Министерство сельского хозяйства  
И продовольствия республики беларусь

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

Учреждение образования  
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

**ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР**

*Рекомендовано учебно-методическим объединением  
по образованию в области сельского хозяйства  
в качестве курса лекций для студентов  
учреждений высшего образования,  
обучающихся по специальностям  
1-74 02 03 Защита растений и карантин,*

*1-74 02 05 Агрохимия и почвоведение,*

*1-33 01 06 Экология сельского хозяйства*

Горки

БГСХА

2015

УДК 631.523+631.527(076.5)

ББК 28.54+41.3я7

Г34

*Рекомендовано методической комиссией*

*агроэкологического факультета 16.12.2013 (протокол № 4)  
и Научно-методическим советом БГСХА*

*18.12.2013 (протокол № 4)*

Авторы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Г. И. Витко*;

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Е. В. Равков*;

доктор сельскохозяйственных наук, профессор *Г. И. Таранухо*;

кандидат биологических наук, доцент *Н. Н. Петрова*

Рецензенты:

доктор сельскохозяйственных наук, доцент *Э. П. Урбан*;

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Ю. А. Миренков*

|  |  |
| --- | --- |
| Г34 | **Генетика и селекция сельскохозяйственных культур** : курс лекций / Г. И. Витко [и др.]. – Горки : БГСХА, 2015. – 210 с. : ил.  ISBN 978-985-467-560-2.  Изложены современные теоретические основы генетики и селекции сельскохозяйственных культур.  Для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по специальностям 1-74 02 03 Защита растений и карантин, 1-74 02 05 Агрохимия и почвоведение, 1-33 01 06 Экология сельского хозяйства. |

**УДК 631.523+631.527(076.5)**

**ББК 28.54+41.3я7**

**ISBN 978-985-467-560-2** © УО «Белорусская государственная

сельскохозяйственная академия», 2015

**ПРЕДИСЛОВИЕ**

Данный курс основан на изучении двух наук – *генетики* – науки о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими, а также *селекции* – науки о путях создания новых и улучшения уже существующих сортов культурных растений.

Для изучения курса рекомендуются классические учебники, которые по содержанию весьма объемны. Предложенный курс лекций «Генетика и селекция сельскохозяйственных культур» будет полезен для студентов специальностей 1-74 02 03 Защита растений и карантин,  
1-74 02 05 Агрохимия и почвоведение, 1-33 01 06 Экология сельского хозяйства, где в тезисной форме раскрыты основные положения генетики и селекции.

Курс лекций состоит из двух основных разделов. В первом разделе рассматриваются основные положения генетики в 12 темах. Во втором разделе приведены восемь тем по изучению основных положений селекции.

Овладение данным курсом поможет специалистам в будущем совершенствовать не только традиционные методы ведения сельского хозяйства (интенсивная обработка почвы, внесение оптимальных доз минеральных и органических удобрений, защита растений от болезней и вредителей и т. д.), но и использовать новые научные методы производства продуктов питания в условиях интенсивного земледелия, возделывая наиболее урожайные сорта, а также новые виды сельскохозяйственных культур, наиболее полно отвечающие запросам производства, для решения такой глобальной, жизненно важной проблемы всего человечества, как продовольственная.

раздел 1. Генетика

**1. Современные представления  
о наследственности и изменчивости**

* 1. Цели и задачи изучения дисциплины

***Генетика*** – наука о наследственности и изменчивости организмов.

*Цель изучения дисциплины* − познание закономерностей проявления свойств наследственности и изменчивости живого на молекулярном, клеточном, организменном и популяционном уровнях.

*Задачи*, *стоящие перед генетикой*:

1. Изучение материальных основ наследственности.
2. Изучение форм изменчивости и закономерностей их проявления.
3. Применение генетических закономерностей для решения практических задач сельского хозяйства по повышению урожайности сельскохозяйственных культур.

*Проблемы*, *исследуемые генетикой*:

1. Проблема хранения генетической информации.
2. Проблема передачи генетической информации.
3. Проблема реализации генетической информации.
4. Проблема изменения генетической информации.

Генетика тесно связана с такими биологическими науками, как цитология, биохимия и физиология растений, растениеводство, селекция, семеноводство и др.

**1.2. История развития дисциплины и ее методы**

В истории генетики можно выделить три основных периода. Два из них, продолжавшиеся с 1900 по 1953 г., составляют *эпоху классической генетики*. Третий период, начавшийся после 1953 г., открыл *эпоху молекулярной генетики*.

Первый период (1900–1910) в развитии генетики связан:

* с утверждением открытий Г. Менделя: принципа дискретности в передаче наследственного материала и метода гибридологического анализа;
* открытием теории мутаций Г. Де-Фризом;
* введением В. Иоганнсеном в генетику таких понятий, как ген, генотип, фенотип (1909).

Второй период (1911–1953) связан сустановлением материальных основ наследственности:

* выявление нахождения наследственных факторов в клетке;
* обоснование и утверждение хромосомной теории наследственности Т. Моргана;
* получение мутаций у дрожжевых грибов (Г. А. Надсон и Г. С. Фи-  
  липпов, 1925), дрозофилы (Г. Мёллер, 1927), кукурузы (Л. Стадлер, 1928), пшеницы (А. А. Сапегин и Л. Н. Делоне, 1928–1932) и появление нового направления в генетике – радиационная генетика;
* открытие в 1920 г. Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов;
* обоснование и развитие теории гена А. С. Серебровским и  
  Н. П. Дубининым (30-е гг.);
* создание генетики популяций (С. Райт, Дж. Холдейн, Р. Фишер, С. С. Четвериков, 1926).

Третий период (начался с 1953 г.) – анализ материальных основ наследственности перешел на молекулярный уровень:

* выдвижение гипотезы «Один ген – один фермент» (Г. Бидл и Э. Татум, 40-е гг.);
* доказательство роли ДНК в наследственности – опыты по бактериальной трансформации (О. Эвери, 1944), опыты по трансдукции (А. Херши и М.Чейз, 1952);
* создание модели строения молекулы ДНК (Дж. Уотсон и Ф. Крик, 1953);
* искусственный синтез вирусной частицы (А. Корнберг, 1957) и ДНК (1958);
* выявление генетического кода и состава нуклеотидных триплетов для всех аминокислот (М. Ниренберг, Г. Маттен, С. Очоа, Ф. Крик, 1961–1962);
* разработка теории регуляции белкового синтеза (Ф. Жакоб и Ж. Моно, 1961–1962);
* синтез гена клетки дрожжевого гриба (Г. Хорана, 1969);
* выделение фермента обратная транскриптаза, способного катализировать ДНК на матрице РНК (1970);
* искусственный синтез гена вне организма;
* продленный мутагенез и установление молекулярной природы мутаций;
* гибридизация соматических клеток, получение гаплоидных растений при культивировании пыльников;
* раскрытие механизма регуляции активности генов и действие генов в процессе индивидуального развития;
* установление молекулярных основ рекомбинаций, репараций (восстановления) первичных повреждений генетического материала;
* введение понятий генной и генетической инженерии;
* искусственный синтез нуклеиновых кислот и белков.

Раскрытие молекулярных основ наследственности выделяет генетику на ведущее место среди биологических наук, таких как биохимия, биофизика, цитология, физиология растений.

Генетические исследования проводят на различных уровнях биологических систем:

* молекулярном;
* клеточном;
* организменном;
* популяционном.

Методы генетики определяются исходя из уровня биологических систем.

На *молекулярном уровне* основными объектами исследования являются нуклеиновые кислоты, особенно ДНК. Открытие ведущей роли ДНК в сохранении, реализации и передаче генетической информации позволило проводить молекулярный анализ структуры гена, изучить его функции, появилась возможность синтезировать гены и получать рекомбинантные формы.

На *клеточном уровне* особое внимание уделяют изучению структур клеток, числа и размеров хромосом, их структуры и функций, методам идентификации хромосом – цитогенетический анализ.

На *организменном уровне* основным методом является генетический (гибридологический) анализ, включающий систему скрещиваний и тщательное изучение характера проявления признака у гибридов в ряду поколений.

Гибридологический метод в сочетании с мутагенезом и анеуплоидией дает возможность определить локализацию и местонахождение гена в соответствующей хромосоме.

Использование статистического анализа позволяет определить соответствие полученных экспериментальных данных теоретически ожидаемым результатам.

На *популяционном уровне* определяется частота распределения признака (гена) в популяции.

1.3. Наследственность.  
Изменчивость и ее формы

Наследственность и изменчивость всегда сопутствуют друг другу и проявляются в процессе размножения организмов совместно, т. е. наряду с сохранением одних признаков, другие – изменяются, в результате не только воспроизводится подобное, но и возникает новое.

***Наследственность*** *–* это свойство живых организмов сохранять и передавать признаки и особенности развития следующему поколению.

Наследственность связана в первую очередь с главным структурным элементом клетки − ядром (хромосомами и локализованными в них генами), так как характер развития и формирования каждого свойства и признака конкретной особи в условиях среды определяется соответствующей генетической информацией, закодированной в ее генотипе.

***Наследование*** – это процесс, посредством которого все формы живых организмов воспроизводят самих себя.

Наследование может быть следующих типов:

* доминирование;
* кодоминирование;
* сверхдоминирование;
* промежуточное наследование.

***Наследуемость*** – это доля фенотипической изменчивости признака, обусловленная генетическими различиями.

***Изменчивость*** выражается в различиях конкретных признаков или свойств у потомков по сравнению с родительскими или родственными особями одного поколения.

Изменчивость можно классифицировать по следующимформам:

* фенотипическая (ненаследственная);
* генотипическая (наследственная).

Фенотипическая (модификационная) изменчивость включает следующие типы:

* модификации;
* морфозы;
* фенокопии.

Генотипическая изменчивость подразделяется на следующие типы:

* комбинационную;
* мутационную.

1.4. Особенности передачи наследственной информации  
и ее механизмы при бесполом и половом размножении

Передача наследственной информации от одного поколения к другому осуществляется при размножении. Размножение – необходимое условие существования любого вида растений и животных.

При огромном разнообразии форм размножения организмов все они могут быть сведены к двум основным типам:

* бесполому;
* половому.

При ***бесполом размножении*** воспроизведение потомства происходит от одной родительской особи:

* путем образования спор;
* вегетативно.

При бесполом размножении спорами новый организм возникает из одноклеточного образования – споры. Споры у растений образуются в спорангиях. Таким способом размножаются грибы, папоротники, хвощи.

При вегетативном размножении потомство возникает от отделившихся от материнской особи участков тела – из корней, стеблей или других вегетативных органов. Многолетние травы размножаются корневищами, картофель – клубнями, земляника – усами, тюльпаны – луковицами. Возможно размножение растений черенками, отводками, глазками, листьями (смородина, герань, какао, бегония).

Вегетативное размножение имеет большое значение для многолетних плодовых культур. Путем вегетативного размножения у них сохраняется гетерозиготность в течение многих поколений.

При ***половом размножении*** потомство дают две родительские особи. Каждая из них образует половые клетки, или гаметы (от греч. *ga-  
mete* – супруга и *gametes* – супруг). В процессе оплодотворения гаметы сливаются и образуют зиготу (от греч. *zygote* – соединенная в пару).  
У самоопыляющихся растений в половом размножении благодаря обоеполым цветкам участвует одна особь.

Особую форму полового размножения представляет ***партеногенез*** (от греч. *parthenos* – девственница и *genesis* – развитие), или девственное размножение.

У растений развитие зародыша без слияния половых клеток получило название ***апомиксиса*** (от греч. *аро* – частица отрицания и лат. *mixtus* – смешение).

Выделяют три основные формы апомиксиса:

* апоспория – развитие организма из вегетативной клетки;
* адвентивная эмбриония – развитие организма из вегетативной клетки зародышевого мешка;
* партеногенез – развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

При половом размножении на основе самоопыления половые клетки имеют одинаковую генетическую информацию. Формирование их происходит в пределах одного организма, поэтому и потомство будет относительно единообразным. При перекрестном опылении половые клетки будут генетически разными.

Многие растения могут размножаться и вегетативными органами, и семенами, т. е. и бесполым, и половым путем (рис. 1).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | Размножение | | | | | |  | |
|  | |  | |  |  |  | |  | |
|  | |  | |  |  |  | |  | |
| бесполое | | | |  |  | половое | | | |
|  | |  | |  |  |  | |  | |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| путем спорообразования | | вегетативное | |  |  | путем оплодотворения | | апомиксис (партеногенез) | |

Рис. 1. Основные типы размножения

Господствующим же типом размножения организмов является половое размножение. Оно связано с образованием в процессе мейоза специализированных половых клеток (гамет). Половые клетки образуются из обычных клеток генеративных тканей.

**2. Цитологические основы наследственности**

**2.1. Клеточные и неклеточные формы организации живого**

***Клетка*** − основная структурная, функциональная и генетическая единица организации живого, элементарная живая система.

Исследование клетки стало возможным после изобретения светового микроскопа в 1590 г.

В результате была создана клеточная теория (1838−1839). Основные положения клеточной теории сформулированы М. Шлейденом (1838), Т. Шванном (1839), Р. Вирховым (1858).

Основные положения клеточной теории:

1. Все организмы состоят из одинаковых структурных единиц − клеток.
2. Клетки растений и животных сходны по строению.
3. «Всякая клетка происходит из другой клетки» путем деления.

Существуют следующие формы организации живого:

* организмы, имеющие клеточное строение;
* организмы, не имеющие клеточного строения.

Главными типами клеточной организации, различающимися по степени их сложности, являются:

* прокариотический;
* эукариотический.

***Прокариоты*** (бактерии, сине-зеленые водоросли) – доядерные организмы, имеющие клетки небольших размеров, лишенные ядерной мембраны, образующие так называемый нуклеоид, и не содержащие четко отграниченных мембранами органоидов.

