые зеленые семена и белые цветки, дает в F_1 гибриды похожие на материнские растения – с гладкими желтыми семенами и красными цветками (в соответствии с правилом единообразия гибридов F_1). В F_2 наблюдается сложное расщепление. Если обозначить гены, определяющие форму семян, **A-a**, цвет семян – **B-b**, окраску цветков – **C-c**. Тогда генотип материнского растения будет **AABBCC**, а отцовского – **aabbcc**, генотип гибридов F_1 – **AaBbCc**. Эти гибридные растения образуют восемь типов гамет: **ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc**. При случайном сочетании этих гамет при самоопылении в F_2 получится 64 комбинации зигот (рис. 1.2).

Все растения, полученные в F_2 , по фенотипу можно разделить на 8 групп: **27 (A-B-C) : 9 (A-B-c) : 9 (A-b-C) : 9 (a-B-C) : 3 (A-b-c) : 3 (a-B-c) : 3 (a-b-C) : 1 (a-b-c)**. Такое расщепление является результатом независимого

распределения генов при тригибридном скрещивании (третий закон Менделя).

В семи из восьми группах, кроме группы **a-b-c**, особи внешне одинаковые, но могут отличаться по генотипу. При самоопылении такие особи будут давать разное потомство. Схема полигибридного скрещивания представлена на рисунке 4.2.

P $AABBCCDD \times aabbccdd$

*F*₁ $AaBbCcDd$

*F*₂ $(A + a)^2 \times (B + b)^2 \times (C + c)^2 \times (D + d)^2$

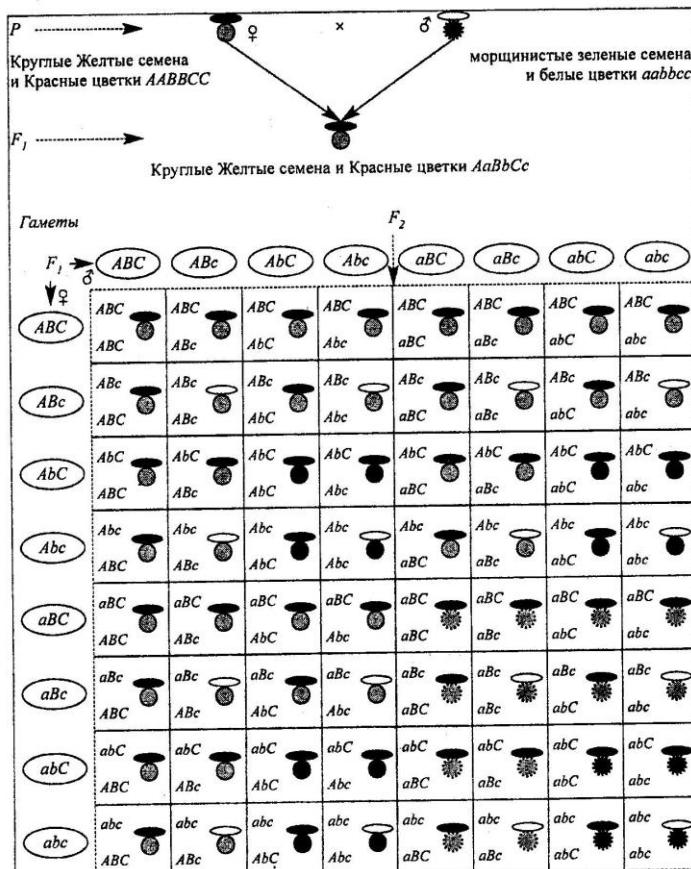


Рис. 4.2 - Комбинация гамет при тригибридном скрещивании

В таблице 4.3 приведены данные для определения числа возможных комбинаций гамет и количества классов по фенотипу и генотипу.

Таблица 4.3
Число классов гибридных особей по фенотипу и генотипу и
характер расщепления в F₂ при различном числе пар
признаков (полное доминирование)

Скрещивание	Число пар различающихся признаков родителей	Число образующихся гамет	Число возможных комбинаций гамет	Число классов		Числовые отношения классов по фенотипу
				по фенотипу	по генотипу	
Моногибридное	1	$2^1=2$	$4^1=4$	$2^1=2$	$3^1=3$	3:1
Дигибридное	2	$2^2=4$	$4^2=16$	$2^2=4$	$3^2=9$	9:3:3:1
Тригибридное	3	$2^3=8$	$4^3=64$	$2^3=8$	$3^3=27$	81:27:27:9:9:9:9:9:3:3:3:1
Тетрагибридное	4	$2^4=16$	$4^4=256$	$2^4=16$	$3^4=81$	27:9:9:9:3:3:3:1
Полигибридное	n	2^n	4^n	2^n	3^n	$(3:1)^n$

В качестве иллюстрации приведем таблицу по числу типов гамет и их сочетаний у особей гетерозиготных по разному числу признаков, от 1 до 23 (табл. 4.4).

Таблица 4.4**Число гамет и их комбинаций в потомстве особей,
гетерозиготных по разному числу аллелей**

Степень гетерозиготности	Число генов	
	гамет (2^n)	комбинаций гамет (4^n)
1 (моногибрид)	2	4
2 (дигибрид)	4	16
3 (тригибрид)	8	64
4 (тетрагибрид)	16	256
5 (пентагибрид)	32	1 024
6 (секстагибрид)	64	4 096
7 (септагибрид)	128	16 384
8 (октагибрид)	256	65 536
9 (нонагибрид)	512	262 144
10 (декагибрид)	1 024	1 048 576
20 (полигибрид)	1 048 576	1 099 511 627 776
23 (полигибрид)	2^{23}	4^{23} , или более 32×10^{12}

Приведенное в таблице вычисление показывает лишь незначительную долю изменчивости, которая в действительности возможна при сочетании гамет, так как:

1. в каждой паре хромосом может быть более одного гена;
2. гены взаимодействуют, но это нами не учитывается;
3. мы не учитываем инверсий, делеций и прочих изменений, которые происходят в мейозе;
4. мы не учитываем мутаций и так далее.

4.2. Особенности наследования при взаимодействии неаллельных генов

Неаллельное взаимодействие генов – это взаимодействие генов, которые локализованы в разных негомологичных хромосомах или в одной хромосоме и

контролирующих развитие одного и того же признака. Независимое комбинирование двух взаимодействующих генов приводит к своеобразным изменениям дигибридного расщепления – **9 A_—B_— : 3 A_—bb : 3 aaB_— : 1 aabb**. Для двух взаимодействующих генов известны следующие расщепления – **9:3:3:1; 9:6:1; 9:3:4; 9:7; 12:3:1; 13:3; 15:1**, характерные для разных типов неаллельного взаимодействия генов.

Неаллельное взаимодействие генов проявляется в нескольких формах. Известны следующие типы взаимодействия между неаллельными генами: эпистаз, полимерия, комплементарное действие генов, новообразования, модифицирующее влияние, плейотропия.

Эпистаз – доминирование между неаллельными генами. Взаимодействие генов по типу эпистаза по своему характеру сходно с явлением аллельного доминирования. Отличие заключается в том, что при аллельном доминировании доминантная аллель подавляет рецессивную аллель той же самой аллельной пары. При эпистазе же аллель одного гена подавляет проявление аллеля из другой пары, то есть происходит подавление неаллельного гена. Доминирование между аллельными генами можно выразить формулой **A > a**, а явление эпистаза выражается формулой **A > B**.

Гены, подавляющие действие генов из другой аллельной пары, называются **эпистатичными**, а подавляемые гены – **гипостатичными**.

Эпистаз разделяют на два типа: **доминантный** и **рецессивный**.

Доминантный эпистаз (A>B или B>A) – это тип взаимодействия, при котором происходит подавление доминантным аллелем одного гена действия аллельной пары другого гена.

Явление доминантного эпистаза можно рассмотреть на примере наследования окраски плодов у тыквы. У тыквы известны 3 типа окраски плодов: белая, желтая и зеленая.

При скрещивании растений тыквы с белыми и желтыми плодами, а также белыми и зелеными плодами доминирует белая окраска плодов, и в потомстве все гибриды будут иметь белую окраску плодов.

При скрещивании растений тыквы, имеющей желтые и зеленые плоды, доминирует желтая окраска плодов и у гибридов, полученных в F_2 , на три растения с желтыми плодами приходится одно зеленоплодное растение (3:1). Следовательно, можно сделать вывод, что белая окраска плодов доминирует над желтой и зеленой, а желтая доминанта над зеленой окраской: белая >> желтая > зеленая. Однако, при скрещивании белоплодной и зеленоплодной тыкв расщепление в потомстве, полученном в F_2 , идет не по схеме моногибридного скрещивания (3:1), а дает своеобразное отношение: 12 белых: 3 желтых: 1 зеленый (рис. 4.3).

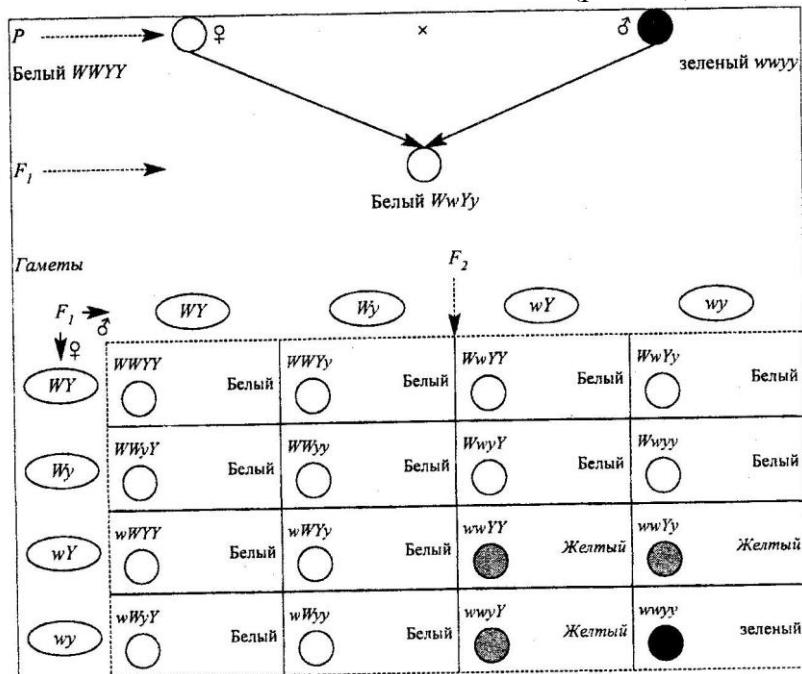


Рис. 4.3 – Сочетание гамет при эпистазе и проявление окраски плодов тыквы

Полученные от этого скрещивания результаты можно объяснить тем, что окраска плодов тыквы контролируется двумя парами генов. Так, у тыквы доминантный ген **W** подавляет действие гена **Y**, определяющего желтую окраску плодов, и гена **y**, контролирующего зеленую окраску плодов, поэтому все растения, имеющие в генотипе хотя бы один ген **W**, будут иметь белые плоды. У растений, гомозиготных по гену **w**, плоды будут или желтые с геном **Y** (генотипы **ww-Y**), или зеленые с генами **yy** (генотип **wwyy**).

Таким образом, полученное у гибридов в F_2 расщепление по фенотипу **12:3:1**, можно представить как видоизмененное отношение, получаемое при обычного дигибридном скрещивании **9:3:3:1**, при котором генотипы **9W_Y** и **3W_y** имеют одинаковое фенотипическое выражение признака и в сумме дают $\frac{3}{4}$ всех особей с белой окраской плодов. Гипостатичный ген желтой окраски **Y** (**Y** < **W**) может проявляться только у той части потомства (**wwY_**), у которой в генотипе отсутствует эпистатичный ген **W**.

Рецессивный эпистаз – тип взаимодействия, при котором рецессивный аллель одного гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного или рецессивного аллеля другого гена: **aa>B**; **aa>bb** или **bb>A**; **bb>aa**.

Явление рецессивного эпистаза можно рассмотреть на примере наследования окраски шерсти у собак породы лабрадор. У собак данной породы пигментация шерсти контролируется геном **B**, который в доминантном состоянии дает черную масть, а в рецессивном (**b**) – коричневую. Есть также ген **E**, который в доминантном состоянии не влияет на проявление окраски, но в рецессивном гомозиготном состоянии (**ee**) подавляет синтез черного и коричневого пигмента. Такие собаки имеют белый окрас. Ниже приведем схему скрещивания собак с черным и белым окрасом шерсти и посмотрим каким будет расщепление у потомства, полученного в F_2 :

Р: BBEE × bbee
 черные белые
 F₁: BbEe
 черные
 F₂: 9 B_E_ : 3 bxE_ : 3 B_ee : 1 bbee
 черные коричневые белые белые
 9 черные : 3 коричневые : 4 белые

Неаллельные гены, действующие однозначно на развитие одного итого же признака называются **полимерными**, или **количественными**, а явление взаимодействия полимерных генов называют **полимерией**.

Полимерные гены, как правило, обозначаются одной буквой с индексом **A₁A₂**; **a₁a₂** и т.д. Генотип, состоящий из двух пар доминантных, полимерных генов, обозначают **A₁A₁A₂A₂**, двойную гетерозиготу – **A₁A₁a₂a₂**, а рецессивную форму – **a₁a₁a₂a₂**.

Полимерные гены обуславливают наследование количественных признаков. Различают полимерию – **кумулятивную и некумулятивную**.

Кумулятивной (суммирующей) полимерией называется такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей, содержащихся в генотипе особи. При кумулятивной полимерии у гибридов F₂ наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака, т.е. интенсивность проявления данного признака зависит от числа генов обуславливающих данный признак.

При кумулятивной полимерии наблюдается явление *трансгрессии* – это захождение признака потомков за родительский признак, т.е. выщепление в F₁ потомков с более сильным или более слабым выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов. Трансгрессии могут быть положительными и отрицательными.

Рассмотрим явление полимерии на примере наследования окраски зерен у пшеницы. У пшеницы есть два основных типа окраски зерен: краснозерные, у которых в оболочке зерновых присутствует красный пигмент, и белозерные, в оболочке которых отсутствует пигмент.

При скрещивании пшеницы с темно-красными зернами с белозерной пшеницей в F_2 на каждые 15 растений с окрашенными семенами было получено 1 белозерное растение, интенсивность окраски семян колебалась от темной до светлой (**15:1**). По мере убывания ее, оказалось возможным сгруппировать растения, в числовом соотношении **1:4:6:4:1**. Такой характер расщепления легко объясняется, если допустить, что окраска семян определяется двумя парами полимерных генов (рис. 4.4).

Красная окраска зерен контролируется доминантными генами, а белая – рецессивными. Интенсивность окраски определяется количеством доминантных генов в генотипе, чем больше доминантных генов, тем темнее окраска. Следовательно, действие доминантных генов как бы суммируется – *кумулятивная* полимерия, или *аддитивная*. Кроме аддитивного действия при полимерии могут наблюдаться случаи, когда действие одного доминантного гена на фенотип равнозначно действию двух или более доминантных генов в генотипе – *некумулятивная* полимерия. Характерной особенностью полимерного гена при большом количестве растений является слабое фенотипическое отличие F_2 от F_1 , промежуточное проявление признака у F_1 и F_2 между признаками родителей, плавная, непрерывная изменчивость признака в F_2 .

Скрещивание некоторых сортов пшеницы дает в F_2 расщепление в отношении **63:1**, а не **15:1**. Очевидно, что в этих случаях окраска зерен контролируется уже не двумя, а тремя парами полимерных генов. Генотипы таких исходных родительских особей можно обозначить: $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ и $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$.

Взаимодействие трех пар полимерных генов дает наиболее плавный переход в различии по окраске зерна у гибридов F_2 по сравнению с тем, что происходит при взаимодействии двух пар полимерных генов. Однако, в случае взаимодействия двух пар полимерных генов, окраска у потомства в F_2 в целом стремится к окраске F_1 .

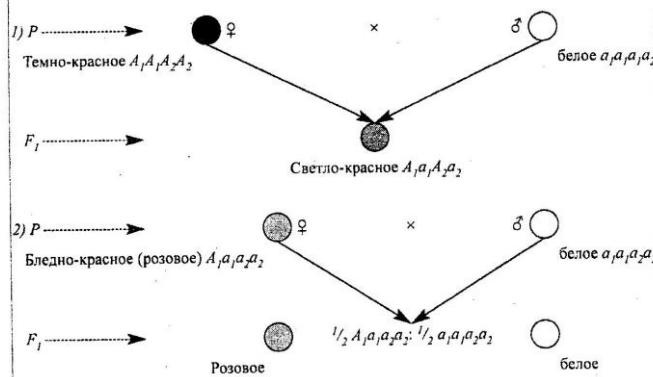
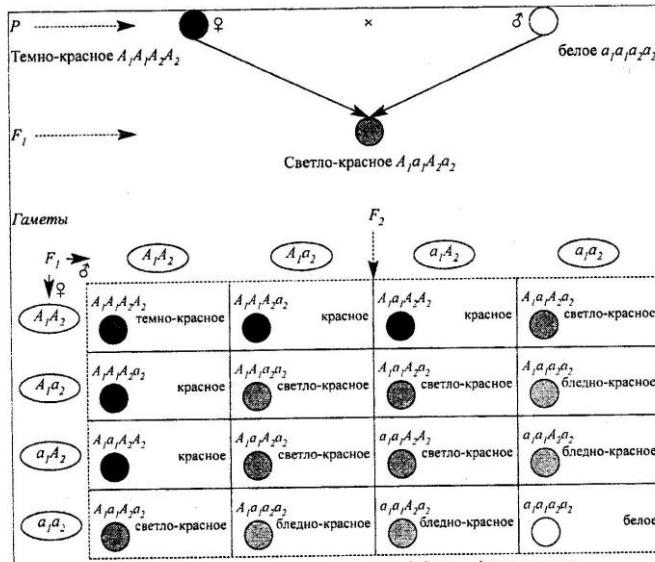


Рис. 4.4 – Сочетание гамет при полимерном действии двух пар генов

Плавный характер изменчивости признака при полимерии объясняется главным образом сглаженностью фенотипических границ соседних генотипов и модифицирующим воздействием внешней среды. Чем больше генов участвует в контроле признака, тем более плавной будет кривая изменчивости в F_2 вследствие большого числа фенотипических классов, образующихся при расщеплении. Так, при участии двух пар полимерных генов в генотипе в F_2 будет 5 классов в соотношении **1:4:6:4:1**, при трех парах генов – 7 классов (**1:6:15:20:15:6:1**), при четырех парах генов – 9 классов (**1:8:28:56:70:56:28:8:1**). Наибольшее количество растений в ряду распределения концентрируется вокруг среднего выражения признака, а представители крайних классов встречаются редко.

Комплементарное действие генов заключается в том, что несколько неаллельных доминантных генов контролируют один признак. Каждый из них порознь не имеет фенотипического эффекта. Если же они объединяются в генотипе друг с другом, то проявляются и в фенотипе.

Комплементарное взаимодействие двух генов можно выразить в виде формулы:



Комплементарное действие генов было обнаружено В. Бэтсоном. Он проводил опыты по скрещиванию растений душистого горошка. При скрещивании двух форм душистого горошка (*Lathyrus odoratus*) с белыми цветками все гибридные растения в F_1 имели красные цветки. Последующее самоопыление гибридов F_1 или скрещивание их между собой в F_2 дает расщепление в отношении: **9 красноцветковых : 7 белоцветковых**.

Полученное расщепление можно объяснить, если предположить, что красная окраска цветков у душистого горошка обусловлена совместным действием двух

комплементарных доминантных генов (A и B) в генотипе. В отдельности каждый из этих генов может давать только белую окраску цветков и при отсутствии в генотипе хотя бы одного из них красящий пигмент не образуется. Рассмотрим схему скрещивания при комплементарном действии генов и расщепление по окраске цветков в F_2 у душистого горошка (рис. 4.5).

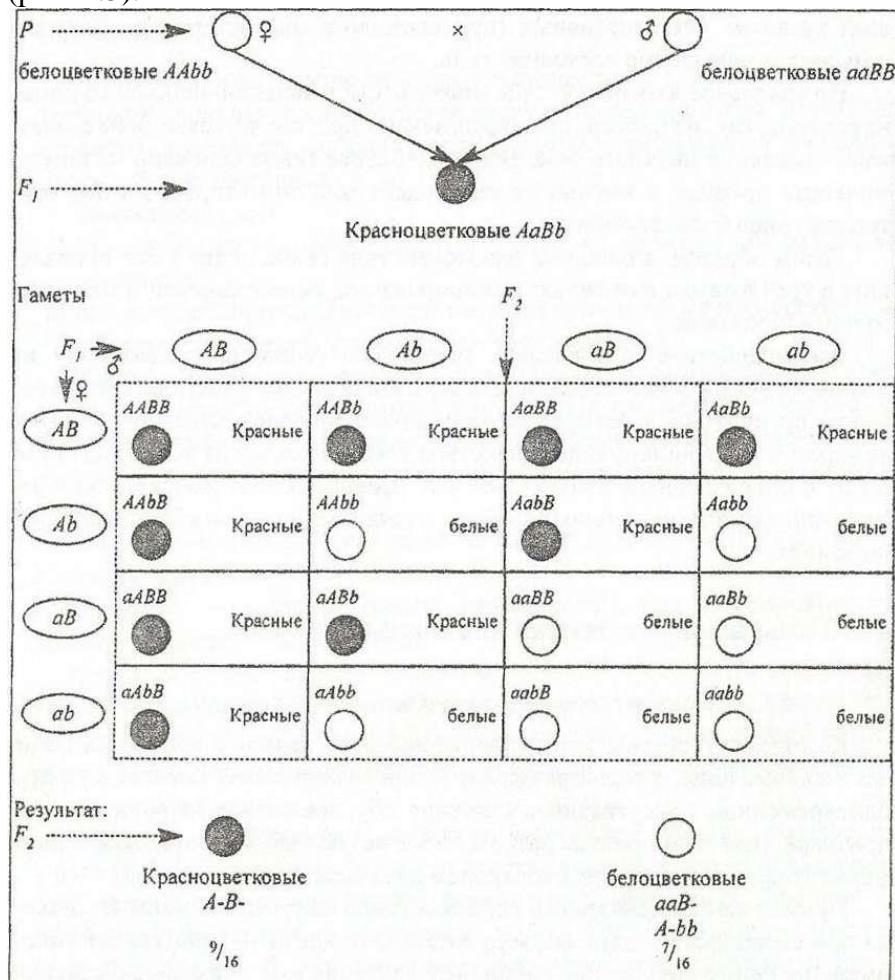


Рис. 4.5 - Сочетание гамет при комплементарном действии генов и окраска цветков у душистого горошка в F_2

Как видно из рисунка, в семи случаях сочетания гамет, в зиготу попадает только один доминантный ген из двух взаимодействующих аллельных пар (**A** и **B**) – такие растения имеют белые цветки. В девяти сочетаниях гамет присутствуют оба доминантных гена (**A** и **B**) – такие растения имеют красные цветки.

Этот тип наследования так же хорошо изучен на кукурузе. Три пары неаллельных и несцепленных генов контролируют пурпурную окраску зерен кукурузы. У генотипов **AACCRR**, **AaCCRR**, **AACcRR**, **AACCRR**, **AaCCRr** и других до **AaCcRr** зерна пурпурные.

Пурпурность определяется взаимодействием генов-доминантов **A**, **C**, **R**. У растений, содержащих хотя бы один ген в гомозиготном состоянии, например, **aaCCRr** или **AaccRR** и т.д. семена белые из-за того, что нет одного доминантного гена.

Скрещивание доминантных гомозигот (пурпурнозерных) с рецессивными гомозиготами (белозерными) дает в **F₁** тригетерозиготное (пурпурнозерное) потомство:

$$\text{AACCRR} \times \text{aaccrr} \rightarrow \text{AaCcRr}$$

В **F₂** будет расщепление в соотношении **27 окрашенных: 37 белых**.

Наряду с генами «основного» действия, которые назвал К. Мезер *олигогенами*, на развитие любого признака оказывают действие другие гены, влияние которых не всегда удается установить. Эти гены не определяют какую-либо конкретную реакцию или развитие признака. Их действие связано с тем, что они способны усиливать (усилители) или ослаблять (ингибиторы) проявление действия «основных» признаков. Такие неаллельные гены, которые усиливают или ослабляют действие главного гена, называются *генами-модификаторами*.

Гены-модификаторы – это гены, влияющие на проявление признаков (количественных или качественных), контролируемых другими неаллельными генами.

Например, у томата есть рецессивный ген, который в гомозиготном состоянии приводит к подавлению верхушечного роста после образования первого соцветия. При скрещивании с некоторыми сортами томатов его действие проявляется в 100% случаев. При скрещивании же с другими сортами, эффект подавления верхушечного роста сводится к минимуму и большинство гибридов продолжает свой рост до образования седьмого соцветия.

В организме любые гены в одно и то же время могут быть по одним признакам генами «главного действия», а по другим признакам – генами-модификаторами. Теоретически любой ген, вступая во взаимодействие с другими генами, должен модифицировать проявление любого из них. Однако существуют группы генов, имеющих отчетливое модифицирующее действие на проявление отдельных генов. Чаще всего такие гены-модификаторы самостоятельного влияния на особь не оказывают, и об их существовании становится известно по их влиянию на другие гены.

По типу своего действия гены-модификаторы представлены двумя категориями: 1) гены, усиливающие проявление признака, детерминируемого другим геном; 2) гены, ослабляющие действие другого гена.

Очень важна роль генов-модификаторов в генетике количественных признаков. Всем особям любой популяции внутри вида, сорта или породы свойственна изменчивость по количественным признакам. Как считает Н.П. Дубинин (1986), в большей степени, появление изменчивости по количественным признакам вызвано расщеплением по генам-модификаторам. Однако отчасти ее появление зависит от факторов внешней среды.

Еще в 1920 году А. Стертевант показал на наличие генов, которые полностью или частично восстанавливают

нормальное развитие особи, в которой произошли изменения в результате воздействия мутаций. Такие гены были названы *супрессорами*. Было показано, что явление супрессии может быть результатом второй мутации, возникшей в том же гене.

Есть гены, которые не могут проявлять своего действия в присутствии супрессоров, хотя такие супрессоры часто не имеют другого заметного влияния на фенотип. По мнению Н.П. Дубинина (1986), в широком смысле, в категорию супрессоров можно отнести и явление эпистаза.

Например, есть ген **D**, который контролирует интенсивность пигментации шерсти мышей, кошек и других животных. При присутствии этого гена в генотипе в доминантном состоянии (генотип **DD** или **Dd**) окраска будет проявляться, а в рецессивном состоянии (генотип **dd**), даже при наличии в генотипе доминантных генов, контролирующих выработку пигмента (генотип **CC** или **Cc**), будет наблюдаться эффект «разведения» окраски шерсти, например появление молочно-белой окраски у мышей.

Было накоплено большое количество фактов, когда закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем, нарушались. Особенно это касалось случаев, когда изучалось наследование не одного, а двух и более признаков.

Были проведены многочисленные исследования, в результате которых выяснилось, что:

1) один и тот же ген может оказывать влияние на несколько различных признаков;

2) происходит взаимодействие генов, когда один и тот же наследственный признак развивается под влиянием нескольких генов.

Следовательно, можно сделать вывод, что фенотипическое выражение большинства признаков и свойств организма зависит от взаимодействия многих генов в процессе индивидуального развития. Если родительские особи отличаются по некоторым признакам, то это отразится и на характере расщепления гибридов разных скрещиваний.

Рассмотрим пример, когда один ген влияет на развитие двух и большего числа признаков. Такое явление было названо *плейотропией* (от греч. *pleistos* — множественный, наибольший), или множественность (плейотропность) действия генов. Это понятие было введено Т. Морганом.

Биохимическая природа плейотропного действия генов объясняется тем, что один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, не только определяет развитие одного, основного, признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза других признаков и свойств, вызывая их изменения.

Различают следующие виды плейотропии:

- прямую (истинную) или первичную плейотропию;
- зависимую (относительную) или вторичную плейотропию.

Прямая плейотропия характеризуется возникновением разнообразных эффектов в различных тканях и органах в результате влияния одного гена в разных местах организма. В результате этого в клетках нескольких тканей и органов изменённый белок вступает во взаимодействие с клеточными структурами (мембраной, цитоплазмой) и изменяет их свойства. Например, синдром Марфана (арахнодактилия — «паучьи пальцы») у человека, развивается под влиянием мутантного доминантного гена — А. Действие этого гена проявляется в нарушении развития соединительной ткани, приводящее к аномалии развития опорно-двигательного аппарата — длинные и тонкие пальцы, подвывиха хрусталика и развитие близорукости, аневризм (расширение) аорты уменьшает продолжительность жизни. Гомозиготы АА — нежизнеспособны, а у всех гетерозигот Аа проявляются признака синдрома.