Генетическая информация у них содержится в единственной лишенной белков-гистонов хромосоме. Эта хромосома, состоящая из замкнутой в виде кольца двойной цепи ДНК, непосредственно включена в цитоплазму и образует с ней единый протопласт.

Прокариоты не имеют митотического аппарата и ядрышек. Они отличаются огромным биохимическим разнообразием, быстрым ростом и частой сменой генераций.

***Эукариоты*** (животные, растения, грибы, простейшие, водоросли) – ядерные организмы, имеющие четко отграниченное ядро, ядрышки, митохондрии, хлоропласты и другие органоиды. У них сильно развита сеть внутренних биологических мембран.

Клетки эукариотов наделены рядом сложных трансформирующих энергию систем и имеют совершенный митотический аппарат. Хромосомы у них состоят из ДНК и белков-гистонов.

К организмам, не имеющим клеточного строения, относятся вирусы и фаги. Они обладают наследственностью, не имеют обмена веществ и не способны самостоятельно размножаться.

**2.2. Роль ядра и цитоплазмы в сохранении и передаче  
наследственной информации**

***Ядро*** – это важнейший и постоянный компонент всех клеток.

Термин «ядро» впервые был применен в 1831 г. английским ученым Р. Броуном. Так им были обозначены шаровидные образования в клетках растений семейства Орхидные.

Ядро клетки состоит из двухслойной ядерной мембраны, кариоплазмы, хроматина и ядрышек.

В основном в составе клетки эукариот содержится одно ядро.  
Но существуют также клетки, не имеющие ядра (эритроциты), а также клетки, имеющие несколько ядер (клетки, образующие ткань поперечно-полосатых мышц).

Ядро выполняет следующие функции:

* регулирование всех процессов жизнедеятельности клетки;
* сохранение наследственной информации и передача этой информации дочерним клеткам.

Чтобы выяснить роль ядра и цитоплазмы в жизни клетки, был проделан опыт с одноклеточной водорослью ацетабулярией (*Acetabularia mediterranea*). Эта водоросль по форме похожа на гриб. Ее единственная гигантская клетка состоит из шляпки и ножки длиной 4−6 см. Шляпка содержит только цитоплазму, а ядро находится в нижней части ножки. Шляпка при отделении ее от ножки, в которой осталось ядро, вскоре погибала, а ножка, имея ядро и хромосомы, продолжала жить и образовывала новую шляпку. Таким образом, часть одноклеточного растения, имевшая ядро, обладала способностью регенерировать, т. е. восстанавливать удаленную часть, а безъядерная часть клетки погибала.

В опытах Б. Л. Астаурова у тутового шелкопряда убивали ядро яйцеклетки высокой температурой, а затем производили оплодотворение. Два сперматозоида, проникшие в яйцеклетку с убитым ядром, сливались между собой, давая начало особям с исключительно отцовскими признаками (так как информация была внесена только ядрами сперматозоидов).

Ведущая роль ядра в жизни клетки и явлениях наследственности показана в опытах американских эмбриологов Р. Бриггса и Т. Кинга. Они пересадили клеточное ядро, взятое из клетки кишечника головастика, в икринку, из которой предварительно удалили ее собственное ядро. В результате такой трансплантации ядер из клеток дифференцированной ткани в женские половые клетки развивались нормальные головастики, а затем лягушки. Эти эксперименты еще раз показали, что в ядре любой клетки телазаложена вся программа его развития.  
Не цитоплазма икринки, а пересаженное в нее ядро несло программу и функции управления развитием будущей особи.

После доказательства роли ядра в передаче признаков была сформулирована ядерная теория. В дальнейшем была разработана хромосомная теория наследственности, доказывающая, что наследственные факторы локализованы в хромосомах.

Наряду с ядерной (хромосомной) наследственностью существует цитоплазматическая (нехромосомная) наследственность, обусловленная наличием генов у органоидов (митохондрий, хлоропластов и некоторых других), находящихся в цитоплазме клетки и способных независимо от клеточного ядра синтезировать необходимые им белки.

2.3. Хромосомы − материальная основа наследственности.  
Кариотип

В каждом организме есть материальные основы наследственности или генетические структуры. Материальными носителями наследственности являются ***хромосомы***.

Впервые хромосомы наблюдал в 1888 г. немецкий ученый В. Вальдейер (во время деления клетки в ней видны в световой микроскоп хорошо окрашивающиеся основными красителями небольшие тельца) и назвал их хромосомами (от греч. *chroma* – цвет и *soma* – тело).

Число хромосом в соматических клетках диплоидное (2n), в половых клетках – гаплоидное (n).

В диплоидном наборе хромосомы представлены парами. Любой хромосоме в нем, за исключением половых, соответствует точно такая же по размеру и форме хромосома. Такие соответствующие друг другу, или парные, хромосомы называют ***гомологичными***.

Каждый вид организмов характеризуется определенным и постоянным числом хромосом, содержащихся в соматических клетках − ***кариотипом***:

2n=14 у гороха посевного, ржи культурной, ячменя;

2n=16 у гречихи культурной;

2n=18 у свеклы, люцерны посевной;

2n=20 у кукурузы;

2n=22 у фасоли;

2n=28 у твердой пшеницы;

2n=30 у льна-долгунца;

2n=34 у подсолнечника;

2n=38 у сои культурной;

2n=42 у пшеницы мягкой, овса посевного;

2n=48 у картофеля культурного, табака настоящего;

2n=52 у люпина желтого, хлопчатника;

2n=102 у земляной груши (топинамбура).

Число хромосом не зависит от величины организма и уровня его организации:

2n=8 у плодовой мухи дрозофилы;

2n=26 у лягушки;

2n=36 у дождевого червя;

2n=46 у человека;

2n=48 у шимпанзе, таракана;

2n=60 у кошки, крупного рогатого скота;

2n=66 у лошади, осла;

2n=78 у домашней собаки;

2n=104 у сазана речного;

2n=500 у папоротника;

2n=1600 у радиолярии.

В хромосомах линейным порядком расположены гены. В гомологичных хромосомах каждый ген представлен дважды – по одному в каждой хромосоме в одном и том же участке (локусе) хромосомы.

***Ген*** – это участок молекулы ДНК, содержащий информацию о строении РНК или полипептида.

*Классификация генов*.

1. Гены бывают *ядерные* и *цитоплазматические* (плазмогены), которые, в свою очередь, делятся на митохондриальные и пластидные.
2. Гены бывают *аллельные* и *неаллельные.*

Аллельные гены расположены в одинаковых (гомологичных) хромосомах. Неаллельные гены расположены в разных (негомологичных) хромосомах или в гомологичных хромосомах, но занимающих различное местоположение.

3. Гены могут быть *доминантные* и *рецессивные*.

Доминантные гены (А) проявляются у гибридов в первом поколении, рецессивные гены (а) находятся в скрытом состоянии в F1.

4. Гены могут быть в *гомозиготном состоянии*, когда в аллельной паре находятся гены в доминантном (АА) или рецессивном (аа) состоянии; в *гетерозиготном состоянии*, когда в аллельной паре находятся разные аллели гена (Аа).

*Свойства и особенности гена*:

* входит в непрерывную линейную структуру хромосом;
* действует в системе целостного генотипа;
* оказывает влияние на развитие признаков;
* непрерывно действует на протяжении всей жизни;
* может изменяться (мутировать).

2.4. Типы деления соматических и половых клеток

Деление клетки может происходить тремя основными способами:

* митозом;
* амитозом;
* мейозом.

В 1874 г. профессор ботаники Московского университета И. Д. Чис-  
тяков опубликовал работу о сложном, «непрямом», делении клеточного ядра у растений. В 1875 г. это же явление было описано немецким ботаником Э. Страсбургером. В 1882 г. В. Флеминг предложил непрямое деление клетки называть митозом.

Митоз лежит в основе бесполого (вегетативного) размножения клетки.

***Митоз*** (от греч. *mitos* – нить), или непрямое деление клетки, представляет собой непрерывный процесс, в результате которого происходит сначала удвоение материальных основ наследственности (хромосом (генов)), а затем точное равномерное распределение между двумя дочерними клетками наследственной информации, закодированной в молекулах ДНК.

В результате размножения организмов на основе митоза получается относительно однородное потомство. В этом заключается биологическое значение митоза.

Деление клеточного ядра влечет за собой деление всей клетки. Этот процесс называется *цитокинезом*. В течении митоза ядро проходит четыре фазы: *профазу, метафазу, анафазу, телофазу*. Состояние клетки между двумя митозами называется *интерфазой*. Период от одного деления до другого и совокупность процессов, происходящих при этом, называется *митотическим циклом*.

Наряду с типичным течением митоза нередко наблюдаются ***атипические митозы***, возникновение которых обусловлено отклонениями в деятельности участников митоза. Так, если по каким-либо причинам клеточный центр не разделится надвое, то образуется однополюсное веретено деления. Такой митоз называют *однополюсным*, *униполярным* (от лат. *unus* − один) или *моноцентрическим* (от греч. *monos* − один). При этом варианте митоза хромосомы не расходятся к полюсам веретена, и деление клетки не завершается плазмотомией (цитокинезом).

Нередко встречаются *многополюсные митозы*, в процессе которых образуется несколько клеточных центров (до 5−6 и более). Это связано с делением клеточного центра (центросомы) не на две, как обычно, а на большее число центриолей. По числу полюсов различают многополюсные, или мультиполярные (от лат. *multum* − много), или полицентрические (от греч. *poly* − много), а митозы называют три-, квадри-, гексаполярными и т. д. Чаще всего многополюсный митоз не завершается плазмотомией, вследствие чего образуются многоядерные гигантские клетки. Если же наступает цитотомия, то дочерние клетки содержат неравноценный генетический материал.

Наряду с митозом существует и другой вид деления соматических клеток, так называемое прямое их деление, или ***амитоз*** (от греч. *a*– без и *mitos* – нить), когда ядро клетки делится пополам простой перетяжкой.

Путем амитоза делятся клетки простейших организмов, специализированные клетки (клетки печени у животных, клетки стенок завязи у растений, паренхимы клубней).

В период, предшествующий началу митоза, также происходит удвоение количества ДНК, но хромосомы и веретено деления под микроскопом в ядрах не обнаруживаются и распределение ядерного вещества между дочерними клетками и по количеству и в качественном отношении происходит неравномерно.

Как правило, амитоз встречается в полиплоидных, отживающих или патологически измененных клетках и ведет к образованию многоядерных клеток. В последние годы факт существования амитоза как способа нормальной репродукции клеток отрицается.

***Эндомитоз*** (от лат. эндо и митоз) − процесс удвоения числа хромосом в ядрах клеток многих протистов, растений и животных, за которым не следует деления ядра и самой клетки.

Отличительные особенности эндомитоза:

* не происходит разрушения ядерной оболочки и ядрышка;
* не происходит образование веретена деления;
* не реорганизуется цитоплазма;
* хромосомы проходят циклы спирализации и деспирализации.

Повторные эндомитозы приводят к возникновению полиплоидных ядер, отчего в клетке увеличивается содержание ДНК.

Также *эндомитозом* называют многократное удвоение молекул ДНК в хромосомах без увеличения числа самих хромосом, в результате образуются политенные хромосомы. При этом происходит значительное увеличение количества ДНК в ядрах.

При половом размножении новое потомство возникает в результатеслияния женских и мужских гамет. Половые клетки образуются в результате специального деления – ***мейоза*** (от греч. *meiosis* – уменьшение, редукция).

Мейотическое деление впервые было открыто в 1884 г. В 1885−  
1898 гг. то же явление было описано В. И. Беляевым, Э. Страсбурге-  
ром (1888), В. Флемингом (1889).

Мейоз состоит из двух последовательных делений. Первое деление, в результате которого образуются ядра с гаплоидным набором хромосом, называется *редукционным*, второе деление называется *эквационным* и протекает по типу митоза.

В мейозе совершаются следующие процессы:

* редукция (уменьшение вдвое) числа хромосом в клетке;
* конъюгация гомологичных хромосом;
* кроссинговер;
* расхождение хромосом в дочерние клетки посредством сочетания различных хромосом из разных родительских пар.

Мейоз происходит в пыльниках цветковых почек и в материнской клетке мегаспор, находящихся в семяпочке. В процессе мейоза число хромосом в клетке становится гаплоидным. Диплоидное число хромосом восстанавливается в процессе оплодотворения при слиянии двух гаплоидных половых клеток – отцовской и материнской.

Генетическое значение мейоза сводится к следующим основным моментам:

1. Мейоз является механизмом, поддерживающим видовое постоянство числа хромосом.
2. Мейоз обеспечивает генетическую разнородность гамет благодаря случайной перекомбинации материнских и отцовских хромосом.
3. Мейоз вызывает образование хромосом нового генетического состава благодаря обмену участками гомологичных материнских и отцовских хромосом.

**3. Закономерности наследования генов  
в поколениях внутривидовых гибридов**

3.1. Исследования **Г.** Менделя.  
Метод гибридологического анализа

Грегор Мендель родился в Моравии в 1822 г. В 1843 г. он поступил в монастырь августинцев в Брюние (теперь г. Брно, Чехия). Позднее обучался в Венском университете, где изучал естественную историю и математику. Будучи в Вене, Г. Мендель заинтересовался процессом гибридизации растений, разными типами гибридного потомства и их статистическими соотношениями. Эти проблемы и явились предметом научных исследований Г. Менделя, которые он начал летом 1856 г.

Успехи, достигнутые Г. Менделем, частично обусловлены удачным выбором объекта для экспериментов – гороха огородного *(Pisum sativum*), у которого по сравнению с другими видами имелись следующие преимущества:

* наличие сортов, четко различающихся по ряду признаков;
* растения легко выращивать;
* репродуктивные органы полностью прикрыты лепестками, поэтому растение обычно самоопыляется, в связи с этим его сорта размножаются в чистоте;
* возможно искусственное скрещивание сортов и получение плодовитых гибридов.

Из 34 сортов гороха Г. Мендель отобрал 22 сорта, обладающих четко выраженными различиями по ряду признаков, и использовал их в своих опытах.

Г. Менделя интересовало наследование семи главных признаков:

* высота стебля (высокий – низкий);
* форма семян (гладкие – морщинистые);
* окраска семян (желтые – зеленые);
* форма плодов (плоские – выпуклые);
* окраска бобов (зеленые – желтые);
* расположение цветков (пазушные – верхушечные);
* окраска цветков (пурпурные − белые).

Условия при проведении научного исследования, обеспечившие Г. Менделю успех, следующие:

1. Проведение предварительных исследований для ознакомления с экспериментальным объектом.
2. Тщательное планирование всех экспериментов для сосредоточения внимания на одной переменной.
3. Строжайшее соблюдение всех методик для исключения возможности введения переменных, искажающих результаты.
4. Точная регистрация всех экспериментов и запись всех полученных результатов.
5. Получение достаточного количества данных для статистической достоверности.

Следует отметить, что в выборе экспериментального объекта Г. Менделю повезло в том, что в наследовании отобранных им признаков не было ряда более сложных особенностей, открытых позднее (неполное доминирование, зависимость более чем от одной пары генов, сцепление генов).

Главная заслуга Г. Менделя заключается в установлении закономерностей наследования признаков при помощи метода гибридологического анализа (1865).

***Гибридологическим*** называется метод изучения наследования признаков у гибридного потомства, полученного при внутривидовом скрещивании*.*

При проведении генетического анализа с использованием метода гибридологического анализа необходимо соблюдать следующие правила:

1. Формы, у которых требуется выяснить характер наследования признаков, обязательно скрещиваются между собой.
2. Скрещиваемые формы должны отличаться контрастными, альтернативными признаками и быть гомозиготными.
3. Скрещивание проводят один раз, а затем гибриды размножаются при самоопылении.
4. Гибридные растения и их потомство в ряду поколений изучаются индивидуально по каждой паре признаков.
5. В каждом поколении гибридов проводят количественный и качественный учет растений, имеющих изучаемый признак.
6. Обязателен статистический анализ результатов гибридизации при помощи метода хи-квадрат.

Пользуются общепринятыми символами и условными обозначениями:

× – скрещивание;

♀ – материнская особь;

♂ – отцовская особь;

Р – родительские особи, взятые для скрещивания (от лат. *parentis* – родители);

F – гибридное потомство (от лат. *filii* − дети).

Название материнской особи указывают на первом месте, отцовской – на втором.

Потомство, полученное от скрещивания родительских форм, имеющих альтернативные признаки, называют ***гибридами***, а совокупность гибридоводного поколения − ***гибридным поколением*** данной гибридной комбинации.

F1, F2 – цифрой, стоящей возле буквы F, обозначают поколение гибридов.

3.2. Моногибридное скрещивание и закон расщепления

***Моногибридное скрещивание*** – это скрещивание родительских особей, различающихся по одной паре альтернативных признаков.

Для своих первых экспериментов Г. Мендель выбирал растения двух сортов, четко различавшихся по какому-либо признаку, например по окраске цветков: цветки могут иметь пурпурную и белую окраску.

Гибридизацию Г. Мендель проводил следующим образом:

1. Удалял у ряда растений одного сорта пыльники до того, как могло произойти самоопыление (эти растения Г. Мендель называл женскими).
2. Пользуясь кисточкой, наносил на рыльца этих женских цветков пыльцу из пыльников растения другого сорта.
3. На искусственно опыленные цветки надевал маленькие колпачки-изоляторы, чтобы на их рыльца не могла попасть пыльца с других растений.

Г. Мендель проводил *реципрокные скрещивания* – переносил пыльцевые зерна как с пурпурных цветков на белые (♀ AA × ♂ aa), так и с белых на пурпурные (♀ aa × ♂ AA).

Во всех случаях из семян, собранных от полученных гибридов, вырастали растения с пурпурными цветками. Этот признак – «пурпурные цветки», наблюдаемый и у растений первого гибридного поколения, Г. Мендель назвал *доминантным.*

На цветки растений F1 Г. Мендель надел изоляторы (чтобы не допустить перекрестного опыления) и дал им возможность самоопылиться. Семена, собранные с растений F1, были пересчитаны и высажены следующей весной для получения второго гибридного поколения F2.

Во втором гибридном поколении у одних растений образовались пурпурные цветки, а у других – белые, т. е. признак «белые цветки», отсутствовавший в поколении F1, вновь появился в поколении F2. Г. Мендель сделал заключение, что этот признак присутствовал в поколении F1 в скрытом виде, но не смог проявиться, поэтому он назвал его *рецессивным*.

Из 929 растений, полученных Г. Менделем в F2, у 705 были пурпурные цветки, а у 224 – белые (рис. 2).

Г. Мендель провел ряд аналогичных опытов, используя всякий раз одну пару альтернативных признаков. Результаты экспериментальных скрещиваний по семи парам таких признаков приведены в табл. 1.  
Во всех случаях анализ результатов показал, что отношение доминантных признаков к рецессивным в поколении F2 составляло примерно 3:1.

Горох

Окраска цветков:

А – пурпурные;

а – белые.

пурпурные белые

P ♀ АА × ♂ аа

G

пурпурные

F1 ♀ Аа× ♂ Аа

G

пурп. пурп. пурп. бел.

F2 АА, Аа, Аа, аа

705 224

белые пурпурные

P ♀ аа × ♂ АА

G

пурпурные

F1 ♀ Аа× ♂ Аа

G

пурп. пурп. пурп. бел.

F2 АА, Аа, Аа, аа

705 224

Рис. 2. Реципрокные скрещивания гороха с пурпурной и белой  
окраской цветков

Таблица 1. **Результаты экспериментов Г. Менделя по наследованию семи пар  
альтернативных признаков**

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Признак | Родительские растения | | Поколение F2 | | Соотношение | |
| доминантный признак | рецессивный признак | с доминантным признаком | с рецессивным признаком |
| Высота стебля | Высокий | Низкий | 787 | 277 | 2,96 | 1,04 |
| Семена | Гладкие | Морщинистые | 5474 | 1850 | 2,99 | 1,01 |
| Окраска семян | Желтые | Зеленые | 6022 | 2001 | 3,00 | 1,00 |
| Форма плодов | Плоские | Выпуклые | 882 | 299 | 2,99 | 1,01 |
| Окраска плодов | Зеленые | Желтые | 428 | 152 | 2,95 | 1,05 |
| Положение цветков | Пазушные | Верхушечные | 651 | 207 | 3,03 | 0,97 |
| Окраска цветков | Красные | Белые | 705 | 224 | 3,04 | 0,96 |
| ИТОГО | | | 14949 | 5010 | 3,00 | 1,00 |

На основании этих результатов Г. Мендель сделал следующие выводы:

1. Поскольку исходные родительские сорта были константны, у сорта с пурпурными цветками должно быть два «пурпурных» фактора АА, а у сорта с белыми цветками – два «белых» фактора аа.
2. «Пурпурный» фактор А доминирует над «белым» фактором а, который рецессивен.
3. Растения F1 содержали по одному фактору, полученному от каждого из родительских растений через гаметы – Аа.
4. Эти факторы в F1 не сливаются, а сохраняют свою индивидуальность.

***Первый закон Менделя:*** у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков развивается только один, второй как бы исчезает, не проявляется.

Во всех случаях гибриды первого поколения являются единообразными по изучаемому признаку. Они гетерозиготны, содержат в генотипе доминантный и рецессивный аллели Аа, образуют два типа гамет А и а. Поэтому первый закон Менделя называют ***законом доминирования***, или ***законом единообразия гибридов первого поколения***.

1. Гибриды F2 получаются при самоопылении растений первого поколения. При этом равновероятно слияние при оплодотворении гамет с аллелями А и а и получение растений с пурпурными и белыми цветками. Таким образом, растения F2 имеют признаки обеих исходных родительских форм.

***Второй закон Менделя***: при самоопылении (или сестринском скрещивании) гибридов первого поколения в F2 проявляются признаки обеих родительских особей в определенных числовых соотношениях: ¾ доминантных и ¼ рецессивных (3:1). Среди ¾ особей второго поколения ¼ даст в F3 нерасщепляющееся потомство, а ¾ дадут расщепление в соотношении 3:1.

Второй закон Г. Менделя по предложению Г. Де-Фриза получил название ***закона расщепления***.

Понятия «генотип» и «фенотип» введены в генетику В. Иоганнсеном в 1909 г. ***Генотипом*** называется совокупность генов, локализованных в хромосомах данной особи, ***фенотипом*** – совокупность свойств и признаков данной особи.

В нашем примере генотип – совокупность аллелей АА, Аа, аа, а фенотип – признак белой и пурпурной окраски цветков.

При скрещивании двух чистых линий с различными признаками можно определить доминантность одного из них по расщеплению в F2:

* при *полном доминировании* в F2 получится два фенотипа в соотношении 3:1, где особей с доминантным признаком большинство;
* при *неполном доминировании* будет расщепление в соотношении 1:2:1, где большинство гетерозигот (наследование окраски цветка у львиного зева и ночной красавицы);
* при *кодоминировании* признаки у гибридов первого поколения проявляются одновременно, так как в равной мере передаются от материнской и отцовской форм (наследование групп крови у человека, различных типов запасных белков в зерновках пшеницы и ячменя, чалой масти у коров).

3.3. Возвратное и анализирующее скрещивание

Скрещивание гибрида с родительской формой, гомозиготной по соответствующей паре аллелей, называется ***возвратным скрещиванием***, или ***беккроссом****.*

Потомство, полученное при возвратном скрещивании, называют *поколением возвратного скрещивания* и обозначают Fв (рис. 3).

пурпурные пурпурные

F1 ♀ Аа × ♂ АА

G

пурпурные пурпурные

Fв АА Аа

Рис. 3. Возвратное  
скрещивание гибридов  
с доминантной родительской формой

Возвратное скрещивание гибрида F1 с родительской формой, гомозиготной по доминантному аллелю (АА), в Fв дает растения, имеющие генотипы АА и Аа, фенотипически не различимые.

Данный тип скрещиваний применяют в том случае, если необходимо усилить какой-либо признак или свойство.

Разновидностью возвратного скрещивания является ***анализирующее скрещивание***, т. е. скрещивание гибрида F1 с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю (аа). Гибридное потомство от анализирующего скрещивания обычно обозначают Fа (рис. 4).

пурпурные белые

F1 ♀ Аа × ♂ аа

G

пурпурные белые

Fа Аа аа

Рис. 4. Анализирующее  
скрещивание гибридов  
с рецессивной родительской формой

В Fа образуются растения, имеющие генотипы Аа и аа, т. е. наблюдается фенотипическое расщепление 1:1 (½ растений с доминантными признаками, ½ – с рецессивными). Расщепление по генотипу соответствует расщеплению по фенотипу.

Анализирующее скрещивание позволяет выявить генотипическую структуру гибрида, т. е. установить, является он гомозиготным или гетерозиготным по изучаемому признаку.

3.4. Дигибридное скрещивание  
и закон независимого наследования признаков

Скрещивания между особями, различающимися по двум парам альтернативных признаков, называют ***дигибридными***.

В одном из своих экспериментов Г. Мендель использовал растения гороха, различающиеся по форме и окраске семян. Он скрещивал между собой чистосортные растения с гладкими желтыми семенами и чистосортные растения с морщинистыми зелеными семенами. У всех растений F1 семена были гладкие и желтые, что полностью соответствует первому закону Менделя.

По результатам проведенных ранее моногибридных скрещиваний Г. Менделю было известно, что эти признаки доминантны; теперь его интересовали характер и соотношение семян разных типов в поколении F2, полученном от самоопыления растений F1. Всего он собрал от растений F2 556 семян (табл. 2).

Соотношение разных фенотипов составляло примерно 9:3:3:1.  
На основании этих результатов Г. Мендель сделал следующие выводы:

1. В поколении F2 появилось два новых сочетания признаков: морщинистые и желтые; гладкие и зеленые.
2. Для каждой пары признаков получилось соотношение 3:1, характерное для моногибридного скрещивания: 423 гладких и 133 морщинистых, 416 желтых и 140 зеленых.

Таблица 2. **Характер расщепления гибридов во втором поколении**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Поколение F2 (фенотипы) | Количество семян, шт. | Соотношение |
| Гладкие желтые | 315 | 9,06 |
| Морщинистые желтые | 101 | 2,91 |
| Гладкие зеленые | 108 | 3,11 |
| Морщинистые зеленые | 32 | 0,92 |
| Итого… | 556 | 16 |

Эти результаты позволили Г. Менделю утверждать, что две пары признаков, наследственные задатки которых объединились в поколении F1, в последующих поколениях разделяются и ведут себя независимо одна от другой, давая все возможные сочетания (рис. 5, табл. 3).

Горох

Окраска семян;

Форма семян:

A – желтые;

a – зеленые;

B – гладкие;

B – морщинистые.

желт. глад. зел. морщ.

P ♀ AABB × ♂ aabb

G

желт. глад.

F1 AaBb × ♂ AaBb

G

Рис. 5. Наследование окраски  
и формы семян у гороха

Таблица 3. **Распределение гибридов F2 при дигибридном скрещивании**

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Формула генотипа | Фенотипи- ческий класс | Генотипи- ческий класс | Гаметы | Частота встречаемости генотипов |
| A\_B\_ | Желтые гладкие | AABB  AABb  AaBB  AaBb |  | 1  2  9  2  4 |
| A\_bb | Желтые морщинистые | AAbb  Aabb |  | 1  3  2 |
| aaB\_ | Зеленые гладкие | aaBB  aaBb |  | 1  3  2 |
| aabb | Зеленые морщинистые | aabb |  | 1 1 |

***Третий закон Менделя – закон независимого наследования (комбинирования) признаков* −** каждый признак из одной пары признаков может сочетаться с любым признаком из другой пары, образуя все возможные сочетания фенотипов.