При *зависимой плейотропии* имеется одно первичное действие мутантного гена. Например, в случае серповидноклеточной анемии — дефектный гемоглобин и эритроциты принимают серповидную форму. Вследствие

этого, развивается ступенчатый процесс вторичных патологических проявлений – это дефекты, возникающие в различных органах: слипание и разрушение эритроцитов, анемия, умственная и физическая отсталость, увеличение и фиброз селезёнки, поражения кожи, почек, сердца, мозга. Поэтому гомозиготы **SS** по этому заболеванию погибают до полового созревания, еще в детском возрасте.

Можно привести большое количество примеров плейотропного действия генов. Г. Мендель обнаружил, что у растений, имеющих пурпурные цветки, в пазухах листьев всегда есть красные пятна, а их семенная кожура серого или бурого цвета. Все эти три признака определяются действием одного наследственного фактора. Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина выяснили, что у персидской пшеницы — *Triticum persicum* доминантный ген черной окраски колоса одновременно вызывает опушение колосковых чешуй.

4.3. Сцепленное наследование и кроссинговер

Рассмотренные выше закономерности наследования касаются тех случаев, когда неаллельные пары генов расположены в негомологичных хромосомах. А как же наследуются неаллельные гены, расположенные в гомологичной паре хромосом?

Генотипы родительских организмов при дигибридном скрещивании имеют следующий вид записи: **AABB x aabb** или **AAbb x aaBB**. Если аллели генов **A** и **B** локализованы в разных хромосомах, то генотипы будут записываться таким образом:

A	B	x	a	b	A	B	x	a	B
==	==		==	==	==	==		==	==
A	B		a	b	A	b		a	B

Гены вместе с их носителями – хромосомами, закономерно распределяются при образовании гамет в процессе мейоза. Распределение происходит согласно закону независимого комбинирования (распределяются свободно) и в F_2 расщепление по фенотипу происходит в отношении **9:3:3:1**.

Если же две аллельные пары генов **Aa** и **Bb** локализованы в одной гомологичной хромосоме, тогда генотип будет записываться следующим образом:

$$\begin{array}{c} \text{AB} \\ \text{==} \\ \text{ab} \end{array}$$

Допустим, что данные гены не могут меняться местами. Тогда при скрещивании двух особей, которые будут отличаться по двум парам признаков, в F_1 получится гибрид со следующим генотипом:

$$\begin{array}{ccc} \text{AB} & \text{ab} & \text{AB} \\ \text{==} & \times & \text{==} \rightarrow \text{==} \\ \text{AB} & \text{ab} & \text{ab} \end{array}$$

Дальнейшее, скрещивание гибридов, полученных в F_1 , между собой даст в F_2 следующее расщепление по генотипу:

$$\begin{array}{ccccc} \text{AB} & \text{AB} & \text{AB} & \text{AB} & \text{ab} \\ \text{==} & \times & \text{==} & \rightarrow & \text{1 == : 2 == : 1 ==} \\ \text{ab} & \text{ab} & \text{AB} & \text{ab} & \text{ab} \end{array}$$

Если по обоим парам генов было полное доминирование, то расщепление по фенотипу будет **3:1**, а не **9:3:3:1**. Если же с гибридным растением, полученным в F_1 , провести анализирующее скрещивание, то в потомстве F_a получится расщепление в отношении:

$$\begin{array}{ccccc} \text{AB} & \text{ab} & \text{AB} & \text{ab} \\ \text{==} & \times & \text{==} & \rightarrow & \text{2 == : 2 ==} \\ \text{ab} & \text{ab} & \text{ab} & \text{ab} & \end{array}$$

Рассмотрим эти закономерности на простейшем модельном примере и проанализируем. Допустим, что гены **A** и **B** расположены в одной хромосоме. Ген **A** контролирует красную окраску цветов, а его рецессивный аллель – **a** – белую.

Ген **B** контролирует типичную поверхность лепестков, а ген **b** – махровую. Скрещиваются дигетерозигота с рецессивной гомозиготой. Далее, в таблице 4.5 проведем сравнение записей и результатов расщепления при расположении негомологичных пар генов в одной паре гомологичных хромосом (вариант I) и в негомологичных хромосомах (вариант II).

В сравнении с обычным дигибридным скрещиванием (вариант 2) изменилось поведение генов в первом варианте. Вследствие этого произошли существенные изменения в структуре гамет в первом поколении. Так как гены **A** и **B** расположены в одной хромосоме, то при образовании спор и гамет они передаются от материнских клеток в дочерние вместе. Результатом является образование только двух генетических типов гамет (**AB** и **ab**) в равных долях.

При дигибридном скрещивании, когда неаллельные гены **A** и **B** расположены в двух негомологичных парах хромосом при спорогенезе они могут сочетаться друг с другом вместе с хромосомами в разных комбинациях. Вследствие этого, дигетерозигота образует 4 генетических типа гамет в равных пропорциях: **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Двойной рецессив в обоих случаях образует один генетический тип гамет: **ab**.

При равновероятной встрече гамет в первом варианте образуются зиготы двух генетических типов в равных долях. Они представлены дигетерозиготой и двойным рецессивом. То есть, в **F₁** половина растений и генотипически и по фенотипу повторяет материнский тип, а другая половина – отцовский. Расщепление **1:1** по генотипу и фенотипу. При обычном дигибридном скрещивании (вариант 2) гибриды **F₁**

разделились поровну (**1:1:1:1**) по генотипу и фенотипу. При этом у части потомков F_1 повторяются родительские признаки и по генотипу и по фенотипу, а у другой части – появились сочетания генов и признаков в новых комбинациях.

Таблица 4.5

Сравнение записей и результатов расщепления при расположении негомологичных пар генов в одной паре гомологичных хромосом и в негомологичных хромосомах

Характеристики	Вариант I	Вариант II
Формулы скрещивания	AB ab == x == ab ab	AaBb x aabb
Фенотипы родителей	Цветки Цветки красные (A) белые (a) типовны (B) махровые (b)	Цветки Цветки красные (A) белые (a) типовны (B) махровые (b)
Генетические типы гамет и их доля	AB (0,5) ab (1,0) ab (0,5)	AB (0,25) Ab (0,25) (1,0) aB (0,25) ab (0,25)
Генотипы F_1 и их доля	AB ab == (0,5) : == (0,5) ab ab	AaBb (0,25) : Aabb (0,25) : aaBb (0,25) : aabb (0,25)
Фенотипы F_1	красные белые типовны махровые	крас. крас. бел. бел. типов. махров. типич. типов.
Схема расщепления	1:1	1:1:1:1

Совместное (сопряженное) наследование неаллельных генов, расположенные в паре гомологичных хромосом,

называется *сцеплением*, все гены, находящиеся в одной хромосоме образуют *группу сцепления*. Поскольку они наследуются вместе, в формулах генетической структуры их записывают в виде группы букв над (*ABC*), или под горизонтальной чертой (*ABC*). Дробная запись с двумя чертами означает, что гены **A** и **B** сцеплены, в диплоидной гетерозиготной клетке они расположены в одной хромосоме, а их аллели **ab** – в другой, гомологичной хромосоме. Число групп сцепления у каждого организма равно числу хромосом в гаплоидном наборе. Например, у облепихи их 6, у сосны и дуба – 12, у липы – 41.

Между генами существует сила сцепления, которая зависит от расстояния между ними: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше частота кроссинговера и, наоборот, – чем ближе друг к другу расположены гены, тем ниже частота кроссинговера. Существуют разновидности сцепленного наследования генов. *Полное сцепление* – это разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг к другу настолько близко, что между ними кроссинговер становится невозможным. *Неполное сцепление* – это разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг от друга на расстоянии, возможном для осуществления кроссинговера.

Кроме истинного сцепления, в природе существуют случаи, которые внешне сходны со сцеплением, но отличаются от него по своей природе. Такое явление называются *ложное, межхромосомное сцепление*, возникающее вследствие нарушения свободного комбинирования негомологичных хромосом в мейозе. Такие случаи встречались при скрещивании линий лабораторных мышей и дрожжей. Такое сцепление между генами разных хромосом связывают с тенденцией последних к неслучайному расхождению в процессе мейоза. Также ложное межхромосомное сцепление наблюдается при межвидовых

скрещиваниях в случае, когда родительская комбинация хромосом оказывается физиологически совместимой.

Таким образом, любое явление, которое ограничивает свободное и независимое распределение хромосом в процессе мейоза, будет создавать картину сцепления генов при наследовании. Однако ложное сцепление следует отличать от истинного сцепления генов, находящихся в одной хромосоме.

Изучив закономерности сцепленного наследования и перекреста хромосом, Т. Морган сформулировал *основные положения хромосомной теории наследственности*:

1. Главными клеточными структурами, ответственными за передачу наследственной информации, являются *хромосомы*, которые несут в себе элементарные носители наследственной информации – *гены*.

2. В хромосомах гены расположены *линейно*. В пределах одной хромосомы гены образуют одну группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом.

3. В мейозе между гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер, благодаря которому осуществляется рекомбинация генов, что является основой биологического разнообразия видов и базой для естественного отбора организмов.

4. Частота кроссинговера прямо пропорциональна расстоянию между генами в группе сцепления и удаленности генов от центромеры.

Кроссинговер. Процесс обмена генами, или гомологичными участками гомологичных хромосом, был назван *кроссинговером*, или *перекрестом хромосом*. Благодаря кроссинговеру происходит рекомбинация генов, которая расширяет возможности комбинативной изменчивости в процессе эволюции.

Возвращаясь к вопросу о кроссинговере, попробуем решить вопрос – как соотносятся два биологических феномена – сцепление генов в хромосомах и обмен

гомологичными участками у гомологичных хромосом в профазе I мейоза.

Рассмотрим на простых примерах. Допустим, что родительские растения гомозиготны и имеют следующие генетические формулы:

$$\begin{array}{llll} \text{а) } \underline{ABC\bar{D}}; & \text{б) } \underline{a\bar{v}c\bar{d}}; & \text{в) } \underline{AB\bar{c}\bar{d}}; & \text{г) } \underline{A\bar{b}C\bar{d}} \\ \bar{A}\bar{B}\bar{C}\bar{D} & a\bar{v}c\bar{d} & AB\bar{c}\bar{d} & A\bar{b}C\bar{d} \end{array}$$

Если кроссинговера нет, родители образуют по одному генотипу гамет: **ABCД**, **авсд**, **ABсд**, **AbCд**. Кроссинговер возможен в трех точках хромосомы: на участках между генами **A** и **B** (**a** и **b**; **A** и **B**; **A** и **b**), или между генами **B** и **C** (**b** и **c**; **B** и **c**; **b** и **C**), или между генами **C** и **D** (**c** и **d**; **c** и **D**; **C** и **d**). Причем разрыв хромосом возможен в любом одном месте, либо сразу в двух или трех местах. Если хромосомы обменялись участками с геном **A** (вариант а), генетическая структура хроматид после этого не изменяется. Аналогичная ситуация будет и во всех остальных случаях кроссинговера в любых из рассмотренных нами вариантов. Следовательно, у гомозиготных организмов в пределах группы сцепления кроссинговер не влечет за собой изменение генетической структуры гамет.

Теперь рассмотрим пример с гетерозиготами:

$$\begin{array}{ll} \text{а) } \underline{AB}; & \text{б) } \underline{ABC} \\ ab & abc \end{array}$$

В варианте а) без кроссинговера образуются 2 типа гамет: **AB** и **ab** в равных соотношениях. Если произойдет кроссинговер в нескольких материнских клетках, участки хромосом с генами **A** и **a** или **B** и **b** поменяются местами. Тогда среди нормальных клеток со структурой **AB** и **ab** появятся клетки со структурой **Ab** и **aB**, из которых образуются споры типа **Ab** и **aB**.

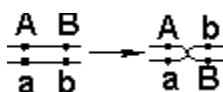
Численное сочетание гамет **AB**, **ab**, **Ab**, **aB** не одинаковое, оно будет зависеть от соотношения кроссоверных и нормальных клеток в мейозе.

В варианте б) типичные (некроссоверные) клетки образуют гаметы типа **ABC** и **abc** в равных количествах. Кроссинговер может произойти в трех вариантах. Обмениваются участками с геном **A**, или с геном **C**, или с геном **B**. В первом случае образуются кроссоверные клетки типа **aBC**, во втором **Abc**, в третьем **AbC**. Из этих клеток получаются споры следующих генотипов: **aBC**, **Abc**, **AbC**, **ABC**, **abc**.

Соотношение между разными типами спор также зависит от числа родительских клеток с соответствующими генотипами. Изменение вследствие кроссинговера генетической структуры гамет ведет к сдвигу расщепления в **F₁** и по генотипу и по фенотипу.

Расщепление в **F₁** сдвигается на частоту кроссинговера. Если, например, между двумя неаллельными сцепленными генами произошел кроссинговер у 10% материнских клеток-спор, то доля каждого нормального фенотипа сократится, и на каждую кроссоверную особь в **F₁** приходится 9 нормальных (т.е. 1 из 10 особей – кроссоверна в данном случае).

Гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер, а также образовавшиеся вследствие кроссинговера растения называются *кроссоверными*:



Образуются гаметы:



Как правило, доля кроссоверных гамет от общего количества гамет небольшая.

Если же в процессе образования гамет кроссинговер не произошел, то такие гаметы называются *некроссоверными*:



Образуются гаметы:



Следует отметить, что процесс кроссинговера является очень важным процессом с точки зрения эволюции. Кроссинговер представляет собой механизм для осуществления генетической рекомбинации и создания новых благоприятных генотипов. Комбинативная изменчивость, также как и мутационная, представляет собой основу для создания новых форм. Она возникает при половом размножении организмов и обусловливается перекомбинацией генетического материала в спорогенезе и при оплодотворении.

4.4. Наследование признаков, сцепленных с полом

В опытах по изучению наследования пола и признаков, сцепленных с полом, было установлено, что пол наследуется по такому же принципу, как и другие признаки. Соотношение особей по полу у человека, почти у всех видов животных и двудомных растений соответствует примерно отношению 1:1. Такая правильность в распределении потомства в бесконечном ряду поколений различных организмов говорит о наличии механизма, сходного с механизмом обычного факториального (генного) расщепления.