В основе этого закона независимого наследования признаков лежит случайное расхождение хромосом в дочерние клетки в анафазе I мейоза.

Явление независимого наследования признаков имеет важное значение для селекции, так как в процессе гибридизации можно получать гибриды, наиболее полно сочетающие хозяйственно ценные признаки исходных родительских сортов.

Краткое изложение сути гипотез Г. Менделя заключается в следующем:

1. Каждый признак данного организма контролируется парой аллелей.
2. Если организм содержит два различных аллеля для данного признака, то один из них (доминантный) может проявляться, полностью подавляя проявление другого (рецессивного).
3. При мейозе каждая пара аллелей разделяется, и каждая гамета получает по одному из каждой пары аллелей.
4. При образовании мужских и женских гамет в каждую из них может попасть любой аллель из одной пары вместе с любым другим из другой пары.
5. Каждый аллель передается из поколения в поколение как дискретная неизменяющаяся единица.
6. Каждый организм наследует по одному аллелю (для каждого признака) от каждой из родительских особей.

4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ  
ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

**4.1. Аллельное и неаллельное взаимодействие генов**

Известны следующие типы взаимодействия генов:

* аллельное;
* неаллельное.

*Аллельное взаимодействие генов* – это взаимодействие генов, находящихся в одной аллельной паре в одной хромосоме.

Различают следующие типы аллельного взаимодействия генов:

* полное доминирование;
* неполное доминирование;
* кодоминирование;
* плейотропия.

*Полное доминирование* − такая форма взаимодействия между аллелями одного гена, при которой доминантный ген у гетерозиготного организма подавляет проявление рецессивного гена.

*Неполное доминирование* − это форма взаимодействия, при которой у гетерозиготного организма доминантный ген не полностью подавляет рецессивный ген, вследствие чего проявляется промежуточный признак (розовая окраска цветков у ночной красавицы, львиного зева, розовая окраска ягод у земляники).

При *кодоминировании* у гибридов F1 одновременно проявляются признаки обоих родительских компонентов (наследование групп крови у человека в системе АВО, чалая масть у коров).

*Плейотропия* − явление, при котором один ген детерминирует развитие и фенотипическое проявление нескольких признаков. Например, у растений гороха ген А контролирует развитие трех признаков: темной окраски кожуры семян, пурпурной окраски цветков и антоцианового пятна у основания прилистников. При этом весь комплекс признаков, детерминируемых одним геном плейотропного действия, наследуется, как при обычном моногибридном скрещивании.

*Неаллельное взаимодействие генов* – это взаимодействие генов, находящихся в разных аллельных парах негомологичных хромосом.

Взаимодействие неаллельных генов проявляется в следующих основных формах:

* комплементарность (комплементарное взаимодействие генов);
* эпистаз (эпистатическое взаимодействие генов);
* полимерия (полимерное взаимодействие генов).

Каждая из этих форм приводит к характерным изменениям известных числовых соотношений при расщеплении в дигибридных скрещиваниях.

**4.2. Комплементарное взаимодействие генов**

***Комплементарными*** называются неаллельные гены, которые раздельно не проявляют своего действия, а при совместном сочетании в генотипе в гомозиготном или гетерозиготном состоянии обусловливают развитие нового признака.

При этом признак развивается в результате взаимодействия двух ферментов, которые образуются под контролем двух неаллельных генов.

Явление комплементарного взаимодействия генов очень широко распространено в природе и часто наблюдается в селекционной практике. При этом в F2 может быть следующее расщепление гибридов по данному признаку:

* 9:7;
* 9:3:4;
* 9:3:3:1;
* 9:6:1 в зависимости от того, имеет ли комплементарный ген собственное фенотипическое проявление.

*Расщепление в F2 в соотношении 9:7* может быть в том случае, если комплементарный ген не имеет собственного фенотипического проявления.

Впервые это явление было открыто У. Бэтсоном и Р. Пеннетом (1906) при изучении наследования окраски цветков у горошка душистого. При скрещивании двух гомозиготных сортов, имеющих белую окраску цветков, в F1 все растения имели пурпурную окраску цветков, а в F2 наблюдалось расщепление в соотношении 9/16 растений с пурпурными цветками и 7/16 с белыми (рис. 6).

Горошек душистый

Окраска цветков:

A\_B\_ – пурпурная;

А – белая;

В – белая.

белая белая

P ♀ AAbb × ♂ aaBB

пурпурная

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | пурпурная | 9/16 |
| A\_bb | белая | 3/16  7/16 |
| aaB\_ | белая | 3/16 |
| aabb | белая | 1/16 |

Рис. 6. Наследование окраски цветков  
у горошка душистогопри комплементарном  
взаимодействии двух пар генов

Такой характер расщепления может быть только в том случае, если пурпурная окраска цветков детерминируется двумя комплементарными доминантными генами (А\_В\_). Характер проявления данного признака – белая или пурпурная окраска − контролируется различным сочетанием доминантных и рецессивных аллелей данных генов.

*Расщепление 9:3:4* наблюдается в том случае, если доминантный ген, обусловливающий признак, проявляет себя по-разному в присутствии доминантного и рецессивного аллеля комплементарного гена (рис. 7).

Например, у ржи при скрещивании гомозиготных белозерных растений с желтозерными гибриды F1 имеют зеленую окраску зерновок, а в F2 наблюдается расщепление в соотношении 9 зеленых : 3 жел  
тых : 4 белых. В этом случае зеленая окраска зерновок детерминируется сочетанием доминантных аллелей А\_В\_: желтая – одним доминантным аллелем А\_, а белозерные растения имеют генотипы ааВ\_ и aabb, что свидетельствует о том, что доминантный аллель В не имеет собственного фенотипического проявления.

Озимая рожь

Окраска зерновки:

A\_B\_ – зеленая;

A – желтая;

аа – белая;

B, bb – не влияют на окраску.

белая желтая

P ♀ aaBB × ♂ AAbb

зеленая

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | зеленая | 9/16 |
| A\_bb | желтая | 3/16 |
| aaB\_ | белая | 3/16  4/16 |
| aabb | белая | 1/16 |

Рис. 7. Наследование окраски зерновки  
у озимой ржи при комплементарном  
взаимодействии двух пар генов

*Расщепление 9:3:3:1* может быть, если каждый из комплементарных генов имеет собственное фенотипическое проявление (рис. 8).

Так, у томата при скрещивании растений, имеющих желтую окраску плодов (генотип rrТТ), с сортом, имеющим оранжевую окраску плодов (генотип RRtt), гибриды F1 имеют красную окраску плодов. В F2 наблюдается расщепление растений в соотношении 9/16 красноплодных (R\_T\_); 3/16 оранжевоплодных (R\_tt); 3/16 желтоплодных (rrТ\_) и 1/16 с желто-оранжевыми плодами (rrtt).

Томаты

Окраска плодов:

R\_T\_ – красная;

R – оранжевая;

T – желтая;

rrtt – желто-оранжевая.

желтая оранжевая

P ♀ rrTT × ♂ RRtt

красная

F1 RrTt

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | красная | 9/16 |
| A\_bb | оранжевая | 3/16 |
| aaB\_ | желтая | 3/16 |
| aabb | желто-оранжевая | 1/16 |

Рис. 8. Наследование окраски плода  
у томатов при комплементарном  
взаимодействии двух пар генов

*Расщепление 9:6:1* наблюдается в том случае, если комплементарные гены каждый в отдельности обусловливают одинаковое проявление признака, а при совместном сочетании в генотипе в доминантном и рецессивном состоянии детерминируют новое его фенотипическое проявление (рис. 9).

Тыква

Форма плодов:

A\_B\_ – дисковидная;

A – сферическая;

B – сферическая;

ааbb – удлиненная.

сферическая сферическая

P ♀ aaBB × ♂ AAbb

дисковидная

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | дисковидная | 9/16 |
| A\_bb | сферическая | 3/16  6/16 |
| aaB\_ | сферическая | 3/16 |
| aabb | удлиненная | 1/16 |

Рис. 9. Наследование формы плода у тыквы  
при комплементарном взаимодействии  
двух пар генов

По такому типу комплементарного взаимодействия генов наследуется форма плодов у тыквы. Растения могут иметь сферическую, дисковидную и удлиненную форму плодов. При скрещивании двух гомозиготных сортов, имеющих сферическую форму плодов, в F1 получают растения с дисковидными плодами, а в F2 наблюдается расщепление: 9/16 растений (генотип А\_В\_) формируют плоды дисковидной формы, 6/16 растений (генотип А\_bb и ааВ\_) – сферической, а 1/16 растений (генотип aabb) – удлиненной формы.

В ряде случаев при соединении дополнительных генов, разобщенных в процессе селекции, возникают признаки, свойственные диким формам (красная окраска цветков у гороха, дисковидная форма плодов у тыквы, серая окраска шерсти у мышей, красная окраска глаз у дрозофилы), т. е. происходит *реверсия* (возврат к признакам диких форм).

4.3. Эпистатическое взаимодействие генов

***Эпистаз*** – взаимодействие неаллельных генов, при котором один из них подавляет (ингибирует) фенотипическое проявление другого.

Различают следующие типы эпистаза:

* доминантный (А > В, bb), когда доминантный ген одной аллельной пары не допускает фенотипического проявления генов другой аллельной пары;
* рецессивный (аа > В, bb), или криптомерия, когда пара рецессивных генов одной аллельной пары не допускает проявления генов другой аллельной пары.

Ген, подавляющий действие другого неаллельного гена и не имеющий собственного фенотипического проявления, называется ***супрессором***, или ***ингибитором***, и обозначается буквами S или I.

Ингибирующее действие может также оказывать доминантный ген неаллельной пары, имеющий собственное фенотипическое проявление. В этом случае ген, подавляющий действие другого гена, называется *эпистатичным*, а подавляемый – *гипостатичным*.

Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру противоположно комплементарному взаимодействию. При эпистазе фермент, образующийся под контролем одного гена, полностью подавляет или нейтрализует действие фермента, контролируемого другим геном.

При доминантном эпистазе расщепление в F2 может идти в соотношении:

* 13:3;
* 12:3:1.

Если эпистатический ген имеет фенотипическое проявление, то *расщепление в F2* будет соответствовать *соотношению 12:3:1*.

Например, у тыквы окраска плодов зависит от эпистатического взаимодействия генов А и В. Ген А обусловливает проявление желтой окраски, а – зеленой, В – белой, причем ген В является эпистатичным по отношению к А и а, а аллель b влияния на проявление окраски не оказывает (рис. 10).

Тыква

Окраска плодов:

A – желтая;

а – зеленая;

B > А, аа – белая;

b – не влияет на проявление окраски.

белая зеленая

P ♀ AABB × ♂ aabb

белая

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | белая | 9/16  12/16 |
| A\_bb | желтая | 3/16 |
| aaB\_ | белая | 3/16 |
| aabb | зеленая | 1/16 |

Рис. 10. Наследование окраски плода у тыквы  
при эпистатическом взаимодействии генов

При скрещивании растения, имеющего белые плоды и генотип ААВВ, с растением, имеющим зеленые плоды и генотип aabb, в F1 все растения будут иметь белые плоды, а в F2 будет наблюдаться расщепление на три фенотипических класса (белые, желтые, зеленые) в соотношении 12:3:1.

Если гипостатичный ген имеет тот же фенотипический эффект, что и доминантный эпистатичный ген, то *в F2 расщепление* гибридов будет в *соотношении 13:3* (рис. 11).

Так, у кукурузы зерновка может быть пурпурной и белой, причем развитие пигмента, обусловливающего пурпурную окраску, может подавляться эпистатичным геном В, обусловливающим белую окраску. В этом случае все растения, имеющие генотипы А\_В\_, ааВ\_ и aabb, будут иметь зерновки белого цвета. Пурпурная окраска зерновки может быть только у растений с генотипом A\_bb.

Кукуруза

Окраска зерновки:

A – пурпурная;

а – белая;

B > А – белая;

b – не влияет на проявление окраски.

белая белая

P ♀ AABB × ♂ aabb

белая

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | белая | 9/16 |
| A\_bb | пурпурная | 3/16 |
| aaB\_ | белая | 3/16 |
| aabb | белая | 1/16 |

Рис. 11. Наследование окраски зерновки  
у кукурузы при эпистатическом  
взаимодействии генов

Если ген-супрессор рецессивный, то возникает ***рецессивный эпистаз***, или ***криптомерия***, когда развитие признака подавляется рецессивным аллелем эпистатичного гена.

Рецессивный эпистаз может быть:

* одинарным;
* двойным.

При одинарном рецессивном эпистазе рецессивный аллель одного гена подавляет действие другого (аа > В), при двойном – рецессивный аллель каждого гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного аллели другого (аа > В, bb > А).

При рецессивном эпистазе отдельные гены не проявляют своего действия фенотипически, если не взаимодействуют с другими неаллельными им генами. Для фенотипического проявления признака необходимо наличие в генотипе гена-проявителя. В этом случае расщепление в F2 соответствует:

* 9:7;
* 9:3:4.

Такое же расщепление характерно и для комплементарного взаимодействия некоторых генов. Определить характер наследования признаков в случае рецессивного эпистаза можно, только сочетая гибридологический анализ с изучением биохимии и физиологии развития данного признака.

Так, у льна В − ген, определяющий голубую окраску цветков, b− розовую. Однако для проявления окраски необходимо наличие в генотипе доминантного гена (проявителя) А. Его отсутствие в генотипе определяет белую окраску цветков (рис. 12).

Лен

Окраска цветков:

A – ген-проявитель окраски;

а – ген-подавитель окраски;

B – голубая;

b – розовая.

голубые белые

P ♀ AABB × ♂ aabb

голубая

F1 AaBb

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| A\_B\_ | голубая | 9/16 |
| A\_bb | розовая | 3/16 |
| aaB\_ | белая | 3/16  4/16 |
| aabb | белая | 1/16 |

Рис. 12. Наследование окраски цветков  
у льна при взаимодействии генов по типу  
рецессивного эпистаза (криптомерии)

* 1. **Полимерное взаимодействие генов**

***Полимерным взаимодействием генов (полимерией)*** называется однозначное влияние двух, трех или более неаллельных генов на развитие одного и того же признака.