Было выявлено наличие в половых хромосомах генов, которые контролируют не только развитие признаков пола, но и отвечают за формирование неполовых признаков. Например, чувствительность к красному и зеленому цвету, свертываемость крови, цвет зубной эмали и так далее. Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах (Х- и Y-хромосомах), называется *наследованием, сцепленным с полом*. Данный тип наследования был установлен и изучен Т. Морганом, в связи с наследованием генов, локализованных в половых хромосомах. Он изучал наследование окраски глаз у дрозофилы в связи с наследованием признаков пола.

Наследование признаков, сцепленных с полом, полностью соответствует распределению половых хромосом в мейозе и сочетанию их при оплодотворении. На основании этого, мы вправе сделать вывод, что гены, определяющие данные признаки, действительно находятся в половых хромосомах.

В лаборатории Т. Моргана проводили реципрокное скрещивание мушек дрозофил. Для этого ставили два скрещивания, характеризующиеся взаимно противоположным сочетанием анализируемого признака и пола у особей, которых брали для этого исследования. Например, если в первом скрещивании самка дрозофилы была с доминантным признаком, а самец с рецессивным признаком, то во втором скрещивании, наоборот, у самки был рецессивный признак, а у самца – доминантный. Для реципрокного скрещивания Т. Морган и сотрудники лаборатории взяли для одного опыта красноглазых самок и белоглазых самцов, а для другого – белоглазых самок и красноглазых самцов.

У дрозофилы красный цвет глаз (W) является доминантным по отношению к белым глазам (w). Скрещивание красноглазых самок с белоглазыми самцами дало в F₁ полностью красноглазое потомство (самки и самцы). При скрещивании особей F₁ между собой в F₂ все самки оказались красноглазыми, а у самцов половина имела красные, а половина – белые глаза.

При скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами в F₁ самки были красноглазыми, а самцы белоглазыми (наследование крест-накрест или крисс-кросс). В F₂ от скрещивания таких особей между собой половина самок и половина самцов имела белые, а половина – красные глаза.

Для объяснения этого необычного случая наследования Т. Морган предположил, что гены определяющие окраску глаз, находятся в X-хромосоме, а Y-хромосома этих генов не имеет.

I) P:	$\text{♀ } X^W X^W$	x	$\text{♂ } X^W Y$
	красноглазые		белоглазые
G:	X^W		X^W, Y
F ₁ :	$X^W X^w$		$X^W Y$
	♀ красноглазые		♂ красноглазые
	50%		50%
P:	$\text{♀ } X^W X^w$	x	$\text{♂ } X^W Y$
	красноглазые		красноглазые
G:	X^W, X^w		X^W, Y
F ₂ :	$X^W X^W, X^W X^w$		$X^W Y, X^w Y$
	♀ красноглазые		♂ красноглазые ♂ белоглазые
	50%		25% 25%
II) P:	$\text{♀ } X^W X^w$	x	$\text{♂ } X^W Y$
	белоглазые		красноглазые
G:	X^w		X^W, Y
F ₁ :	$X^W X^w$		$X^w Y$
	♀ красноглазые		♂ белоглазые
	50%		50%
P:	$\text{♀ } X^W X^w$	x	$\text{♂ } X^W Y$
	красноглазые		белоглазые
G:	X^W, X^w		X^w, Y
F ₂ :	$X^W X^W, X^W X^w$		$X^W Y, X^w Y$
	♀ красноглаз. ♀ белоглаз.		♂ красноглаз. ♂ белоглаз.
	25% 25%		25% 25%

Можно сделать вывод: гены, отвечающие за развитие цвета глаз и гены, определяющие развитие признаков женского пола, локализованы в одной хромосоме и передаются по наследству сцеплено.

Тип скрещивания, когда гены матери наследует сын, а гены отца – дочь, называется *крисс-кросс* (крест-накрест). Такой тип скрещивания известен и у человека и объясняет некоторые заболевания, связанные с наследованием, сцепленным с полом. Наиболее изученными среди них

являются дальтонизм, гемофилия, мышечная дистрофия Дюшена.

Рассмотрим случай наследования, сцепленного с полом, когда гетерогаметный пол является женским, например, у кур, шелкопряда, некоторых видов рыб. У них самки несут XY -, а самцы XX -хромосомы. Состояние, когда самцы несут две X -хромосомы, называется *гемизиготным*.

У кур по типу крисс-кросс наследуется целый ряд признаков, например, полосатое оперение плимутроков, аспидная окраска ног. Так, полосатое оперение обусловлено особым типом распределения по перу и контролируется доминантным геном, который локализован в X -хромосоме. Например, полосатую курицу скрестили с черным петухом. В потомстве от такого скрещивания получили черных курочек и полосатых петушков (крисс-кросс наследование):

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятиям доминантности и рецессивности.
2. Какие формы называются гомозиготными, а какие гетерозиготными?
3. Какое скрещивание называется моногибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при самоопылении гибридов F_1 ?
4. В чем суть первого и второго законов Г. Менделя?
5. В чем суть явления чистоты гамет?
6. Какое скрещивание называется дигибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при дигибридном скрещивании в F_2 ?
7. В чем суть третьего закона Г. Менделя?
8. Какое скрещивание называется полигибридным?

9. Какие генотипы при тригибридных скрещиваниях будут у родителей? Какие гаметы при этом будут образовываться?

10. Какие количества и соотношения фенотипов и генотипов будут при тригибридных скрещиваниях?

11. Что такое эпистаз? Дайте характеристику этому явлению и приведите примеры.

12. Что такое полимерия? Дайте характеристику этому явлению. Покажите на примере окраски зерен у пшеницы расщепление в F_2 в случае полимерии.

13. Что такое комплементарное действие генов? Приведите примеры.

14. Какие гены называются генами-модификаторами? В чем заключается их действие?

15. Какие гены называются генами-супрессорами? В чем заключается их действие?

16. Что такое плейотропия? Приведите примеры.

17. Какие виды плейотропии вы знаете. Охарактеризуйте их.

18. Дайте определение понятию «сцепление». Расскажите о наследовании признаков, сцепленных с полом.

19. Дайте определение понятию «группа сцепления». Расскажите, какие существуют разновидности сцепления генов.

20. Что такое кроссинговер?

21. Какие гаметы называются кроссоверными и некроссоверными?

22. Какое наследование называется сцепленным с полом?

23. Расскажите об исследованиях Т. Моргана в связи с наследованием признаков сцепленных с полом.

24. Какое скрещивание называют крисс-кросс?

Раздел II

Глава 5. Лесная селекция

5.1 Основные направления развития лесной селекции

Лесная селекция изучает методы отбора в естественных и искусственных популяциях, направлена на выведение новых форм и сортов лесных пород, в основном ценных и биологически устойчивых, которые представляют определенную ценность для лесного хозяйства. В селекции естественный отбор заменен на сознательный, который проводится человеком. Лесная селекция как наука во многом соприкасается с генетикой растений, которая является базой для развития лесного семеноводства на генетико-селекционной основе. В условиях перевода лесного семеноводства на селекционную основу сорт лесных семян становится средством улучшения производства лесной продукции. В развитии современного лесоводства селекция древесных растений играет большую роль.

Лесная селекция направлена на выполнение несколько задач:

- повышение общей продуктивности, при которой основное внимание уделяется отбору и разведению новых форм и сортов, дающих наибольшее количество древесины. Это связано с интенсификацией лесного хозяйства все усилия науки и производства в области лесовосстановления направлены на решение главной проблемы - сокращение периода воспроизводства лесных ресурсов, получение с единицы площади максимального количества высококачественной продукции с наименьшими затратами.

- улучшение качественных показателей – урожайности плодов, и семян, смолопродуктивности;

- устойчивости к экстремальным факторам среды, к патогенным вредителям леса.

Селекция растений успешно практикуется человеком на протяжении тысяч лет с самого начала цивилизации. Первобытный человек занимался отбором растения для своего питания. Он отбирал растения, которые отличаются лучшими вкусовыми качествами, наиболее питательны и урожайные. Сознательный искусственный отбор появился только с переходом человека к земледелию.

Искусственный отбор продолжался десятки тысяч лет. Культура растений началась еще в середине палеолита, что установлено раскопками. В эпоху неолита, люди возделывали уже многие растения- плодовые деревья, чечевица, проса, пшеница и т.д.

Начало развития лесной селекции связано с ростом потребности в древесине в середине XIX века. В связи с этим встали задачи повышения продуктивности лесов, улучшения их состава, качества, что обусловило появление лесной селекции как науки.

В России еще в XVIII веке были выделены по указу Петра I корабельные рощи в самых лучших по качеству и продуктивности сосновых, лиственничных и дубовых лесах. Были заложены первые лесопосадки на юге степи.

Россия первая начала опыты географических посадок сосны, лиственницы и дуба и осуществила их в широких масштабах (М.К. Турский, В.Д. Огиевский).

Появление новых методов селекции, таких как - гибридизация, полипloidия и мутагенез позволило более широко применить новые возможности для отбора и повысилось его роль в создании новых сортов растений. Наиболее совершенным методом селекции оказался комплексный метод, при котором отбор сопровождается гибридизацией и мутагенезом, с рациональным использованием полипloidий.

Самым длительным в истории селекции был период, связанный с использованием естественных популяций и местных сортов, сформировавшихся под влиянием

естественного и простейших приемов искусственного отбора. Создавались популяции засухоустойчивые, зимостойкие, скороспелые, которые хорошо приспособлены к неблагоприятным условиям произрастания в той или иной природно-климатической зоне. Данный метод отбора лучших форм из популяций получил название аналитической селекции и оказался эффективным.

Возникновение и развитие синтетической селекции связано с появлением и применением метода гибридизации, при которой достигается сочетание в одном гибридном организме свойств и признаков двух и большего числа родительских форм.

Гибридизация - основной метод создания исходного материала для селекции. В качестве новых источников исходного материала используются полиплоидные формы и мутации, полученные в результате искусственного мутагенеза, который является одним из перспективных методов лесной селекции. Получены многочисленные дуба, тополя, конского каштана и др. древесных пород с комплексом хозяйственной ценных признаков.

В конце XIX века учение о гибридизации растений было завершено и оформилось в теорию, вполне обоснованную в научном отношении и применения на практике. Выведены и внедряются в производство высокопродуктивные гибриды тополя, пихты, грецкого ореха и др. пород. При разработке этого метода большое внимание уделяют научно обоснованному подбору родительских пар и способам преодоления нескрещиваемости.

В России селекционные исследования с лесными породами стали развиваться с 1-й половины XX века после выхода работ Г.Ф. Морозова, Н.И. Вавилов, В.И. Сукачева, Н.П. Кобранова.

Планомерное развитие селекции было начато после октябрьской революции. Большой вклад в разработку внесли М.К. Турский, В.Д. Огиевский, С.С. Пятницкий. Л.Ф.

Правдин, А.С. Яблоков, А.В. Альбенский, Н.А. Коновалов и др. Проведено изучение сосны обыкновенной и кедровой сибирской, ели сибирской и европейской, лиственницы, дуба и др. пород, в результате чего разработаны рекомендации по отбору хозяйствственно ценных форм и наиболее эффективное использование в лесокультурной и лесоводственной практике.

Природные популяции лесных древесных пород не подвергались селекционной инвентаризации. Самый простой метод лесной селекции — массовый отбор по фенотипу. Данный метод приемлем лишь при соответствии между генотипом и фенотипом, т. е. при достаточно высокой степени наследуемости селекционного признака. Массовый отбор лучших фенотипов в лесных популяциях возможен и широко применяется в лесной селекции, так как вероятность того, что какой-либо хозяйствственно ценный признак проявится в их потомстве значительно больше, чем в потомстве фенотипов, не обладающих этой способностью.

Отбор — самая трудная часть селекции. Для эффективного отбора по фенотипу прежде всего необходима высокая степень фенотипической изменчивости селекционируемого признака и достаточная величина популяции. В селекции выделяют естественный и искусственный отбор. Последний из которых играет гораздо более важную роль, чем естественный.

Развитие лесной селекции в СССР связано с формированием сети научных учреждений АН СССР, ВАСХНИИЛ СССР. Периодически проводятся всесоюзные научно-методические и координационные совещания с участием генетиков, селекционеров, и семеноводов. По итогам которых издаются труды и тезисы докладов. Достижения лесной селекции освещаются в журналах «Лесное хозяйство», «Лесоведение» и др. Изданы монографии по внутривидовой изменчивости сосны, ели, дуба и другим породам.

Лесная селекция - сравнительно молодая отрасль лесной науки и лесного производства, но она уже получила признание как способ радикального повышения качества и продуктивности лесов. Предметом лесной селекции является сорт как средство производства.

Для первого направления характерно использование в лесокультурном деле гетерогенных сортов-популяций и гетерозисных сортов-гибридов с выращиванием лесных насаждений по образцу лучших природных лесонасаждений в данных лесорастительных условиях.

Для второго направления лесной селекции характерно создание новых высококачественных и производительных сортов древесных растений современными методами плантационного ведения хозяйства по их выращиванию высоком агрономическом аспекте с сокращенным оборотом рубки в период промышленной, а не естественной спелости.

Новое направление аналитической селекции - плюсовая селекция возникла в Швеции. Данное направление основано на отборе в естественных лесных насаждениях лучших по комплексу хозяйствственно ценных признаков материнских деревьев, получивших название плюсовых. Отбор плюсовых деревьев называется селекционной инвентаризацией, которое направлено на повышение эффективности отбора плюсовых деревьев, изучение генетических качеств отобранных деревьев. Изучение генетической структуры лесных популяций как исходного материала для селекции древесных пород лесообразователей - главная задача лесоводов, лесных генетиков и селекционеров.

Сорт - группа растений, отличающихся от других растений данного вида улучшенными хозяйственными ценностями признаками и свойствами, устойчиво передающимися при семенном или вегетативном размножении. Яблоков А. С. считает, что понятие сорта лесных древесных и кустарниковых растений должно определяться подобно сельскохозяйственному сортоводству по их наследственным

особенностям. В «Международном кодексе номенклатуры культурных растений» 1961 г. в статье 5 дано следующее определение сорта: «Сорт (культивар) обозначает совокупность культивируемых особей, которые отличаются какими-либо признаками (морфологическими, физиологическими, цитологическими и др.), важными для сельского хозяйства, лесоводства или садоводства, и которые при воспроизведстве (половом или бесполом) сохраняют свои отличительные особенности». Согласно этому определению у лесных древесных пород в качестве сорта могут выступать: 1) клон или определенная группа объединяемых селекционерами испытанных клонов при вегетативном размножении; 2) семенное потомство отселектированной формы; 3) разводимый семенами первого поколения межвидовой гибрид от отдаленной, экспериментально установленной комбинации скрещивания и от растений-производителей.

Основу классификации сортов составляют их товарные признаки и направление селекции. Сорта лесных древесных растений определяется потребностями промышленности и уровнем лесохозяйственного производства. В качестве исходного материала для получения сортов в лесоводстве используются некоторые формы и местные популяции диких лесных древесных растений, обладающие хозяйственными признаками и свойствами. Классификация сортов:

- *селекционный сорт* - это результат однократного или многократного отбора из местных, инорайонных, иностранных сортов, а также продуктов искусственного скрещивания;

- *улучшенные сорта* - результат селекции существующих в производстве сортов путем массового отбора, внутрисортового скрещивания и т. д.;

- *местные сорта* - продукт длительного естественного или искусственного отбора.

В зависимости от способов размножения и методов выведения сорта растений делят на сорта-линии, сорта-клоны, сорта-популяции и сорта гибридного происхождения.

Сорта-клоны лесных древесных растений получают вегетативным путем - черенками, отводками, прививкой и др. Вегетативное размножение обеспечивает однородность и константность биологических и хозяйственных признаков сортов, которое широко используется в цветоводстве и древоводстве, при культуре ив и тополей.

Сорта-популяции сорта перекрестно-опыляющихся растений, выведенные массовым отбором и состоящие из нескольких разновидностей, которые обладают определенной амплитудой внутрипопуляционной изменчивости хозяйственных и биологических признаков.

Сорта гибридного происхождения - получают искусственным скрещиванием особей с разной наследственностью (видов, разновидностей, сортов и др.). Для сохранения гетерозиса в первом поколении гибриды чаще размножаются вегетативно. Семенное размножение *сортовых гибридов* путем получения большого количества гибридных семян первого поколения от лучших комбинаций скрещивания, обеспечивающих в гибридном потомстве наивысший гетерозис по тем или иным признакам.

Первоочередная задача практической селекции в лесоводстве заключается в инвентаризации и классификации сортов в зависимости от направления селекции и требований производства. Наряду с окультуриванием диких лесных древесных растений особое значение приобретает проведение селекции на сохранение ценных диких популяций с соответствующим формовым составом. Наиболее ценные формы могут использоваться для вегетативного размножения при клоновом сортоводстве. Высокое хозяйственное значение некоторых ценных форм потребует создания специальных плантаций и применения к ним в дальнейшем синтетических

методов селекции, направленных на улучшение и усовершенствование их.

5.2 Методы оценки селекционного материала

Селекционный материал - это все отбираемые в процессе селекционной работы формы и сорта растений. Показателем при оценке селекционного материала является соответствие формы задаче селекции, который определяется большим числом отдельных простых признаков и свойств.

Следует учитывать, что характер проявления признаков и свойств во многом зависит от внешних условий: почвенно-климатических условий, уровень агротехники и механизации и т.д.

Для оценки селекционного материала используют широко распространённые методы, такие как полевые, лабораторные и лабораторно-полевые. Испытания проводят на благоприятном и на провокационных фонах, при этом учитываются прямые и косвенные признаки. К примеру, прямой признак зимостойкости у акции белой может быть оценен по количеству сохранившихся к весне растений.

При полевом методе проводят продолжительные испытания, наблюдения и учет сравниваемых сортов в производственных условиях. В зависимости от целей селекционной работы возможно одновременное применение полевого метода с провокационным.

Суть провокационного метода заключается в искусственном создании неблагоприятных условий среды в целях формирования того или иного признака у растений. Например, устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды – засуха.

Зимостойкость растений определяется как комплексная устойчивость к неблагоприятным условиям среды в зимний период, к которым можно отнести ранневесенние и осенние заморозки, оттепели и т.д. Данный показатель также зависит

от наследственных особенностей и агротехники выращивания сортов. Производится учет погибших и живых растений.

Оценка засухоустойчивости важна не только для сортов засушливых степных зон, но и для районов с умеренным климатом, где весьма часто наблюдаются летние засухи, по причине которых резко снижается продуктивная кустистость, фотосинтетическая поверхность растений, сокращаются этапы органогенеза, снижаются показатели всех элементов продуктивности, падает урожайность. Этот метод часто используется при оценке устойчивости к заболеваниям путем искусственного заражения спорами ржавчины и другими способами.

Результат селекционной работы как правило – это выведение сорта. При проведении любого опыта необходимо учитывать типичность и точность сравнительности опыта.

Типичность опыта достигается проведением сортоиспытания на участках характерных для условий будущей зоны его возделывания. Типичными должны быть производственно-агротехнические условия - способы размножения, применение удобрений, механизация возделывания и т. д. В связи с тем, что подобные условия не всегда возможны, необходимо соблюдать возможную *точность опыта* - степень соответствия полученного при сортоиспытании урожая какого-либо сорта предполагаемому урожаю, который он мог бы дать на всем этом участке.

Классификация сортов древесных растений

В лесной селекции широко распространены следующие виды сортов: сорта-клоны, сорта гибридного происхождения сорта-популяции от свободного и искусственного опыления. В основе классификации сортов лесных древесных растений составляют их лесохозяйственные и товарные показатели. Из сортовых признаков можно перечислить – быстроту роста (быстрорастущие и медленнорастущие), плотность древесины (мягколиственные и твердолиственные) и др.

По физико-механическим свойствам древесина хвойных и лиственных пород отличаются и тем самым в промышленности сложились два направления ведения хозяйства - выращивание древесины хвойных и лиственных пород. Лиственные породы в зависимости от плотности древесины делятся на мягколиственные (осина, береза, липа, ольха) и твердолиственные (дуб, ясень, клен).

Классификацию сортов древесных растений проводят в пределах ботанических видов и родовых комплексов. При популяционном и гибридном сортоводстве основное значение придается оценке вариабельности прямого селекционного признака и корреляции его с косвенными признаками, помогающими в диагностике сортов. В основу классификации сортов-популяций и сортов-гибридов лесных древесных пород в настоящее время положена степень вариабельности хозяйствственно ценных признаков, на которые ведется селекция. Например, сорта ореха грецкого по качеству плодов и декоративности древесины группируются по ботаническим разновидностям.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение лесной селекции как науки?
2. Как связана лесная наука с остальными дисциплинами?
3. Какие задачи выполняет лесная селекция?
4. В какой период и чем связано появление лесной селекции как науки?
5. Назовите основные методы в лесной селекции?
6. Дайте определение понятию отбор?
7. Как возникло понятие сорт?
8. Охарактеризуйте классификацию сортов?
9. Какие показатели учитываются при делении сортов?
10. В чем заключается практическая задача лесной селекции?
11. Дайте определение понятию гибридизация?

12. Что представляет собой селекционный материал?
13. Как проводится оценка селекционного материала?
14. Какие методы используют при оценке селекционного материала?
15. В чем заключается смысл провокационного метода оценки селекционного материала?
16. Как можно охарактеризовать зимостойкость растений?
17. Какой метод используется при оценке устойчивости к болезням растений?
18. Дайте характеристику классификации сортов древесных растений?
19. Какие деревья относятся к твердолиственным и мягколиственным? Приведите примеры?
20. Какие деревья относятся быстрорастущим и медленнорастущим? Приведите примеры.

Глава 6. Исходный материал для селекции древесных растений

6.1 Методы сохранения генофонда

Одно из основных направлений лесной селекции является сохранение генофонда с хозяйственными ценными признаками особей и составление перспективного ассортимента.

Генофонд вида - это совокупность всех генов или генотипов в популяции или группе популяций какого-либо вида организмов, по М. Е. Лобашеву генетическое разнообразие вида. В селекции древесных пород используется естественный генофонд местных древесных лесообразователей и интродуцентов.

При учете признаков генофонда большая роль принадлежит двум показателям - генетический и экономический.

Генетическая характеристика генофонда включает степень наследуемости признаков, выражающую сущность фенотипической ценности популяции.

Экономическая характеристика генофонда имеет важное значение при изучении генофонда по хозяйственно ценным признакам. Но при этом не следует забывать, что пока еще невозможно уверенно прогнозировать экономическую ценность многих признаков для будущего.

В лесной селекции древесных растений различают два метода сохранения генофонда - статический и динамический. Статический метод направлен на сохранение насаждений местных древесных лесообразователей. При динамичном сохранении допускается рубка древесных пород после сбора семян. Для сохранения генофонда целесообразно отбирать деревья, показатели которых соответствуют средним показателям популяции, так как в этом случае больше возможностей проявления гетерозиготного состояния по селективным признакам. Потомство таких деревьев будет носителем генофонда родительских популяций.

Под сохранением генофонда популяции понимают государственную защиту и охрану различных объектов естественного и искусственного происхождения. Создание заповедников, или резерватов, национальных природных и дендрологических парков, дендрарий, заказников, ботанических садов и т.д.

Заповедники, или резерваты - особо охраняемая природная территория, создаваемая с целью сохранения природных экосистем и генофонда данного региона. Это объекты, исключенные из хозяйственного использования, которые не выполняют функций зоны отдыха.

Национальные и природные парки - это природные комплексы и объекты, имеющие особую экологическую, историческую и эстетическую ценность, которые предназначены для использования в природоохранных, просветительских, научных, культурных целях, а также для

отдыха и туризма. Их особое значение заключается в том, что, сохраняя участки природы как резерв национального наследия, они служат эффективным средством природоохранного воспитания, распространения экологических знаний. Сохранение естественного генофонда сохраняется со всеми его вариациями.

В меньшей степени можно сохранить генофонд растений в заказниках, которые представляют собой природные комплексы, ценные в природоохранительном, экологическом и эстетическом отношениях и предназначенные для сохранения, воспроизведения и восстановления одних видов природных ресурсов (объектов) в сочетании с ограниченным, регламентированным и рациональным использованием других. Их режим использования устанавливается в соответствии с пожеланиями землепользователей.

Небольшое количество генофонда растений может быть представлена в ботанических садах, дендрологических парках и дендрариях, которые являются природоохранными учреждениями. Выполняют функцию создания и сохранения специальных коллекций растений, обогащения растительного мира, а также осуществление научной, учебной и просветительской деятельности.

Одним из направлений сохранения генофонда растений является создание семенных насаждений и семенных плантаций разных групп. Создание семенных насаждений и плантаций обеспечивает сохранение по качеству лучших и элитных семян.

К группе семенных насаждений относят временные участки, которые закладываются в лучших насаждениях. Для производства семян древесных пород с улучшенными качествами организуются постоянные семенные плантации. Клоновые семенные плантации создаются вегетативным размножением плюсовых и элитных деревьев.

В этом направлении выделяют: плюсовые деревья, клоновые архивы, географические и экологические группы, архивы семян и пыльцы и др.

Плюсовые деревья отбираются в определенном направлении с целью сохранения генетически ценных особей, которые представляют часть общей вариабельности вида.

Клоновые архивы представляют собой специальные клоновые посадки, главная задача которых заключается в сохранении генотипов плюсовых деревьев для дальнейшей селекционной работы и биологических исследований. Полученный посадочный материал целесообразно проверить проверочными посадками, которые создаются для изучения наследования по потомству и анализа генетической ценности родительских деревьев.

Другой вид проверочных посадок - создание географических и экологических культур. Целью которых является проверка влияния происхождения семян на рост древесных растений одного и того же вида в конкретных условиях произрастания данного лесорастительного района. Они позволяют определить наиболее приспособленные и продуктивные климатипы и экотипы вида в данных условиях произрастания.

Одним из удобных способов сохранения генофонда древесных пород является создание архива семян и пыльцы. При данном способе сохраняется генофонд древесных пород, который в дальнейшем будет использован при работе по их генетическому улучшению. Для хранения семена собираются в годы обильных урожаев, когда в процессе оплодотворения и следовательно в обмене информации участвуют большое количество родителей. В зависимости от биологических особенностей семена сохраняют свою всхожесть по разному. При соблюдении правил хранения семян обеспечивается высокая всхожесть и жизнеспособность семян. В среднем посевные качества семян сохраняются от 1-3 до 5-30 лет.

Коллекцию семян периодически обновляют. Так же организуется коллекция пыльцы древесных растений.

6.2 Интродукция как способ обогащения исходного материала для селекции древесных пород

Одним из способов обогащения исходного материала для селекции древесных растений является интродукция.

Интродукция (от лат. *introductio* - «введение») в биологии - преднамеренное или случайное переселение человеком особей какого-либо вида животных и растений за пределы естественного ареала в новые для них места обитания. Интродукция является процессом введения в некую экосистему чуждых ей видов.

Необходимость введения экзотов в лесные культуры в некоторых случаях вызвана бедностью дендрофлоры местных природных лесов. Выбор ассортимента видов, форм и сортов древесных растений для современных посадок и для лесов будущего требует больших исследований. В некоторых районах разведение экзотических видов является единственным способом улучшения лесных сырьевых ресурсов. С другой стороны, некоторые лесорастительные зоны имеют настолько хорошие условия для роста местной растительности, что не нуждаются в искусственном введении интродуцентов ни с лесохозяйственной, ни с экономической точек зрения. Интродукция экзотов - один из неиссякаемых источников обогащения местной дендрофлоры и исходного материала для селекции.

Введение интродуцентов целесообразно в следующих случаях:

1. Невозможность выращивать местные виды. Вопреки хорошим условиям для роста местных видов в некоторых тропических странах оказалось выгодным выращивание экзотов.

2. Бедность дендрофлоры в районах интродукции. Экзоты успешно растут в районах с бедной лесной флорой.

3. Различия в адаптивности видов являются причиной введения экзотов не только в районах с обедненной дендрофлорой.

4. Значительное изменение среды обитания в результате вмешательства человека в ряде случаев приводит к целесообразности и преимуществу разведения интродуцированных видов.

5. Сходство климата районов интродукции с местом происхождения и генетическое разнообразие экзотов часто определяет успех интродукции данного вида.

7. Использование экзотов в качестве исходных родительских особей для гибридизации оправдывает широкое проведение-интродукции некоторых видов.