Такие гены называются полимерными, или множественными, и обозначаются одинаковыми буквами с соответствующими индексами А1А1А2А2А3А3 или а1а1а2а2а3а3 и т. д.

Полимерные гены полигенно контролируют практически все хозяйственно ценные свойства и признаки культурных растений: высоту растений, продолжительность вегетационного периода, массу 1000 зерен, число зерен, масличность и содержание белка в семянках подсолнечника, длину волокна у льна, содержание сахара у сахарной свеклы.

Полимерные гены могут иметь:

* кумулятивный (аддитивный, суммирующий);
* некумулятивный эффект.

В случае ***некумулятивной полимерии*** развитие признака обусловливается наличием в генотипе любого числа соответствующих доминантных аллелей полимерных генов.

Примером некумулятивной полимерии может служить наследование формы плода (стручка) у растений пастушьей сумки (рис. 13).

Пастушья сумка

Форма плодов:

А – треугольная;

а1а1а2а2 – овальная.

треугольная овальная

Р ♀ А1А1А2А2 × ♂ а1а1а2а2

G

треугольная

F1 ♀ A1a1A2a2 × ♂ A1a1A2a2

G

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| 4А | 1 | треугольная |
| 3А+1а | 4 | треугольная  15/16 |
| 2А+2а | 6 | треугольная |
| 1А+3а | 4 | треугольная |
| 4а | 1 | овальная |

Рис. 13. Наследование формы плода у растений  
пастушьей сумки, обусловленное взаимодействием  
двух пар некумулятивных полимерных генов

При этом достаточно одного доминантного аллеля полимерных генов для фенотипического проявления признака. Расщепление гибридов в F2 будет соответствовать 15:1, 63:1, 255:1 и т. д. в зависимости от числа пар полимерных генов.

***Кумулятивной (суммирующей) полимерией*** называется такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей соответствующих генов, содержащихся в генотипе данной особи.

Примером наследования признаков, обусловленных кумулятивными полимерными генами, может служить наследование длины початка у растений кукурузы (рис. 14) и окраски зерновки у пшеницы (рис. 15).

Кукуруза

Длина початка:

1А – 5 см;

1а – 2 см.

14 см 14 см

Р ♀ А1А1а2а2 × ♂ а1а1А2А2

14 см

F1 ♀ A1a1A2a2

F2

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| 4А | 1 | 20 см |
| 3А+1а | 4 | 17 см |
| 2А+2а | 6 | 14 см |
| 1А+3а | 4 | 11 см |
| 4а | 1 | 8 см |

Рис. 14. Наследование длины початка  
у кукурузы, обусловленное  
взаимодействием двух пар  
неаллельных полимерных генов

При кумулятивной полимерии у гибридов F2 наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака (в нашем примере − растения с длиной початка от 8 до 20 см).

При кумулятивной полимерии наблюдается ***трансгрес****сия* – выщепление в F2потомков с более сильным или более слабым выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов F1.

Появление растений с более ценным выражением признака называется *положительной*, с менее ценным – *отрицательной трансгрессией*. Например, при скрещивании растений пшеницы, имеющих среднюю и выше средней плотность колоса, в F2 может быть выщепление растений с более плотным и с более рыхлым колосом, чем это было у исходных родительских сортов.

Явление полимерии было открыто в 1908 г. Нильсоном-Эле, который изучал наследование окраски зерновки у пшеницы. Он установил, что у пшеницы окраска зерновки может быть обусловлена взаимодействием двух или трех пар кумулятивных (аддитивных) полимерных генов. При скрещивании между собой гомозиготных сортов со светло-красными зерновками, обусловленными двумя парами или одной парой полимерных доминантных генов, в F2 можно наблюдать трансгрессивное проявление признака (рис. 15).

Пшеница

Окраска зерновки:

2А+2а – светло-красная.

светло-красная светло-красная

Р ♀ А1А1а2а2 × ♂ а1а1А2А2

светло-красная

F1 ♀ A1a1A2a2

F2

положетельная трансгрессия

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| 4А | 1 | темно-красная − |
| 3А+1а | 4 | красная |
| 2А+2а | 6 | светло-красная |
| 1А+3а | 4 | бледно-красная  отрицательная трансгрессия |
| 4а | 1 | белая − |

Рис. 15. Наследование окраски зерновки  
у пшеницы, обусловленное взаимодействием  
двух пар кумулятивных генов

Так, скрещивание А1А1А2А2а3а3 × а1а1а2а2А3А3 в F1 дает тригетерозиготу А1а1А2а2А3а3, а в F2 возникает ряд форм в пределах от А1А1А2А2А3А3 до а1а1а2а2а3а3. Расщепление в F2 при этом будет идти в соотношении 1:6:15:20:15:6:1, т. е. имеет размах изменчивости выше, чем у обеих родительских форм.

Сущность явления трансгрессии состоит в усилении или ослаблении какого-либо признака у гибридов F2 по сравнению с родительскими формами. При этом усиление признака может быть получено при скрещивании родительских форм с одинаковым по выраженности признаком. В результате в F2 появляются устойчивые (константные) формы с более сильным выражением соответствующего признака, чем это было у обеих родительских форм. Это происходит, когда одна или обе родительские формы не обладают крайней степенью выражения какого-либо признака, который может дать данная генетическая система, и, следовательно, в разных локусах хромосом они имеют доминантные и рецессивные аллели.

**5. Особенности наследования признаков  
при отдалЕнной гибридизации**

5.1. Понятие об отдаленной гибридизации

***Отдаленная гибридизация*** – это скрещивание форм, относящихся к разным видам или родам.

Отдаленная гибридизация может быть:

* межвидовая;
* межродовая.

Первый отдаленный гибрид получил И. Кельрейтер в 1760 г. от скрещивания двух видов табака.

К межвидовым относятся гибриды из следующих комбинаций: мягкая пшеница × твердая пшеница, подсолнечник × топинамбур, овес посевной × овес византийский, культурный картофель × дикие виды картофеля; к межродовым − пшеница × рожь, пшеница × пырей, ячмень × элимус, пшеница × эгилопс.

По способу получения отдаленные гибриды могут быть спонтанными или полученными в эксперименте.

В результате перекомбинации генов при отдаленной гибридизации появляются формы с такими признаками и свойствами, получение которых невозможно при внутривидовой гибридизации.

Особенности отдаленных гибридов:

* повышенная мощность развития;
* гигантский рост;
* крупность плодов и семян;
* зимостойкость;
* засухоустойчивость;
* устойчивость к болезням.

Например, наибольший интерес для скрещивания с пшеницей представляет пырей сизый, который обладает высокой зимостойкостью (хорошо зимует при температуре −40...−45 °С и полном отсутствии снега), высокой устойчивостью к грибным болезням, высоким содержанием белка в зерне (20–22 %), большой продуктивной кустистостью и многоцветковостью (до 13 цветков в колоске), хорошей озерненностью колосьев (до 5000 зерен на одно растение) и другими признаками.

Внутривидовые скрещивания у культурного картофеля успешно используют для выведения урожайных, раннеспелых и устойчивых к обычной расе картофельного рака сортов. Но для создания устойчивых к фитофторе, агрессивным расам рака, вирусным заболеваниям и вредителям – картофельной нематоде и колорадскому жуку необходимо вовлечение в скрещивания диких видов рода *Solanum*, таких как *S. demissum*, *S. andigenum*, *S. acaule*.

Для повышения содержания белка у пшеницы мягкой ее скрещивают с пшеницей твердой.

Пшеница Тимофеева обладает комплексным иммунитетом почти ко всем заболеваниям пшеницы и не поражается шведской мухой. Поэтому ее используют в гибридизации с *Т. aestivum* и *Т. durum*.

Г. Д. Карпеченко предложил классифицировать отдаленные скрещивания по группам:

1. Конгруентные (от лат. *congruentis* – соответствовать, совпадать).
2. Инконгруентные.

Конгруентными он назвал скрещивания близких видов, в которых родительские формы имеют «соответственные» наборы хромосом, способные комбинироваться у гибридов без понижения жизнеспособности и фертильности. В качестве конгруентных можно привести скрещивания двух видов овса: *Avena sativa* (2n=42) и *Avena byzantina* (2n=42) или двух видов пшеницы: *Triticum durum* (2n=28) и *T. dicoccum* (2n=28).

К инконгруентному Г. Д. Карпеченко отнес такие скрещивания, когда родительские формы имеют «несоответственные» наборы хромосом или разное их число, либо когда их различия связаны с цитоплазмой. Результатом указанных явлений бывает неправильный мейоз, полная или частичная стерильность, ненормальное развитие гибридов F1, а также большей части гибридов старших поколений.

5.2. Нескрещиваемость видов и бесплодие гибридов  
при отдаленной гибридизации. Причины и методы преодоления

Причины нескрещиваемости видов при отдаленной гибридизации заключаются в существовании генетической несовместимости и различных видов изоляции:

1. Генетическая несовместимость − связана с наличием генов несовместимости, несовместимостью пыльцевых трубок и тканей пестика у растений.
2. Физиологическая изоляция – связана с выработкой веществ, губительных для пыльцы других видов.
3. Морфологическая изоляция – связана с особенностями строения генеративных органов – гетеростилии (разностолбчатость), наличием избирательности опыления.
4. Экологическая изоляция − связана с несовпадением сроков цветения.
5. Географическая изоляция видов – связана с разобщенностью их ареалов.

Методы преодоления нескрещиваемости приведены ниже:

* современный метод;
* полиплоидизация родительских форм;
* метод Полякова;
* хирургический метод;
* метод слияния протопластов;
* мичуринские методы.

*Современный метод* предусматривает предварительное воздействие мутагенных факторов на родительские формы. Этот прием применяется для преодоления экспрессии генов несовместимости. Метод используется при скрещивании пшеницы с рожью.

Предварительная *полиплоидизация родительских форм* или чаще всего материнской формы способствует получению нередуцированных гамет. Метод используется при скрещивании пшеницы с рожью.

*Метод Полякова*. Одинаковые гены несовместимости блокируют рост пыльцевой трубки. Зрелое, слегка проросшее пыльцевое зерно, минуя ткани пестика, вносится микропипеткой в зародышевый мешок. Этот метод очень широко используется на табаке.

*Метод хирургического вмешательства* (укорачивание пестика (столбика) у материнских цветков) применялся Н. В. Цициным при получении пшенично-пырейных гибридов.

*Метод слияния протопластов* предполагает соединение протопластов разных видов и соматическую их гибридизацию. Протопласт – это содержимое клетки без оболочки. Метод используется для получения гибридов между различными видами томатов. Образуются гибридные клетки (каллус), из которых начинается процесс органогенеза на питательных средах.

Мичуринские методы включают:

* метод смеси пыльцы;
* метод предварительного вегетативного сближения;
* метод посредника.

*Метод смеси пыльцы.* Для того чтобы скрестить растения А и B, добавляют пыльцу растений C, D, E. Скрещиваемость увеличивается, так как выделения разнообразной пыльцы, наносимой на рыльца цветков материнского растения, усиливают ферментативные процессы, что способствует прорастанию пыльцы. Таким методом были получены гибриды между яблоней и грушей, вишней и черемухой, айвой и грушей, абрикосом и сливой.

*Метод предварительного вегетативного сближения* заключается в прививке растений разных видов, которые обычным путем не скрещиваются. Используя этот метод, черенки молодых сеянцев прививают в крону взрослого дерева (например, рябины на грушу, яблони на грушу). В таких черенках через несколько лет их совместного произрастания на привитом растении происходят определенные биохимические изменения, позволяющие затем провести удачное скрещивание. Этот метод иногда применяется для преодоления нескрещиваемости и при отдаленной гибридизации полевых культур (пшеница мягкая × элимус, пшеница × рожь).

*Метод посредника* используют в том случае, если два нужных вида не скрещиваются между собой, но их можно вовлечь в гибридизацию путем ступенчатого скрещивания. Для этого находят третий вид, который первоначально скрещивают с одним видом, а затем полученный межвидовой гибрид скрещивают со вторым видом. Этот метод Мичурин применил при гибридизации культурного южного персика с диким миндалем-бобовником. Метод посредника применяется при отдаленной гибридизации картофеля (*S. bulbocastanum* × *S. acaule*) × *S. tuberosum*.

Вегетативные органы у отдаленных гибридов первого поколения обычно хорошо развиты, иногда они даже отличаются повышенной мощностью, а развитие и функционирование генеративных органов сопровождаются нарушениями. Они бывают бесплодными или имеют очень низкую плодовитость.

Чем дальше отстоят друг от друга в систематическом и генетическом отношении скрещиваемые виды и роды, тем более выражено бесплодие гибридов между ними.

Непосредственными причинами бесплодия отдаленных гибридов являются:

1. Недоразвитие генеративных органов.
2. Нарушения мейоза, приводящие к образованию в различной степени нежизнеспособной пыльцы и аномальных яйцеклеток.

Причинами стерильности отдаленных гибридов, связанными с нарушениями микро- и макроспорогенеза, являются:

* разное число хромосом у скрещиваемых видов, приводящее к образованию унивалентов (в результате образуются нежизнеспособные гаметы);
* отсутствие или нарушение конъюгации хромосом у гибридов F1 при равном их числе у скрещиваемых видов вследствие больших структурных различий хромосом;
* несовместимость хромосом одного вида с цитоплазмой другого вида (хромосомы одного вида в цитоплазме другого из-за биохимического несоответствия могут утрачивать способность к нормальной репликации, вследствие чего подавляется митоз);
* неспособность к взаимозаменяемости отдельных хромосом у гибридов скрещиваемых видов (конъюгация хромосом может происходить нормально с полным образованием бивалентов, но гибриды F1 бывают низкоплодовитыми, а в F2 наряду с нормальными образуется много маложизнеспособных и уродливых растений).