8. Интродукция монотипичных родов, состоящих из одного вида, дает виды я экзотов - объективный показатель успешного выращивания экзотов.

6. Внутривидовое устойчивые к вредителям и болезням не только в природном ареале, но и при переброске в дальние районы.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятию «генофонд»?
2. Какие показатели используют при учете признаков генофонда древесных пород? Дайте характеристику?
3. Назовите методы сохранения генофонда древесных пород?
4. Дайте определение сохранению генофонда древесных пород?
5. Какую роль играют заповедники в сохранении генофонда древесных пород?
6. Дайте характеристику национальным и природным паркам?
7. Какая хозяйственная деятельность разрешена в заказниках? Какую роль они выполняют при сохранении генофонда древесных пород?

8. Какую функцию выполняют ботанические сады и дендрарии?
9. В чем заключается роль семенных насаждений и плантаций?
10. С какой целью создают архивы клонов?
11. В каких случаях проводят проверочные посадки?
12. Назовите порядок формирования архивов семян и пыльцы?
13. Дайте определение понятию «интродукция»?
14. Каких случаях целесообразно применить интродукцию древесных пород?

Глава 7. Методы селекции лесных древесных пород

7.1 Методы отбора лесных древесных пород

Один из основных методов селекции древесных пород является - выявление и отбор лучших деревьев по признакам. Отбор может производится понесколько направлениям.

В первом случае отбор проводится в гетерогенных природных популяциях. Сбор материала для селекции проводится с лучших деревьев для создания высокопродуктивных лесных культур в одинаковых лесорастительных условиях. В данном случае проводится ограниченно количество уходов в лесных культурах , в целях создания более естественных лесных условий.

Второе направление – создание плантационных культур, которые отличаются высокой агротехникой выращивания с сокращенным оборотом рубки.

В зависимости от задач селекционной работы выделяют несколько видов отбора. По А. С. Яблокову отбор делятся на следующие виды - индивидуальный, групповой и массовый.

Отбор лучших биотипов, или клонов, а также ценных форм в популяциях и экотипах называется индивидуальным отбором.

Основу лесосеменного районирования обеспечил массовый отбор лучших климатических экотипов. В результате искусственного отбора из местной расы на первом этапе формируются полезные приспособления к внешним факторам. Происхождение семян основных лесообразующих пород (ель, сосна, дуб и др.) оказывает влияние на рост и качество древесных растений при выращивании как в естественном ареале, так и за ее пределами, что было установлено селекционерами с помощью географических культур.

Массовый отбор слагается из сравнительного анализа эффекта отбора в природных популяциях (групповой, или популяционный отбор) данного вида. Отбор ведется по диагностической ценности основного признака и определения корреляционных связей с другими доступными признаками в пределах популяционного региона.

При массовом отборе генотип оценивают по фенотипу выбранных деревьев. Для этого проводится сравнительное испытание многочисленных потомков деревьев путем выращивания их в сходных условиях произрастания с последующей оценкой их по хозяйственным признакам и изучением корреляций.

Массовый отбор в лесной селекции основан на использовании изменчивости, возникшей в итоге естественного отбора. Массовый отбор может быть семейный и клоновый - заключаются в закладке и обмере испытательных плантаций. В пределах наилучших рас и климатипов проводится групповой и индивидуальный отборы с целью интенсивной селекции. Семена собирают от нескольких деревьев в насаждениях, из которых раздельно выращивают сеянцы для определения селекционного дифференциала. Селекционный дифференциал - разница между средней величиной признака в насаждении и отобранными деревьями, семенами или клонами, в процентах.

Испытания потомства при семейном отборе проводятся в выравненных условиях. Одновременно с отбором лучших семей отбираются и лучшие деревья внутри каждой семьи. Такой отбор, наиболее распространенный в практике, называется комбинированным. Комплексное использование массового с комбинированным (семейным и внутрисемейным) и клоновым отборами широко применяется к лесным древесным породам.

Групповой отбор лучших местных популяций становится основой лесной селекции - популяционный отбор. Например, в популяции имеется ранораспускающиеся формы который в дальнейшем может определять лучшее вызревание побегов и улучшает общий прирост древостоев.

Клоновый отбор применяется в комплексе с семейным отбором при испытании перспективных сеянцев, которые размножают вегетативным путем (черенкованием или прививкой). Различия между вариабельными гибридными сеянцами и сеянцами от свободного опыления перекрестников можно проследить и получить необходимый материал для их дальнейшего размножения несколько прививок или черенковых особей. Клоновый отбор лесных древесных пород проводится после семейного отбора на ОКС и СКС. Отбор проводится у растений от лучших семей для последующего плантационного разведения лучших клонов. Посадкой отобранных клонов достигается однообразие сорта, что особенно ценится в плодоводстве при выращивании яблони и груши.

Естественный отбор в популяциях может протекать в трех формах:

- в процессе развития древостоя в популяции не сохраняется один из генотипов, который обеспечивает положительный или отрицательный, отклоняющиеся от среднего значения; В этом случае отбор носит направленный характер;

- в случае крайнего отклонения от средних показателей в популяции протекает стабилизирующий отбор (возрастает частота гетерозигот).

- дезруптивный отбор - определенные преимущества имеют оба генотипа с крайними отклонениями признака. Установлен по времени окончания прироста в популяциях ели и дуба, в состав которых входят рано- и позднораспускающиеся формы.

7.2. Селекционная инвентаризация лесных древесных пород

Селекционная инвентаризация древесных пород – это оценка древостоев по показателям, с последующим определением в категории плюсовых, нормальных и минусовых.

На первом этапе инвентаризации производится рекогносцировочное обследование насаждений. В естественных насаждениях предварительное обследование и оценка производится прокладыванием маршрутных ходов длиной 6-8 км на 1000 га.

На втором этапе инвентаризации производится детальное обследование пробных площадей, где произрастают деревья с выдающимися признаками. Определяются плюсовые деревья, на которых составляется паспорт с описанием показателей и признаков. Плюсовые деревья встречаются редко. В свою очередь плюсовые деревья, обладающие высоким уровнем наследования хозяйствственно-ценных показателей, определяются в отдельную в группу элитных деревьев. Отбор элитных деревьев, проверенных по потомству, соответствует индивидуальному отбору сельскохозяйственных растений, т. е. отбору по генотипу.

По итогам оценки насаждения определяются плюсовые, нормальные и минусовые деревья. Инвентаризация производится с 51 года с выделением всех 4-х категорий

качества. Селекционная характеристика деревьев различной категории приведена ниже в табл. 7.1. При инвентаризации молодняков (до 11 лет) отмечаются лишь лучшие по качеству насаждения без более детального отнесения их к какой-либо категории качества. В насаждениях старше 11 лет и до 50 выделяются: нормально лучшие, нормально средние и минусовые.

Таблица 7.1 Селекционная характеристика деревьев

Селекционная оценка деревьев	Параметры
Плюсовое дерево обладает самыми лучшими показателями по высоте и диаметру в конкретных лесорастительных условиях	Высота плюсового дерева на 15-20 % выше средней высоты насаждения, а диаметр на 30-35 %. Отсутствуют пороки и повреждения, с превосходной очищенностью от сучьев, с полной сглаженностью мест старых мутовок. Бессучковая часть ствола плюсового дерева около 3/5 высоты дерева для сосны и 1/2 - для ели. Крона равномерно развита, густо охвощена.
Нормальные деревья а) нормально лучшие деревья сильного роста б) нормально средние деревья	По высоте превосходят средние на 10 - 15 %, по диаметру на 25- 30 %. От плюсового нормально лучшее дерево может отличаться отсутствием какого-либо одного положительного признака при наличии всех остальных. Нормально средние деревья (2-го и 3-го классов роста по Крафту) не имеют явных пороков, повреждений и болезней, но имеют два-три отрицательных признака, например: однобокую крону, небольшую кривизну ствола, небольшие утолщения в местах старых мутовок и т. д.
Минусовые	4-5-го классов роста по Крафту,

деревья	низкокачественные, поврежденные, больные, кривоствольные, сучковатые, с плохой очищенностью от сучьев.
---------	--

Селекционная категория насаждения определяется по количеству деревьев данной породы, пригодной для сбора семян плюсовых, нормально лучших и нормально средних.

Таблица 7.2. Селекционная характеристика насаждений

Селекционная оценка насаждений	Параметры
Плюсовые насаждения	Встречаются редко. Представляют большую ценность - источник самого высококачественного посевного и прививочного материала. Эти насаждения высших бонитетов с первоклассной деловой древесиной, здоровые и без повреждений. Количество деревьев, пригодных для сбора семян в плюсовых насаждениях, должно составлять для сосны более 75 %, а для ели более 65% общего количества этих пород.
Нормально лучшее насаждение	Высокая производительность и среднее качество. Количество деревьев, пригодных для сбора семян: для сосны 74-50 %, для ели 64-40%.
Нормально среднее насаждение	Средняя производительность и среднее качества. Количество деревьев, пригодных для сбора семян, составляет для сосны 49-30 %, для ели 39-30 %.

При проведении инвентаризации в плюсовых насаждениях выделяются малоценные деревья, которые в последующем будут вырублены. Как и при выделении плюсовых деревьев, на каждое плюсовое насаждение

заводится специальный паспорт с подробной характеристикой насаждения. Каждое плюсовое насаждение внешне выглядит как постоянный лесосеменной участок, т.е. имеет четкие границы, в них устанавливаются столбы с указанием площади и номера участка.

Нормально лучшее насаждение должны быть выделены в постоянные семенные участки или использоваться в качестве временных семенных. Временные семенные, участки организуются в насаждениях. Для временных и постоянных семенных участков разрабатываются мероприятия по содействию улучшения качества древостоя и усиления плодоношения.

Нормально среднее насаждение используются только в качестве временных семенных участков, но при условии сбора семян только с нормальных деревьев.

7.3 Гибридизация, полиплоидия и мутагенез как методы селекции

В селекции растений широко распространен метод гибридизации, который представляет собой процесс образования или получения гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке. Скрещиваются особи, отличающиеся друг от друга одним или несколькими аллелями. Потомство, полученное при скрещивании называются гибридами. задачи гибридизации получение гибридных растений, у которых меняются наследственные признаки и в следствии получаются новые сорта. Для скрещивания подбираются родительские пары, обладающие признаками, привлекающими селекционера. Для правильного выбора пар требуется проверка наследования отдельных хозяйствственно ценных признаков и свойств.

В селекции растений принято разделение гибридизации на несколько видов:

- внутривидовая, которая представляет собой скрещивание особей одного вида, отличающихся формой и признаками;

- межродовая (межсемейственная) представляет собой скрещивание особей, принадлежащих к разным видам, одного рода или разных родов и семейств.

Выделяют простое и сложное скрещивание. В первом случае однократно скрещиваются две родительские формы, получается комбинация генов материнской и отцовской форм парное скрещивание. Выделяют при простом скрещивании также диаалельные и реципрокные.

При простом диаалельном скрещивании каждая испытываемая линия, форма или сорт скрещивается со всеми другими линиями или сортами во всех возможных комбинациях. Число всех возможных комбинаций при диаалельных скрещиваниях может быть очень большим и будет возрастать – по мере увеличения количества исходных линий, форм или сортов.

Реципрокные - скрещивания растений, при которых каждый из двух сортов или видов в одном случае является материнской формой, во втором – отцовской.

В том случае, когда в скрещивании участвуют более двух родительских форм или когда гибридное потомство повторно скрещивается с одним из родителей происходит сложное скрещивание, которое на практике имеет большее значение.

Успешное скрещивание многолетних растений обеспечивается за счет множественных скрещиваний, при условии обладания способностью к клонированию и одновременного цветения. При множественном скрещивании (поликросы) материнское растение опыляется смесью пыльцы нескольких видов и сортов, которое может протекать разными способами:

- с помощью искусственного опыления материнской особи смесью пыльцы нескольких отцовских форм;

- опыление происходит с помощью ветра, насекомых при попадании отцовских и материнских особей на одной территории произрастания.

На практике широко применяются возвратные скрещивания, или беккросс, при которых гибрид повторно скрещивается с одной из родительских форм. Он используется в тех случаях, когда у ценных по комплексу признаков сортов имеется дефект, который желательно устранить.

Насыщающие и конвергентные скрещивания – повторные возвратные скрещивания. Этот метод часто применяется при выведении сортов устойчивых к болезням.

Ступенчатые скрещивания – полученный от простого скрещивания гибрид повторно скрещивается не с родительской формой, а с третьим сортом или видом растений, затем с четвертым и т.д. При ступенчатых скрещиваниях создается гибридный материал, включающий наследственные свойства нескольких сортов, или видов растений.

Межгибридные скрещивания - объединение наследственности нескольких родителей осуществляют не последовательно, как при ступенчатой гибридизации, а параллельно после предварительного получения простых гибридов и последующего их скрещивания.

Все типы скрещиваний успешно применяются к лесным древесным растениям.

На практике гибридные семена можно получить с древесных растений, полученных от скрещивания на растущих корнеотпрысковых и привитых или срезанных ветвей. Получение гибридных семян требует соблюдения правил и времени сбора семян. Работа по сбору семян начинается с подготовки материнской особи к оплодотворению. Для соблюдения стерильности перед цветением женские цветки изолируют в специальных пакетах или мешочках из бумажной кальки или ткани. Подготовка

мужских цветков начинается со сбора пыльцы в пакеты или специальные стеклянные посуды. При правильном хранении пыльца не теряет жизнеспособность, необходимо соблюдать температуру и влажность воздуха. Следует учитывать, что у каждого вида свой срок хранения. Так, пыльца березы, тополя, ивы и других видов может храниться (без применения) не более 1 мес., у сосны – свыше 1 года. Перед скрещиванием пыльцу, особенно долго хранившуюся или перенесшую заморозки, проверяют на жизнеспособность. О жизнеспособности пыльцы судят по проценту проросших пыльцевых зерен и длине пыльцевых трубок, развивающихся на питательной среде. В период, когда рыльца пестиков находятся в стадии оптимальной влажности и готовности к прорастанию пыльцы проводят искусственное опыление.

Оплодотворение древесных растений с мелкими плодами и семенами (тополь, ива, ильмовые, береза) широко используется метод скрещивания на срезанных ветвях. Для этого за 1,5–2 мес. до начала цветения срезают ветки длиной 1–1,5 м, диаметром от 0,6 до 2 см, с цветочными почками, на которых оставляют не более 10–12 цветочных и 5 листовых почек.

В работах, где требуется абсолютная изоляция для опыления сосны, лиственницы, ели, березы и других пород при наличии большого количества пыльцы опыление производят при помощи шприца. Пакет прокалывают, вдувают в него пыльцу, затем проколотое отверстие заклеивают.

Техника опыления на срезанных ветвях такая же как и на растущих деревьях, но проводится оно на месяц раньше естественного цветения и позволяет получить гибридные семена к весеннему сроку посева.

Полиплоидия - мутация в виде увеличения кратного набора хромосом. Полиплоидия растений имеет хозяйственную ценность (повышенные размеры плодов, лучшая сохранность и др.). По этой

причине полиплоиды используют в селекционной работе для получения новых сортов с древесных растений. Большое значение в селекции растений имеет восстановление фертильности (плодовитости) аллополиплоидов., которые можно получить двумя способами:

- опыление нередуцированными гаметами. В мейозе хромосомное число в клетках уменьшается с $2n$ до n . Иногда редукционного деления не происходит и образуются яйцеклетки или пыльцевые зерна с $2n$ хромосомами. Если пыльцевое зерно с $2n$ хромосомами оплодотворит яйцеклетку с гаплоидным набором хромосом, образуется триплоидный эмбрион.

- индуцирование мутагенами. Индуцирование полиплоидии в свою очередь проводится тремя способами:

1. Воздействие нагреванием, высушиванием или холодом. Удвоение соматических хромосом таким путем происходит довольно часто (в 1 % или более делящихся клеток). Образующиеся клетки с тетраплоидным набором хромосом обрастают вокруг тканью и растение в целом остается диплоидным.

2. Индуцирование колхицином и подофиллином. Они не препятствуют делению хромосом, а подавляют только механизм образования веретена деления, при помощи которого разделившиеся хромосомы мигрируют к полюсам. Поэтому при воздействии этими веществами хромосомы делятся, но не расходятся к полюсам, и диплоидная клетка превращается в тетраплоидную.

3. Получение триплоидов из семян. Триплоидные растения древесных видов характеризуются быстрым ростом. Поэтому получение тетраплоидов для последующего перевода их в триплоиды скрещиванием с диплоидами становится распространенным направлением селекции на гетерозис.

Мутагенез - искусственная изменчивость при воздействии мутагенными факторами (физические и

химические), или, мутагенами. Измененные организмы подвергаются отбору. К физическим мутагенам можно отнести радиацию, температурные шоки, ультрафиолетовые лучи. Химические мутагены, насчитывающие более 400 наименований, разделяют на 5 групп:

1. Ингибиторы азотистых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот. Их действие заключается в подавлении синтеза гуанина и тимина. К ним относятся кофеин, теобромин, этилуретан и др.

2. Аналоги азотистых оснований, также входящие в нуклеиновые кислоты. Они включаются в ДНК на место тимина. Это кофеин, 5-бromoурацил и др.

3. Алкилирующие соединения, вызывающие нарушение точности авторепродукции молекул ДНК под воздействием этих соединений. К ним относятся: иприт, этилметансульфонат, нитрозоэтилмочевина и др.

4. Окислители, восстановители и свободные радикалы, вызывающие замену в молекуле ДНК пар оснований А-Т на Г-Ц. Эта группа мутагенов объединяет азотную кислоту, перекиси, альдегиды, соли тяжелых металлов.

5. Акридиновые красители, образующие в результате реакции с ДНК комплекс, препятствующий нормальной репликации.

Различают стимулирующие, критические, летальные и оптимальные дозы мутагенов. Дозы мутагена определяются мощностью источника излучения, концентрацией и продолжительностью их воздействия на растения. Дозы, при которых всхожесть семян составляет около 50% контроля, а выживаемость 20—30% числа всходов, называются критическими. Дозы, вызывающие гибель обрабатываемого материала, называются летальными, а дозы, при которых на единицу выживаемости растения получается наибольшее количество мутаций называются оптимальными.

Вопросы для самоконтроля:

1. Назовите основные направления селекционного отбора древесных растений?
2. Какие задачи выполняет отбор древесных растений в селекции?
3. Какие виды отбора вы знаете? Дайте характеристику?
4. Как производится клоновый отбор древесных пород?
5. Как вы понимаете естественный отбор? В каких формах протекает естественный отбор?
6. Для каких видов характерен дизруптивный отбор?
7. Дайте определение инвентаризации селекционного материала?
8. Как производится инвентаризация древесных пород?
9. Какие деревья относятся к плюсовым? Какие документы составляются на плюсовые деревья?
10. По каким признакам нормальные деревья отличаются от плюсовых?
11. Какие деревья можно отнести к минусовым?
12. Как производится селекционная оценка насаждений?
На какие категории делятся насаждения?
13. Какие мероприятия проводятся в минусовых насаждениях?
14. Дайте определение понятию гибридизация?
15. Какие методы скрещивания древесных растений вы знаете?
16. Дайте определение понятию полиплоидия?
17. Как происходит мутагенез в селекции растений?
18. Назовите физические мутагены?
19. Перечислите химические мутагены?
20. Как вы понимаете чувствительность растений к мутагенам?
21. На какие группы подразделяются древесные растения по чувствительности к мутагенам? Приведите примеры?

Глава 8. Селекционно-генетические основы лесного семеноводства

8.1 Объекты лесного семеноводства

При проведении селекционной инвентаризации выделяются лучшие естественные и искусственные насаждения разной возрастной категории, которые в дальнейшем являются базой для лесного семеноводства. В базу лесного семеноводства составляют: лесосеменные плантации первого и второго порядка (ЛСП), лесные генетические резерваты, архивы клонов, маточные плантации, постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ), временные лесосеменные участки (ВЛСУ) и т.д.

Основу лесного семеноводства составляют мероприятия, направленные на создание постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ). Все виды деятельности направлены в первую очередь на получение высокопродуктивных насаждений. В ПЛСБ входят:

- лесосеменные плантации первого и второго порядка;
- постоянные лесосеменные участки.

Рассмотрим по отдельности все объекты ПЛСБ. Лесосеменные плантации в зависимости от селекционного материала и задач создаются несколькими способами: вегетативными или семенными потомствами плюсовых и элитных деревьев. ЛСП представляют собой искусственно созданные насаждения для получения семян длительный период времени. Семена этих деревьев должны быть ценными для селекционера по наследственным признакам. Для создания ЛСП предварительно составляются проекты. По способу создания ЛСП делятся на 2 категории:

- вегетативного происхождения (клоновые), создаются с помощью прививок черенков, маточные деревья которых элитные и плюсовые;
- семенного происхождения, или семейственные, создаются посадкой сеянцев или саженцев, выращенных из

семян плюсовых и элитных деревьев, или посевом семян этих деревьев (крупноплодные виды).

Выбор способа закладки ЛСП определяется биологическими особенностями древесной породы, лесорастительными условиями и интенсивностью ведения лесного хозяйства в регионе.

При создании ЛСП на первом этапе возможно применение плюсовых деревьев, которые не прошли генетическую оценку, и они представляют собой ЛСП 1-го порядка. Далее проводят испытания семенных потомств плюсовых деревьев с последовательным выделением элитных деревьев и проводят изреживание ЛСП 1-го порядка. В ходе изреживания малоценных кlonов, показавших неудовлетворительные результаты достигается генетическое улучшение семян. В целях сохранения в семенном потомстве генотипического разнообразия природных популяций, на каждой лесосеменной плантации должно быть представлено потомство не менее 50 плюсовых деревьев. Возможность использования меньшего числа кlonов (семей) регламентируется специальными документами. После этого можно переходить к селекционным работам по закладке ЛСП 2-го порядка. Для создания ЛСП 2-го порядка вегетативным способом подбираются потомства плюсовых и элитных деревьев одной популяции. Однако в целях обогащения генофонда возможно применение потомства деревьев из разных популяций данного лесосеменного района, а также соседних лесосеменных районов в соответствии с действующим лесосеменным районированием. При закладке ЛСП также следует учитывать однотипность условий местопроизрастания подобранных деревьев. Для древесных пород, имеющих хорошо выраженные фенологические формы (дуб, бук, ель, осина и др.), закладку ЛСП осуществляют раздельно рано- и позднораспускающимися формами.

Расположение деревьев одного клона или семьи устанавливается по разработанным схемам размещения: регулярно повторяющегося (систематического), реномизированного (случайного) смешения потомств.

В зависимости от целей селекции, генетических свойств и числа используемых элитных деревьев ЛСП второго порядка могут быть разных категорий.

Основная категория - многоклоновые ЛСП, представленные вегетативными потомствами элитных деревьев, обладающих высокой общей комбинационной способностью.

ЛСП второго порядка создают также на основе использования небольшого числа клонов элитных деревьев, характеризующихся высокой специфической комбинационной способностью. Обязательным требованием при подборе исходного материала для закладки этих ЛСП является синхронность цветения клонов. На этих плантациях применяют схемы, обеспечивающие естественное переопыление подобранных клонов.

Способы создания ЛСП: посадка привитых саженцев с закрытой корневой системой; подвойные культуры, для закладки которых используют сеянцы в площадки или отрезки рядов, в основном твердолиственные породы. Все сеянцы и саженцы должны соответствовать государственным стандартам, техническим условиям.

Требования к семенам также регламентируются государственными стандартами. Сбор семян может производится непосредственно с плюсовых деревьев или с их клонов, вступивших в фазу плодоношения. Для выращивания потомства закладывают специальные питомники, где производят отбор лучших растений в данной семье. В этих же питомниках создают маточные плантации для получения черенков плюсовых и элитных деревьев.

ЛСП предпочтительнее создавать в изолированных от других деревьев местах. Если изоляция отсутствует вокруг

ЛСП создают фильтрующие защитные полосы из 5-10 рядов быстрорастущих густокронных деревьев других пород, не являющихся промежуточными хозяевами опасных вредителей и возбудителей грибных болезней. ЛСП могут быть созданы на землях покрытых лесом и непокрытых, гарях, прогалинах и т.д.

Агротехника создания ЛСП зависит от категории лесокультурной площади (а, б, в, г) может быть со сплошной и частичной обработкой почвы. Выбор системы обработки почвы. На ЛСП проводят все виды агротехнических и лесоводственных работ, которые предусмотрены проектом.

Лесоводственные уходы на ЛСП первого порядка должны обеспечивать на протяжении всего срока эксплуатации полную освещенность и свободное развитие крон семенных деревьев. Изреживание проводится с целью улучшения освещения, удаления малоценных клонов. Изреживание проводят в 1-2 приема. В итоге на 1 га ЛСП должно остаться от 100 до 200 семенных деревьев в зависимости от лесорастительных условий и биологических особенностей древесной породы.

В приспевающих и спелых насаждениях, в которых проведены рубки, улучшающие плодоношение, закладывают временные лесосеменные участки (ВЛСУ). Исходя из способа получения лесосеменного материала ВЛСУ может быть двух типов:

- сбор лесосеменного материала производят один раз при рубке деревьев;
- насаждения дуба, бук и др. пород желуди и шишки, которых собирают с земли.

Для усиления плодоношения и улучшения качества семян (наследственных и посевных) применяют изреживание древостоев, удобрения, известкование почвы и др. Основное требование к ВЛСУ - строгое соблюдение в них сроков рубки древостоев. Эффективнее всего рубка в наиболее урожайный

(семенной) год и в период полной или близкой к ней физиологической спелости семян той или иной древесной породы.

Постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ) - участки естественного леса и культур, выделенные с целью регулярного, длительного, массового получения высококачественных по наследственным и посевным свойствам семян. Площадь ПЛСУ должна быть не меньше 5 га. Для этого подбирают молодняки местного происхождения, возраст которых не должен превышать 10—15 лет при полноте 0,9-1,0, не ниже II класса бонитета, в подзоне средней и южной тайги - не ниже III класса, в северной подзоне тайги, лесостепи и степи (сухие боры, дубравы на каменистых, меловых склонах и засоленных почвах) -- не ниже IV класса бонитета.

Насаждения для формирования ПЛСУ должны быть расположены в хозяйственно ценных типах лесорастительных условий, иметь чистый или смешанный состав с преобладанием главной породы и отвечать следующим требованиям:

1) Возраст: для сосны и лиственницы -- не более 10 лет (в подзоне средней, северной тайги и в горных условиях -- не более 20 лет); для ели, пихты и березы -- не более 10 лет; для дуба и бука -- не более 20 лет в культурах и не более 60 лет в естественных насаждениях; для сосны сибирской кедровой -- не более 40 лет в культурах и не более 160 лет в естественных насаждениях, для других видов -- по рекомендациям научно-исследовательских учреждений.

2) Сомкнутость крон: для сосны обыкновенной, лиственницы, дуба, бук, березы -- не выше 0,6-0,7; для ели, пихты, сосны сибирской кедровой и других видов -- не выше 0,8. В естественных насаждениях с совместным произрастанием двух ценных пород (дуб и бук, бук и пихта) допускается формирование ПЛСУ по обеим породам.

При формировании ПЛСУ в лесных культурах применяют коридорный способ с предварительным

выделением семенных рядов, в которых проводят равномерное изреживание. При формировании ПЛСУ в естественных насаждениях, а также при необходимости в ПЛСУ, специально заложенных редкой посадкой (посевом), проводят равномерное изреживание.

При первом наиболее интенсивном приеме изреживания лесных культур и естественных насаждений, отобранных под формирование ПЛСУ, допускается вырубать от 50 до 60% деревьев. При последующих приемах изреживания удаляют от 25 до 50% оставшихся деревьев. Количество приемов изреживания, период их повторяемости регламентируются отраслевым стандартом и региональными рекомендациями научно-исследовательских учреждений исходя из лесорастительных условий и биологических особенностей конкретного вида лесных растений.

8.2. Лесосеменное районирование

Лесосеменное районирование нашей страны было разработано в 1982 г. на основе лесорастительного и административного деления территории и фенотипических различий лесообразующих видов. Лесорастительное районирование СССР (Курнаев С.Ф., 1973) включало 9 зон, из них в России пять: хвойных лесов (подзоны северная, средняя, южная тайга); смешанных лесов; широколиственных лесов; лесостепная; степная зоны. В лесосеменной район обычно включали одну-две административных области с учетом границ зон и подзон. При этом учитывали итоги изучения географических культур, заложенных в середине 20 века Д.В. Огиевским в центральной России, а затем в 1973 г. в регионах бывшего СССР. Предполагалось, что спустя 20–30 лет они послужат основой для уточнения границ лесосеменных районов.