Для преодоления стерильности гибридов F1 применяют следующие методы:

* опыление пыльцой одной из родительских форм;
* удвоение числа хромосом;
* эмбриокультура, или метод зародышей.

*Опыление пыльцой одной из родительских форм* используют в гибридизации пшеницы с рожью, пшеницы с пыреем, пшеницы мягкой с твердой. Недостаток этого метода – возврат в последующих гибридных поколениях к признакам и свойствам той родительской формы, пыльцой которого производилось повторное опыление.

Например, при беккроссировании F1 пшенично-ржаных гибридов пшеницей восстанавливается их плодовитость. Но степень гибридности с каждым возвратным скрещиванием уменьшается, в последующих поколениях идет расщепление, в результате которого полностью восстанавливаются видовые свойства пшеницы и исчезают морфологические, а также почти все хозяйственно-биологические признаки ржи.

*Удвоение числа хромосом* используют для получения амфидиплоидов со сбалансированным числом хромосом. Этот метод дает возможность устранять стерильность, вызываемую различными нарушениями мейоза, но не может устранить тех глубоких аномалий, которые вызываются недоразвитием генеративных органов.

*Эмбриокультура*, или *метод зародышей*, используется в том случае, если гибридный зародыш F1 собственного эндосперма не развивает. Тогда его извлекают, выращивают на искусственных средах, затем колхицинируют и получают амфидиплоид.

5.3. Характер наследования признаков  
и особенности формообразования у отдаленных гибридов

При скрещивании двух культурных видов у отдаленных гибридов F1 имеет место *промежуточный тип наследования*. При скрещивании культурных видов с дикими, как правило, *доминируют признаки диких*, так как дикий вид прошел длительный период эволюции с накоплением большого количества доминантных генов.

Например, у гибридов F1 от скрещивания подсолнечника с топинамбуром проявляется полный иммунитет к заболеваниям, около 96 % их оказываются многолетними формами.

У пшенично-пырейных гибридов F1 доминируют признаки пырея: многолетний образ жизни, высокая морозостойкость, устойчивость к грибным болезням, длинный рыхлый колос, прочная соломина.

При скрещивании культурных видов картофеля с дикими гибриды обычно имеют длинные столоны, мелкие клубни и отличаются очень небольшой продуктивностью. Для их окультуривания проводят до пяти − восьми повторных скрещиваний с культурными сортами.

Явление *сверхдоминирования* проявляется по количественным признакам и выражается в виде гетерозиса, т. е. в виде мощного развития отдаленных гибридов F1 по сравнению с исходными родительскими формами.

Гибриды F2 и последующие поколения при отдаленной гибридизации характеризуются широким формообразовательным процессом. Наблюдаемое расщепление не подчиняется законам Г. Менделя.  
При этом в F2, как правило, образуется четыре группы гибридов:

* гибриды, сходные с видом А;
* гибриды, сходные с видом В;
* гибриды с промежуточным наследованием;
* новообразования.

В последующих поколениях (F3, F4) первые две группы будут приближаться к третьей (промежуточной) и с каждым годом расщепление всех групп будет уменьшаться. Формы четвертой группы при их константности в последующем дадут новые образцы.

При отдаленной гибридизации проявляется комбинационная изменчивость за счет межгеномного взаимодействия и рекомбинации генов. Кроме того, в потомстве отдаленных гибридов усиливается мутационный процесс, что также может являться причиной новообразований из-за взаимодействия различных геномов.

5.4. Значение отдаленной гибридизации в селекции.  
Синтез и ресинтез видов

Отдаленная гибридизация в эксперименте является одним из факторов создания исходного материала для селекции – ***синтеза видов***, а также является условием для синтеза новых таксонов либо искусственного восстановления уже существующих видов – ***ресинтеза видов***.

Искусственным путем синтезированы такие новые формы, как:

* тритикале (отдаленный гибрид между пшеницей и рожью);
* тритордеум (отдаленный гибрид между пшеницей и ячменем);
* рафанобрассика (отдаленный гибрид между редькой и капустой);
* рапс (отдаленный гибрид между капустой и сурепицей);
* типосолнечник (отдаленный гибрид между топинамбуром и подсолнечником).

Возможность ресинтеза видов впервые доказана в 30-х гг. прошлого столетия шведским генетиком А. Мюнтцингом. Ему удалось воссоздать в эксперименте процесс образования одного из видов пикульника.

В 1928 г. Д. Клаусен высказал предположение о происхождении табака *Nicotiania tabacum* (2n=48) от скрещивания двух видов *N. silvestris* (2n=24) и *N. tomentosa* (2n=24) с последующим удвоением хромосом. В начале 30-х гг. Д. Костов реализовал эту гипотезу, ресинтезировав *N. tabacum*.

В. А. Рыбин, а также М. Kрен и У. Лоуренс показали, что культурная слива *Prunus domestica* (2n=48) произошла от скрещивания терна *P. spinosa* (2n=32) и алычи *P. divaricata* (2n=16) с последующим удвоением числа хромосом, и дикого предка у нее, таким образом, не существовало.

Расшифровано происхождение основной зерновой культуры мира – пшеницы мягкой *Triticum aestivum*. Эта пшеница – гексаплоид (6n=42), геномный состав которого принято обозначать формулой AABBDD. Г. Кихара и Э. Сирс предположили, что геном А происходит от дикой однозернянки *Т. boeoticum* (2n=14), геном В – от *Aegilops speltoides* (2n=14), геном D – от *Aegilops squarrosa*. Путем скрещивания с ним дикой тетраплоидной пшеницы *Т. dicoccoides* (2n=28) и при последующем удвоении числа хромосом Э. Сирс получил 42-хромосомную форму. Эта синтетическая пшеница оказалась очень похожей на *Т. aestivum*. Она относится к подвиду *spelta* (2n=42), легко скрещивается с природной полбой и с обычными сортами пшеницы мягкой.

Отдаленная гибридизация для получения исходного материала широко используется у пшеницы, картофеля, хлопчатника и других культур.

**6. Хромосомная теория наследственности**

6.1. Создание и основные положения  
хромосомной теории наследственности

В 1900 г. законы Г. Менделя были вторично открыты и должным образом оценены почти одновременно и независимо друг от друга тремя учеными – Г. Де-Фризом, К. Корренсом и Э. Чермаком.

К. Корренс сформулировал выводы Г. Менделя в форме двух законов и ввел термин «фактор (ген)», тогда как Г. Мендель для описания единицы наследственности пользовался словом «элемент».

В 1909 г. В. Иоганнсен заменил термин «фактор» термином «ген».

Впервые идею связи между хромосомами и генами выдвинул в 1903 г. американский ученый У. Сэттон.

У. Сэттон предположил, что:

* 1. Диплоидные наборы хромосом состоят из двух сходных гаплоидных наборов.
  2. В процессе мейоза каждая гамета получает только одну хромосому из каждой гомологичной пары.
  3. Гены являются частью хромосом, причем каждая гомологичная хромосома несет по одному гену.
  4. Поскольку число признаков у любого организма во много раз больше числа его хромосом, каждая хромосома должна содержать множество генов.

Дальнейшее развитие классической генетики связано со школой американского биолога Т. Моргана.

Объектом исследований ученых стала плодовая мушка дрозофила, которая имеет ряд особенностей, выгодных для генетиков:

* 1. Очень быстро размножается в лабораторных условиях, давая раз в две недели новое поколение особей.
  2. Мухи имеют большое число хорошо заметных мутаций.
  3. Число хромосом у дрозофилы в диплоидном наборе равно восьми, что облегчает создание генетических карт.
  4. В слюнных железах этих мух были обнаружены гигантские хромосомы, благодаря которым удалось изучить структуру хромосом.

В 1919–1925 гг. была создана и утверждена хромосомная теория наследственности (ХТН). Ее авторами являются Т. Морган, А. Стертевант, К. Бриджес и Г. Меллер.

Основные положения ХТН:

1. Основными материальными носителями наследственности являются хромосомы с локализованными в них генами.
2. Гены расположены в хромосомах линейно в особых участках (локусах) на определенном расстоянии друг от друга.
3. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе.
4. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и является постоянным для каждого вида.
5. Сцепление генов может нарушаться в результате кроссингове-  
   ра − обмена гомологичными участками гомологичных хромосом.
6. Расстояние между генами пропорционально проценту кроссинговера между ними.

6.2. Явление сцепленного наследования аутосомных генов.  
Генетическое картирование

Все ситуации и примеры, обсуждавшиеся до сих пор, относились к наследованию генов, находящихся в разных хромосомах.

Как выяснили цитологи, у человека все соматические клетки содержат по 46 хромосом. Поскольку человек обладает тысячами различных признаков – таких, например, как группа крови, цвет глаз, способность секретировать инсулин, – в каждой хромосоме должно находиться большое число генов.

В соматических клетках дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) содержится четыре пары хромосом (2n=8), а число генов, детерминирующих свойства и признаки этих насекомых, более 1100, в том числе в первой хромосоме локализовано более 400 генов, в четвертой – 42.

Число гомологичных пар хромосом у животных и растений относительно невелико, а число генов, контролирующих наследование признаков и свойств, очень большое. Поэтому естественно предположить, что в одной хромосоме локализовано большое число генов.

Гены, лежащие в одной и той же хромосоме, называют ***сцепленными***. Все гены какой-либо одной хромосомы образуют ***группу сцепления***; они обычно попадают в одну гамету и наследуются вместе.

Впервые явление сцепленного наследования было открыто английскими генетиками В. Бетсоном и Р. Пеннетом (1906) при изучении наследования окраски цветков (пурпурная – белая) и формы пыльцевых зерен (удлиненная – округлая). Они скрещивали две расы этого растения, различающиеся по окраске цветков и форме пыльцы, и обнаружили отклонения от правила независимого комбинирования признаков.

В 1910 г. Т. Морган обнаружил большое число подобных явлений у плодовой мушки дрозофилы (рис. 16).

Дрозофила

Окраска тела;

Длина крыльев:

b+ – серое;

b− – черное;

vg+ – длинные;

vg− – короткие.

серое, корот. черное, длин.

P ♀ b+ vg−  × ♂ b− vg+

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

b+ vg− b− vg+

G

серое, длин. черное, корот.

F1 ♂ b+ vg−  × ♀ b− vg−

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

b− vg+ b− vg−

G

серое, корот. черное, длин.

Fa b+ vg− b− vg+

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

b− vg− b− vg−

Рис. 16. Наследование окраски тела  
и длины крыльев у дрозофилы  
при полном сцеплении генов

Т. Морган пришел к выводу, что гены, принадлежащие к одной группе сцепления, обычно не подчиняются менделевскому принципу независимого распределения. Поэтому при дигибридном скрещивании они не дают ожидаемого соотношения 9:3:3:1. В таких случаях получаются самые разнообразные соотношения.

В скрещивании самцов с серым телом и длинными крыльями с рецессивными самками особи с перекомбинацией признаков не появлялись, т. е. сцепление между генами b+ и vg+оказалось ***полным***.

Иные результаты были получены при скрещивании самки F1 с самцом, имеющим рецессивные признаки (рис. 17).

серое, длин. черное, корот.

F1 ♀ b+ vg− × ♂ b− vg−

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

b− vg+ b− vg−

некроссоверные гаметы

G

кроссоверные гаметы

сер. корот. черн. длин. сер. длин. черн. корот.

Fa b+ vg− b− vg+ b+ vg+ b− vg−

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  |  |  |  |  |  |  |

b− vg− b− vg− b− vg− b− vg−

41,5 % 41,5 % 8,5 % 8,5 %

Рис. 17. Наследование окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при неполном сцеплении генов

В этом случае появились особи с четырьмя возможными комбинациями признаков, но распределение признаков в соотношении 9:3:3:1 также не происходило. Преобладающая часть особей (по 41,5 %) имела такую же комбинацию признаков, какой она была у родительских форм, и лишь небольшая часть мух (по 8,5 %) была с перекомбинированными признаками.

Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, называются *кроссоверными*, а гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера, – *некроссоверными.*Особи, возникшие с участием кроссоверных гамет, называются *кроссоверными*, или *рекомбинантными*, а образованные без них – *некроссоверными*, или *нерекомбинантными*.

Полное сцепление встречается редко. В большинстве экспериментов по скрещиванию, при наличии сцепления, помимо мух с родительскими фенотипами обнаруживаются особи с новыми сочетаниями признаков, т. е. сцепление оказалось неполным.

***Генетическая карта хромосом*** – это карта линейного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Расстояние между генами определяют в процентах кроссинговера.

При рассмотрении генетических карт обращает на себя внимание неравномерное распределение генов по длине хромосомы. На одних участках гены располагаются чаще, чем на других, а некоторые участки хромосом вообще неактивны.

* 1. Кроссинговер и его значение

***Кроссинговер*** – взаимный обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами, приводящий к новым комбинациям аллелей.

Выделяют следующие типы кроссинговера:

* *одиночный кроссинговер* – это перекрест между двумя парами генов (рис. 18);

А В С А b с

**×**

*а*

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

а b с а B С

А В С А В с

**×**

*б*

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

а b с а b С

Рис. 18. Одиночный кроссинговер между генами  
А и В (*а*) и В и С (*б*)

* *двойной кроссинговер* – это перекрест между тремя парами генов (рис. 19);

А В С А b С

**×**

**×**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

а b с а B с

Рис. 19. Двойной кроссинговер между генами  
А, В и С

* *множественный кроссинговер* – это перекрест, происшедший в нескольких местах гомологичных хромосом (рис. 20).

А В С D E А b С d E

**×**

**×**

**×**

**×**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  |  |  |

а b с d e а B с D e

Рис. 20. Множественный кроссинговер

Частота кроссинговера высчитывается по формуле

где n – число кроссоверных особей;

N – общее число особей (кроссоверных и некроссоверных).