В кратком изложении основные правила переброски семян для большинства регионов России по районированию 1982 г. были следующие:

- предпочтительны семена из своего лесничества;
- при недостатке семян можно использовать семена соседнего лесосеменного района, и место их заготовки может находиться: в 150 км к югу и 300 км к востоку, или в 300 км к северу и 500-600 км к западу.

В 2015 г. был предложен новый вариант лесосеменного районирования России, однако он сводится к почти административному делению ареалов лесообразующих видов деревьев. К одному району, в котором разрешен обмен семенами, были отнесены целые области протяженностью с севера на юг до 450 км и горные леса с градиентами высот 400 м, с различиями по длине вегетационного периода 18–20 дней. Это может привести к крупным потерям в устойчивости и продуктивности насаждений. Поэтому проблема районирования и трансфера семян еще не решена, и здесь можно выделить два уровня ее решения: точный и приближенный .

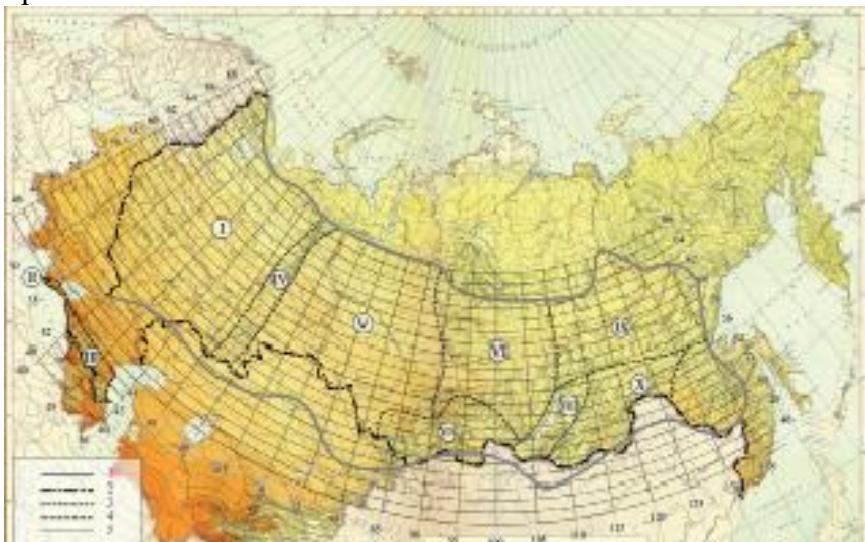


Рис. 1 – Схема районирования и сеть элементарных лесосеменных районов (ЭЛСР) ареала *Pinus sylvestris* L. 1 – границы ареала *P. sylvestris*, 2 – границы Российской

Федерации, 3 – границы филогеногеографических регионов (ФГГР), 4 – граница Нижне-Амурской географической расы *P. sylvestris*, 5 – координатная географическая сеть элементарных лесосеменных районов (1° с. ш. \times 5° в. д.). ФГГР: I – Русская равнина с Карелией, II – Крым, III – Северный Кавказ и Западное Закавказье, IV – Урал, V – Западная Сибирь, VI – Средняя Сибирь, VII – горы Южной Сибири. VIII – Забайкалье, IX – Якутия, X – Приамурье (по Санникову и др., 2016).

Основная единица лесосеменного районирования – лесосеменной район, т.е. определенная территория (в пределах ареала вида) со сравнительно однородными природными условиями и генотипическим составом популяций. В каждом лесосеменном районе (подрайоне) используют семена из популяций определенного экологогеографического происхождения. Предпочтение отдается местным и смежным с ними популяциям, наиболее приспособленным к природным условиям района. Под местными понимают семена, собранные непосредственно в пределах лесосеменного района. Семена, заготовленные в других лесосеменных районах, называются инорайонными. В каждом лесосеменном районе (подрайоне) семена собирают раздельно по хозяйственным группам типов леса. В ценных массивах в семенные годы должен обеспечиваться полный сбор семян для последующего их использования в годы неурожая. При совместном произрастании разных видов одного рода семена заготавливают отдельно. Также для видов обладающих различными фенологическими формами семена заготавливают раздельно по этим формам. Кроме перемещения семян в пределах современных ареалов видов лесосеменное районирование предусматривает использование семян определенных популяций в интродуцированных районах, где имеется положительный опыт выращивания высокопродуктивных насаждений соответствующих пород.

Лесные семена подразделяются на следующие основные селекционные категории: сортовые, улучшенные и нормальные.

Сортовые - это семена, получаемые на лесосеменных объектах, прошедших генетическую оценку по потомству, в том числе: на ЛСП второго порядка, созданных вегетативными потомствами элитных деревьев; на ЛСП первого порядка и ПЛСУ, генетическая ценность которых подтверждена результатами испытания их семенных потомств, проведенного по методикам сортоиспытания; в насаждениях, выделенных в качестве сортов-популяций.

Улучшенные - это семена, получаемые на лесосеменных объектах, созданных или выделенных на основе отбора по фенотипу, но не испытанных по потомству, в том числе: на ЛСП первого порядка (клоновых и семейственных); на ПЛСУ, сформированных в культурах, созданных из семян, заготовленных в плюсовых насаждениях, с плюсовых деревьев и на ЛСП; в плюсовых насаждениях (семенных заказниках).

Нормальные - это семена, заготовленные на ПЛСУ (кроме указанных выше случаев), ВЛСУ, а также с нормальных деревьев в насаждениях (в том числе на лесосеках) нормальной селекционной категории.

К сортовым и улучшенным относятся семена, собранные с сортовых популяций, плюсовых и элитных деревьев, плюсовых насаждений, ПЛСУ, ЛСП, когда они соответствующим образом оформлены, аттестованы и включены в состав ПЛСБ.

За правильность указания в паспорте селекционной категории семян несут ответственность зональная лесосеменная станция и заготовитель.

Контроль за правильностью отнесения заготовителем семян к определенной селекционной категории осуществляют государственные органы управления лесным хозяйством и зональные лесосеменные станции.

Посевные качества семян характеризуются показателями, предусмотренными действующими ГОСТами и техническими условиями.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие объекты относятся к ПЛСБ?
2. Дайте характеристику лесосеменным плантациям?
3. Какие виды работ проводятся в ЛСП 1 -го порядка?
4. Какие лесоводственные мероприятия предусмотрены в ЛСП 2-го порядка?
5. Как образуются ВЛСУ?
6. Каким требованиям должны соответствовать сеянцы для закладки объектов ПЛСБ?
7. Как закладываются ПЛСУ?
8. Какие агротехнические и лесоводственные мероприятия проводятся в ПЛСУ?
9. Какие участки насаждений подбираются для закладки ПЛСУ?
10. В каком году было разработано лесосеменное районирование нашей страны?
11. Какие основные правила переброски семян вы знаете?
12. Назовите основную единицу лесосеменного районирования?
13. Какие категории лесных семян вы знаете?
14. Каким органом регламентируются посевные качества семян?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Вересин М.М. Лесное семеноводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1963.-158 с.
2. Верхунов П.М., Черных В.Л. Таксация леса. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – 395 с.
3. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. – С. 6-21.
4. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. Дисс. ... докт. биол. Наук. Киров, 2004. - 371 с.
5. Видякин А.И. Эффективность плюсовой селекции древесных растений // Хвойные бореальной зоны, 2010, № 1-2. С. 18-24.
6. Волович П.И. Возрастная изменчивость и оценка роста ели инорайонного происхождения//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 63-64.
7. Гиргидов Д.Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М.: Лесн. пром-ть, 1976.– 64с. 256
8. Голиков А. М. Эколо-диссимметрийный и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 2011. №5. С.46–51.
9. Голиков А.М. Эколо-диссимметрический подход в генетике и селекции видов хвойных. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014.–162 с.
10. Горлов А. А., Горлова Н. А., Горлов А. И. Новое в методике определения генетических корреляций // Молодой ученый. 2014. №7. С. 201–203
11. Ефимов Ю.П. Проблемы повышения эффективности лесосеменных плантаций // Генетика и селекция в лесоводстве. Воронеж: ЦНИИЛГиС. М., 1991. С. 198–213.

12. Ефимов Ю.П. Семенные плантации в лесной селекции и семеноводстве. Автореф. дис. ...доктора с.-х. наук. Йошкар-Ола. 1997. – 45 с.
13. Ковалевич А.И. Стратегия развития селекционного семеноводства лесных древесных пород в Беларуси // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб.науч.тр./ИЛ НАН Беларуси.Гомель, 1997. Вып. 45. С. 107–112.
14. Котов М.М. Организация лесосеменной базы. М.: Лесная пром-сть, 1982. – 136 с.
15. Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев. Новосибирск: Наука, 2013.– 208 с.
16. Марченко И.С., Марченко С.И. Нетрадиционное лесоводство: Авторский курс / Ред. Е.С. Мурахтанов. Брянск: БГИТА, 1998. – 419 с.
17. Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. Теория и практика искусственного лесовосстановления: учебное пособие. Архангельск, 2011. – 239 с.
18. Молотков П.И., Паттай И.Н. Стратегия селекции и семеноводства сосны обыкновенной // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. (Доп. вып.). М., 1990. С. 9–16.
19. Наквасина Е.Н. Географическая изменчивость как основа семеноводства сосны обыкновенной на Европейском Севере России. Дисс... д.с.-х. наук. Архангельск, 1999. 488 с.
20. Наставление по лесосеменному делу в Российской Федерации//Федеральная служба лесного хозяйства России / Приказ №338 от 23.12.93. М. 1994. – 168 с.
21. Нестеркин С.Н. Опыт создания и проектирования лесосеменной базы. М.: ЦБНТИлесхоз, 1986. Вып. 3. – 47с.
22. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М.: Гослесх СССР, 1976. – 33 с.

23. Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. – 24 с. ОСТ 56-35-78.
24. Участки лесные семенные постоянные основных лесообразующих пород. М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 15 с. ОСТ-56-74-84.
25. Плантации лесосеменные основных лесообразующих пород. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 25 с.
26. Положение о государственном испытании и охране сортов лесных пород в Российской Федерации//Федеральная служба лесн. хоз-ва России.- М.,1994.- 7с.
27. Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии. Автореф. дисс. ...д. б. н. 2007.- 47 с.
28. Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР / Госкомитет СССР по лесн. х-ву. М., 1982.-23с.
29. Попов П.П. Ель европейская и ель сибирская.
30. Рогозин М.В. Селекция сосны обыкновенной на постоянных лесосеменных участках. Автореф. дисс. ... к. с. х. наук. Свердловск, УЛТИ. 1986. – 20 с.
31. Рогозин М.В. Лесоведение [Электронный ресурс]: методические указания к лабораторным работам / Пермь: ПГНИУ, 2012. Электрон. текстовые дан. (884 Кб). <http://k.psu.ru/library/node/170284> Рогозин М. В. Изменение параметров ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea×fennica* (Regel) Ком. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: Автореф. дис..... докт. биол. наук. Пермь: ПГНИУ, 2013-а. – 47 с.
32. Рогозин М. В. Селекция сосны обыкновенной для планционного выращивания [Электронный ресурс]: монография. Пермь: ПГНИУ, 2013-б. – 200 с. (2,02 Мб). URL: <http://elibrary.ru>. Рогозин М.В. Влияние улучшения условий

формирования семян сосны обыкновенной на рост потомства // Лесн. хоз-во. 2014. №5. С. 25-26.

33. Рогозин М.В. Старая и новая парадигмы в лесоводстве и лесной селекции // Успехи современного естествознания. 2016-а. № 4. С. 94–98.

34. Рогозин М.В. Программа селекции хвойных в лесосеменном районе// Сибирский лесной журнал. 2016-б. № 5. С. 99–106. 261

35. Родин А.Р. Лесные культуры М.: МГУЛ. 2005. – 160 с.

36. Романов Е.М., Мухортов Д.И. Нуреева Т.В., Еремин Н.В. Лесные культуры. Ускоренное лесовыращивание / учебное пособие для студентов по специальности 260400 «Лесное и лесопарковое хозяйство». Йошкар-Ола.: МарГТУ, 2007. – 287 с.

37. Романов Е.М., Нуреева Т.В., Еремин Н.В. Искусственное лесовосстановление в Среднем Поволжье: состояние и задачи по совершенствованию // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 3. С.5-14.

38. Указания о порядке отбора и учета лесосеменных объектов в Российской Федерации//Утв. пр. Федор, службы лесн. хоз-ва России от 14.05.95 г.-М.,1995.- 32с.

39. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лес. хозяйства России 11.01.2000. – М., 2000. – 197 с.

40. Федорков А.Л., Туркин А.А. Размер полусибской семьи при испытании плюсовых деревьев сосны по потомству //Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2007. № 5 (115). С. 34-35.

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

42. Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Селекция лесных и декоративных древесных растений. Учебник. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2014. – 552 с.
43. 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.
44. Коновалов Ю. Б. Общая селекция растений / Ю. Б. Коновалов, В. В. Пыльнев, Т. И. Хупацария, В. С. Рубец. Изд-во «Лань» 2013. 480 с.
45. Исаков И.Ю. Научные основы селекции и семеноводства [Электронный ресурс]: учеб. пособие / И.Ю. Исаков, А.И. Сиволапов; ФГБОУ ВПО ВГЛТА. Электрон. текст. дан. Воронеж: ФГБОУ ВПО ВГЛТА, 2015. 111 с.
46. Любавская, А.Я. Практикум по лесной селекции и генетики: учебное пособие / А.Я. Любавская 2-е изд., испр. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2006. 294 с.

Формат 60x84/16 Тираж 100
Печатная офсетная. Усл. п.л. 7,75

Подписано к печати 10.02.2021
Заказ 801. Цена 92 руб.

Издательство КГАУ/420015 г. Казань, ул. К. Маркса, д.65
Лицензия на издательскую деятельность код 221 ИД №06342 от 28.11.2001 г.
Отпечатано в типографии КГАУ
420015 г. Казань, ул. К. Маркса, д.65
Казанский государственный аграрный университет

ISBN 978-5-6044927-8-9

A standard 1D barcode representing the ISBN number 978-5-6044927-8-9. The barcode is composed of vertical black lines of varying widths on a white background.

9 785604 492789