На частоту кроссинговера влияет ряд факторов:

* структурная организация хромосом;
* пол (частота кроссинговера снижена у гетерогаметного пола);
* функциональное состояние организма (возраст);
* факторы внешней среды (температура, γ-излучение, УФ-лучи, рентгеновские лучи, химические мутагены, гормоны, лекарства).

*Механизм кроссинговера*:

1-й этап: двойная спираль ДНК разрывается, и разорванные концы одной цепочки соединяются с соответствующими концами другой цепочки;

2-й этап: точка обмена может оказаться на любом участке гомологичных хромосом, вовлекаемых в обмен;

3-й этап:в точке обмена между двумя разными цепочками ДНК возникает ступенчатое соединение.

В разрыве участвуют ферменты эндо- и экзонуклеаза, расплетание ДНК стабилизируется топоизомеразой, синтез нуклеотидов ДНК – полимеразой, сшивание – лигазой.

*Значение кроссинговера*:

1. Разные гены организмов взаимодействуют между собой, и некоторые сочетания оказываются лучшими, чем другие.
2. Кроссинговер выявляет такие сочетания генов, которые либо закрепляются и сохраняются в потомстве, либо элиминируются.
3. Кроссинговер дает наследственных изменений больше, чем мутации.
   1. Хромосомное определение пола.  
      Наследование ограниченных полом и зависимых от пола  
      признаков

При изучении хромосом у самцов и самок ряда животных между ними были обнаружены некоторые различия. Как у мужских, так и у женских особей во всех клетках имеются пары одинаковых (гомологичных) хромосом, но по одной паре хромосом они различаются.  
Это ***половые хромосомы (гетеросомы)***. Все остальные хромосомы называют ***аутосомами***.

Происхождение термина Х-хромосома связано с обнаруженным в 1891 г. Х. Генкингом в мейозе у некоторых насекомых непарного интенсивно окрашивающегося тельца, которое при делении отходило к одному полюсу, другой полюс его не имел.

Х. Генкинг не знал назначения обнаруженного им неизвестного элемента и обозначил его буквой Х.

В 1902 г. К. Мак-Кленг предположил, что роль этого элемента связана с определением пола.

В 1905 г. Э. Вильсон предложил назвать его *Х-хромосомой,* а другую непарную хромосому, определяющую у ряда организмов мужской пол, – *У-хромосомой*.

Существует четыре основных типа хромосомного определения пола (табл. 4).

Таблица 4. **Характеристика основных типов определения пола**

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Тип определения пола | Организмы | Соматические клетки | | Гаметы | | Гетеро- гаметный пол |
| ♀ | ♂ | яйце- клетки | сперма- тозоиды |
| XY | Человек, млекопитающие животные, рыбы, дрозофила и др. | XX | XY | X и X | X и Y | Мужской |
| XY (ZW) | Птицы, бабочки | XY (ZW) | XХ (ZZ) | X и Y (Z и W) | X и Х (Z и Z) | Женский |
| X0 | Кузнечики, клопы, прямокрылые | XX | X0 | X и X | X | Мужской |
| X0 | Моль | X0 | XX | X | X и X | Женский |

***Пол*** – совокупность морфологических, физиологических, биохимических и других признаков, обусловливающих воспроизведение себе подобного.

Пол с генотипом XX называют ***гомогаметным***, так как у него образуются одинаковые гаметы, содержащие только Х-хромосомы, а пол с генотипом XY – ***гетерогаметным***, поскольку половина гамет содержит Х, а другая половина – Y-хромосому.

Равное отношение полов в поколениях (1:1) обеспечивается благодаря тому, что один пол гетерогаметный, а другой – гомогаметный (рис. 21). Пол потомка зависит от того, какой сперматозоид оплодотворит яйцеклетку.

Человек

Наследование пола:

44+ХХ – женский;

44+ХУ – мужской.

44А+XY

44А+XY

1 : 1

Рис. 21. Наследование пола у человека

Существуют признаки, которые проявляются только у одного пола, несмотря на то, что гены, определяющие эти признаки, имеются у обоих полов как в аутосомах, так и в половых хромосомах. Такие признаки называются ***признаками, ограниченными полом***.

К ним относятся признаки, характеризующие продуктивность животных, например молочность и жирность молока у крупного рогатого скота. Быки имеют гены, определяющие молочность их «дочерей», но эти гены своего действия, естественно, не проявляют.

Петухи также имеют в своих хромосомах гены яйценоскости и размера яиц, которые будут нести их «дочери», но у самих петухов действие данных генов подавлено.

Отмечено существование признаков, характер доминирования которых зависит от пола. Такие признаки называются ***признаками, зависимыми от пола***.

У крупного рогатого скота развитие рогов определяется доминантным геном, а их отсутствие − рецессивным. Однако доминирует данный ген только у самцов, у самок он рецессивен. Поэтому гетерозиготные самцы оказываются рогатыми, а гетерозиготные самки − безрогими. Лишь в гомозиготном состоянии и доминантные и рецессивные гены у обоих полов проявляются одинаково.

Таким же образом наследуется лысость у человека. У мужчин ген лысости доминирует, а у женщин он рецессивен. Следовательно, у мужчин для облысения достаточно одного доминантного аллеля, тогда как у женщин для получения того же эффекта необходима гомозиготность по доминантному гену, поэтому лысых мужчин гораздо больше, чем лысых женщин.

* 1. Наследование признаков, сцепленных с полом

Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называется ***наследованием, сцепленным с полом***.

Его впервые установил и изучил Т. Морган. В лаборатории были поставлены опыты, в которых изучали наследование окраски глаз у дрозофилы в связи с наследованием признаков пола по следующей схеме:

1. Красноглазые самки × белоглазые самцы.
2. Белоглазые самки × красноглазые самцы.

При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами (рис. 22) в F1 были получены в равном числе красноглазые самцы и самки. При скрещивании мух F1 между собой были получены красноглазые самки, а у самцов половина имела красные, а половина – белые глаза.

Дрозофила

Пол;

Окраска глаз:

W – красные;

Х

w – белые.

красные белые

P ♀ XWXW × ♂ XwY

G

красные красные

F1 ♀ XWXw  × ♂ XWY

G

Расщепление по фенотипу 3:1

красные красные красные белые

F2 ♀ XWXW, ♀ XWXw, ♂ XWY, ♂ XwY

Расщепление по полу 1:1

Рис. 22. Наследование признаков, сцепленных  
с полом, у дрозофилы

При скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами (рис. 23) в F1 получали равное число красноглазых самок и белоглазых самцов. В F2 от скрещивания таких особей между собой половина самок и половина самцов имела белые, а половина – красные глаза.

белые красные

P ♀ XwXw × ♂ XWY

G

красные белые

F1 ♀ XWXw × ♂ XwY

G

Расщепление по фенотипу 1:1

красные белые красные белые

F2 ♀XWXw, ♀ XwXw, ♂ XWY, ♂ XwY

Расщепление по полу 1:1

Рис. 23. Наследование признаков, сцепленных  
с полом, у дрозофилы

Для объяснения этого необычного случая наследования Морган предположил, что гены, определяющие окраску глаз, и гены, определяющие развитие признаков женского пола, находятся в   
Х-хромосоме и передаются по наследству сцепленно, а Y-хромосома этих генов не имеет.

Гены, находящиеся в половых хромосомах, называют ***сцепленными с полом***.

Особенности наследования признаков, сцепленных с полом:

1. Признаки, сцепленные с полом, наследуются «крест-накрест» (передаются от матери к сыну, от отца к дочери).
2. Если ген находится в генотипе в одиночном состоянии (ХАУ или ХаУ), то такое состояние называется ***гемизиготным***.

Таким образом, у особей мужского пола признаки, определяемые генами, сцепленными с Х-хромосомой, проявляются даже в том случае, если они рецессивны. Эта особая форма сцепления позволяет объяснить наследование признаков, сцепленных с полом, например цветовой слепоты (дальтонизм), раннего облысения, прогрессивной мышечной дистрофии Дюшене и гемофилии у человека.

В том случае, если гены сцеплены с Y-хромосомой, то соответствующие признаки будут проявляться только у мужчин, так как они передаются по мужской линии (от отца к сыну). Такое наследование называется ***голандрическим***.

**7. НЕХРОМОСОМНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ**

7.1. Понятие о нехромосомной наследственности

Согласно хромосомной теории наследственности была установлена ведущая роль ядра и находящихся в нем хромосом в явлениях наследственности. Но наследование некоторых признаков связано с нехромосомными компонентами клетки и не подчиняется менделевским закономерностям, основанным на распределении хромосом во время мейоза.

Это явление было открыто в 1908–1909 гг. немецкими ботаниками К. Корренсом и Э. Бауром на растениях ночной красавицы и львиного зева, которые имеют наследование через цитоплазму.

***Нехромосомная наследственность*** – это наследственность, обусловленная плазмогенами, которые локализованы в пластидах и митохондриях и находятся в свободном состоянии в цитоплазме.

*Особенности проявления нехромосомной наследственности*:

1. Признаки и свойства, контролируемые плазмогенами, наследуются только от одного из родителей в одностороннем порядке, а именно по материнской линии.
2. Число органоидов цитоплазмы контролирует степень развития признака не настолько, чтобы влиять на характер проявления его у гибридов.
3. Нехромосомная наследственность проявляется при взаимодействии генов ядра и плазмогенов, контролирующих данные признаки.

*Причины, затрудняющие изучение нехромосомной наследственности*:

1. Трудности поисков генетических маркеров, т. е. таких признаков, по которым можно было бы отличить органоиды скрещиваемых форм.
2. Изменению должен подвергнуться не один, а множество подобных органоидов, чего не происходит.
3. Не изучен механизм закономерного распределения органоидов цитоплазмы.

*Основные вехи изучения нехромосомной наследственности*:

1904 г. – открытие цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС);

1909 г. – открытие наследования пестролистности;

1910–1930 гг. – изучение разнообразия пластидных и стерильных мутантов растений;

1938 г. – открытие ЦМС у кукурузы и начало использования этого явления в практике;

1954 г. – обнаружение нехромосомной наследственности в пластидах;

1960-е гг. – картирование митохондриальных генов у дрожжей;

1970-е гг. – картирование пластидных генов у хламидомонады;

1980-е гг. – детальное изучение геномов митохондрий и хлоропластов;

1990-е гг. и до нашего времени – полная расшифровка молекулы ДНК митохондрий и хлоропластов у высших растений.

7.2. Схема генетического материала клетки (по Дж. Джинксу)

Наследственный материал клетки схематически можно представить следующим образом (рис. 24).

Генетическому материалу хромосомного набора (геному) соответствует ***плазмон***, включающий весь генетический материал цитоплазмы. Подобно генам хромосом, в структурных элементах цитоплазмы – пластидах, митохондриях, центросомах и основном ее веществе находятся материальные носители нехромосомной наследственности – ***плазмогены***.

Гены

Гены

Хромосомы

Геном

Весь  
генетический материал клетки

Пластиды

Плазмогены

Плазмогены

Митохондрии

Плазмон

Основное  
вещество  
цитоплазмы

Рис. 24. Схема генетического материала клетки (по Дж. Джинксу)

Особенности плазмогенов:

* могут определять развитие некоторых признаков клетки;
* способны удваиваться;
* если плазмогены утрачиваются клеткой, то хромосомы не могут их воспроизвести;
* при делении материнской клетки они распределяются между дочерними клетками.

Наиболее полно изучены три формы цитоплазматической наследственности: пластидная и митохондриальная наследственность, цитоплазматическая мужская стерильность.

7.3. Пластидная и митохондриальная наследственность.  
Особенности проявления

Пластидная наследственность была доказана К. Корренсом (1908) и Э. Бауром (1909) при скрещивании пестролистных и зеленых растений львиного зева в реципрокных скрещиваниях.

В прямом скрещивании в качестве женского компонента использовались растения с зелеными листьями, в качестве мужского – пестролистные растения. Все потомство имело зеленые листья.

В обратном скрещивании в качестве материнского компонента использовалось пестролистное растение, отцовского – растение с зелеными листьями. Полученное потомство состояло из растений с зелеными, пестрыми и белыми листьями.

Таким образом, единообразия у гибридов F1 в прямом и обратном скрещивании не отмечалось, что указывает на то, что гены окраски листьев находятся не в ядре.

Особенности расщепления и характер окраски растений в реципрокных скрещиваниях пестролистных и зеленолистных растений были объяснены после изучения пластид таких форм. Было установлено, что признак пестролистности связан с мутациями в хлоропластах, нарушающими синтез хлорофилла. В клетках пестролистных растений содержится два типа хлоропластов: нормальные (содержащие хлорофилл) и дефектные (без хлорофилла).

Так, зеленолистное материнское растение будет образовывать яйцеклетки с зелеными пластидами. При оплодотворении такого растения спермиями в F1 образуются растения только с зелеными листьями.

Пестролистное материнское растение может образовать три типа яйцеклеток: с зелеными, смешанными и белыми пластидами. При оплодотворении в F1 образуется смешанное потомство, в котором число различных растений будет определяться случайным характером распределения пластид при макроспорогенезе.

Главным объектом в изучении пластид стала одноклеточная водоросль хламидомонада, содержащая один хлоропласт. Установлено, что в хлоропластной ДНК у растений содержится 100–120 генов, которые кодируют 80 белков.

Митохондриальная наследственность впервые была изучена у дрожжей.

В 1950 г. Эфрусси и Слонимский получили у дрожжей класс мутантов «*petite colonie*», которые медленно росли и давали мелкие колонии. Цитологический анализ выявил определенные нарушения в структуре ДНК их митохондрий. У них была утрачена способность синтезировать дыхательные ферменты, наблюдалось аномальное строение, слабое развитие внутренних мембран митохондрий.

При скрещивании мутантных форм с диким штаммом дрожжей происходит смешивание митохондрий двух форм и признак «маленькие колонии» у потомков исчезает, что связано с вытеснением дефектных митохондрий нормальными. У других организмов митохондрии родительских компонентов не смешиваются.

Установлено, что митохондриальный геном содержит 37 генов и кодирует 15–20 белков.

7.4. Цитоплазматическая мужская стерильность.  
Использование ЦМС для получения гибридных семян

У многих видов растений с обоеполыми цветками и однодомных изредка встречаются единичные особи со стерильными мужскими генеративными органами.

Впервые мужская стерильность обнаружена Корренсом в 1904 г. у огородных растений чабер летний и сейчас описана у большинства культурных растений (лен, лук, подсолнечник, кукуруза).

Мужская стерильность (МС) бывает при отсутствии пыльцы или неспособности ее к оплодотворению и проявляется в тех случаях, когда:

* мужские генеративные органы (тычинки) совершенно не развиваются (табак);
* пыльники в цветках образуются, но пыльца их нежизнеспособна (кукуруза);
* в пыльниках образуется нормальная пыльца, но они не растрескиваются и пыльца не попадает на рыльце (томат).

Различают два типа мужской стерильности:

1. Генная (ядерная) ГМС.
2. Цитоплазматическая (ЦМС).

Генная мужская стерильность обусловлена генами ядра и наследуется в соответствии с законами Менделя; цитоплазматическая мужская стерильность – взаимодействием ядерных генов и плазмогенов, она передается только по материнской линии.

ЦМС обусловлена наследственными изменениями цитоплазмы. Она обычно полностью сохраняется в F1 и последующих поколениях у всех растений. При этом типе наследования стерильное растение, опыленное пыльцой другого сорта, дает потомство, у которого метелка остается стерильной, а остальные признаки изменяются, как при гибридизации.

Признак ЦМС сохраняется, даже когда все 10 пар хромосом у кукурузы стерильных по пыльце растений замещаются в повторных скрещиваниях хромосомами от растений с нормальной, фертильной пыльцой. Из этого следует, что МС устойчиво передается из поколения в поколение по материнской линии, а наследственные факторы, ее обусловливающие, не находятся в хромосомах ядра.

Появление стерильности обязано наличию плазмогенов:

* цитоплазма, обусловливающая стерильность пыльцы, получила название ***стерильной*** и обозначается ЦS;
* цитоплазма, дающая растения с фертильной пыльцой, называется ***нормальной*** и обозначается ЦN.

Кроме этого у кукурузы во II хромосоме имеются гены, контролирующие фертильность пыльцы – Rf или стерильность пыльцы – rf.

Если ген находится в доминантном состоянии, то стерильность цитоплазмы не проявляется, и растения формируют фертильную пыльцу: ЦS RfRf, ЦS Rfrf. Стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными генами хромосом: ЦSrfrf. В случаях c нормальной цитоплазмой и различными генами − ЦN rfrf, ЦN Rfrf, ЦN RfRf − растение образует фертильную пыльцу.

*Использование ЦМС для получения гибридных семян.*

Гибридные семена кукурузы ежегодно производятся на специальных посевах в питомниках гибридизации, в которых отцовские и материнские формы высеваются чередующимися рядами по схеме 6×2. Чтобы обеспечить опыление цветков материнской формы пыльцой отцовской, необходима кастрация – у кукурузы материнской формы обрывают метелки.

Метод получения гибридных семян кукурузы без удаления метелок на основе использования ЦМС предложили в 1949 г. американские генетики Д. Джонс и Н. Эверст.

Для получения гибридных семян на основе ЦМС без применения ручного или механизированного удаления мужских соцветий на рядках материнских линий или сортов потребовалось создание аналогов:

ЦS rfrf − стерильный аналог (с. ан.);

ЦN rfrf − фертильный закрепитель стерильности (ф. з. ст.);

ЦN RfRf − фертильный восстановитель фертильности (ф. в. ф.).

Эти аналоги производятся в специальных семеноводческих хозяйствах и используются для получения простых (рис. 25), двойных  
(рис. 26) и трехлинейных гибридов кукурузы (рис. 27).

Р ♀ **ЦS rfrf** × ♂ **ЦN RfRf**

с. ан. ф. в. ф.

G

F1 ЦS Rfrf

(фертильный)

Рис. 25. Схема получения простых гибридов кукурузы

Р ♀ **ЦS rfrf** × ♂ **ЦN rfrf**

с. ан. ф. з. ст.

G

×

F1 ЦS rfrf

стерильный

Р ♀ **ЦS rfrf** × ♂ **ЦN RfRf**

с. ан. ф. в. ф.

G

F1 ЦS Rfrf

фертильный

G

F двойной ЦS Rfrf ЦS rfrf

фертильный стерильный

Рис. 26. Схема получения двойных межлинейных гибридов кукурузы

Р ♀ **ЦS rfrf** × ♂ **ЦN rfrf**

с. ан. ф. з. ст.

G

F1 ЦS rfrf × **ЦN RfRf**

стерильный ф. в. ф.

G

F трехлинейный ЦS Rfrf

фертильный

Рис. 27. Схема получения трехлинейных гибридов кукурузы

Мужская стерильность у сахарной свеклы обусловлена взаимодействием стерильной цитоплазмы ЦS с двумя ядерными генами (X и Z). Растение с двумя рецессивными генами и стерильной цитоплазмой имеет генетическую структуру ЦS xxzz, что дает полную стерильность пыльцы. У растений с генотипами ЦS Xxzz, ЦS xxZz, ЦS XXzz, ЦS xxZZ образуются пыльники, содержащие мелкие нежизнеспособные пыльцевые зерна. А у растений с генотипом ЦS XxZz в пыльниках образуется 50 % фертильных и 50 % стерильных пыльцевых зерен.

**8. Молекулярные основы наследственности**

8.1. Доказательства роли нуклеиновых кислот  
в наследственности

Ведущая роль в наследственности принадлежит ДНК, а не белковым компонентам хромосомы, как считалось до этого. Прямым доказательством генетической роли ДНК служат опыты по бактериальной трансформации.

В 1928 г. английский бактериолог Ф. Гриффитс наблюдал изменение наследственности у бактериальных клеток пневмококков под влиянием какого-то вещества, выделяющегося из других клеток.

У пневмококков *Diplococcus pneumoniae* имеется два штамма, хорошо различимых по внешнему виду и болезнетворным свойствам. Клетки одного из них (S-штамм) заключены в капсульные оболочки, состоящие из полисахаридов, отличаются высокой вирулентностью ивызывают у некоторых млекопитающих тяжелое заболевание – инфекционную пневмонию. Клетки другого штамма (R-штамм) не имеют капсульных оболочек и невирулентны.

Ниже приведены *результаты опыта Ф. Гриффитса*:

* 1. Мыши, которым вводили вирулентный S-штамм, погибали.
  2. При введении мышам невирулентного R-штамма они оставались живыми.
  3. Клетки вирулентного штамма, предварительно убитые нагреванием (S-штамм ←t оС) и введенные мышам, не вызывали заболевания.
  4. При введении смеси невирулентных и вирулентных, но убитых нагреванием клеток (R-штамм + S-штамм ← t оС) мыши заболевали инфекционной пневмонией ипогибали, как и мыши первой группы.  
     В выделениях таких больных животных обнаруживались капсульные вирулентные клетки пневмококков.

Следовательно, взаимодействие невирулентных и убитых нагрева-

нием вирулентных клеток восстанавливало свойства и внешние признаки вирулентных клеток. Происходила трансформация – передача особенностей одних клеток другим. Трансформация происходила под влиянием какого-то вещества небелкового характера, поскольку клетки донора предварительно были убиты.

В экспериментах американских микробиологов-генетиков под руководством О. Эвери в 1944 г. было установлено, что представляет собой вещество, посредством которого осуществляется бактериальная трансформация.

Для этого продукты разрушенных капсульных клеток бактерий  
(S-штамм) учеными были разделены на химические компоненты, каждый из которых оценивался на способность вызывать трансформацию признака капсульности.

*Результаты опыта О. Эвери следующие*:

* 1. После добавления очищенной ДНК, полученной из разрушенных капсульных клеток бактерий, в среду, на которой развивались бескапсульные пневмококки (R-штамм), некоторые из них приобретали капсулу и передавали этот признак потомству.
  2. Попытки вызвать бактериальную трансформацию другими химическими веществами, входящими в состав клетки (полисахаридами, липидами, белками и др.), оказались безрезультатными.
  3. После обработки экстракта ДНК ферментом, разрушающим ДНК, передача полисахаридной капсулы прекратилась.

Таким образом, с помощью химических методов было показано, что веществом, обладающим высокой трансформирующей активностью, является чистая ДНК.

Для изучения свойств нуклеиновых кислот и явлений наследственности на молекулярном уровне используют фаги и вирусы. Вирусы представляют собой особую переходную форму между живой и неживой материей. Это внутриклеточные паразиты на генетическом уровне. Вирусы, поражающие бактерии, называют бактериофагами, или просто фагами (в буквальном переводе «фаг» – пожиратель бактерий).

Поражая бактерию, фаг не всегда ее уничтожает. ДНК фага, попав в клетку, может прикрепляться к бактериальной хромосоме и образовывать так называемый профаг, который может делиться вместе с бактериальной хромосомой и в течение длительного времени передаваться от одного клеточного поколения к другому. Но при изменении внешних условий может начаться репродуцирование частиц фага и клетка погибнет. При этом отдельные фаговые частицы в процессе размножения могут случайно захватывать очень небольшие кусочки хромосомы клетки-хозяина и переносить вместе с ними гены из одной клетки в другую.

Перенос фагами генетического материала из одних клеток в другие называется *трансдукцией* (от лат. *transductio* – перенос). Этот процесс был открыт в 1952 г. Н. Циндером и Дж. Ледербергом.

У кишечной палочки наряду со штаммом, способным благодаря гену 1ас+ сбраживать лактозу, имеется мутантный штамм, у которого ген 1ас– останавливает этот процесс. Если фаг, выращенный на штамме 1ас+, перенести в среду, где развивается штамм 1ас–, то некоторая часть бактерий благодаря трансдукции в результате генетической рекомбинации перейдет в форму 1ас+. Так, в опытах по трансдукции была подтверждена генетическая роль ДНК.

8.2. Характеристика нуклеиновых кислот

Наследственность всех организмов связана с функциями нуклеиновых кислот. У всех организмов обнаружена ДНК, и только в состав некоторых вирусов вместо нее входит РНК.

Пространственную модель молекулы ДНК установили в 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик.

**Дезоксирибонуклеиновая кислота**.

1. Молекула ДНК состоит из двух тонких длинных цепей, закрученных правильными витками вокруг одной оси в двойную спираль.
2. ДНК – сложный биополимер, состоящий из нуклеотидов. Каждый нуклеотид включает три компонента: остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный caxaр дезоксирибозуи один из четырех азотистых оснований: пуриновых – аденин или гуанин либо пиримидиновых – тимин или цитозин. Строение одного нуклеотида ДНК схематически представлено на рис. 28.

А

D

остаток фосфорной сахар азотистое основание

кислоты (дезоксирибоза)

Рис. 28. Строение нуклеотида ДНК

1. Химическим остовом молекулы ДНК служат сахара, чередующиеся с остатками фосфорной кислоты.
2. Специфичность каждого нуклеотида в молекуле ДНК определяется наличием соответствующего азотистого основания, поэтому их принято обозначать начальными буквами азотистых оснований: А – аденин, Г – гуанин, Т – тимин, Ц – цитозин.
3. Химический анализ показал, что в ДНК любых организмов количество аденина соответствует количеству тимина (А=Т), а количество гуанина – количеству цитозина (Г≡Ц). Сумма пуриновых оснований (А+Г) равна сумме пиримидиновых оснований (Т+Ц). Эта зависимость была впервые установлена в 1950 г. американским биохимиком Э. Чаргаффом и получила название *правила Чаргаффа*.
4. Азотистые основания ориентированы к центру спирали. Каждый нуклеотид одной цепочки соединяется водородными связями другой строго закономерно: аденин с тимином, гуанин с цитозином. Аденин и тимин соединяются двумя, а цитозин и гуанин – тремя водородными связями.
5. Диаметр двойной спирали ДНК равен 0,002 мкм (20 Å), расстояние между нуклеотидами – 0,00034 мкм (3,4 Å).
6. Один полный оборот спирали включает десять нуклеотидов и занимает расстояние 0,0034 мкм (34 Å).
7. Нити ДНК обладают полярностью:

5΄ → 3΄

3΄ ← 5΄.

1. Нити в молекуле ДНК антипараллельны: две цепочки идут в разных направлениях.
2. Видовая специфичность молекулы ДНК обусловливается числом нуклеотидов и порядкомих чередования в данной молекуле. Видовую специфичность молекулы ДНК определяют по коэффициенту специфичности

где А – количество адениновых нуклеотидов;

Т – количество тиминовых нуклеотидов;

Г – количество гуаниновых нуклеотидов;

Ц – количество цитозиновых нуклеотидов.

1. В различных клетках и тканях одного организма имеется идентичный нуклеотидный состав.
2. Более плотная упаковка молекулы ДНК достигается при помощи белков-ферментов.
3. Молекула ДНК состоит из 10–25 тыс. отдельных нуклеотидов, а ее молекулярная масса равна примерно 4–8 млн. и выше.
4. Основное свойство молекулы ДНК – способность к репликации.
5. Основная функция молекулы ДНК – хранение генетической информации о строении и жизнедеятельности всего организма.

**Рибонуклеиновая кислота**.

1. РНК – сложный биополимер, мономерами которого являются нуклеотиды.
2. Нуклеотиды состоят из трех компонентов: остатка фосфорной кислоты (фосфат), пентозного caxaра рибозы и одного из четырех азотистых оснований: аденина, гуанина, цитозина, урацила.

Строение одного нуклеотида РНК представлено на рис. 29.

А

R

остаток фосфорной сахар азотистое основание

кислоты (рибоза)

Рис. 29. Строение нуклеотида РНК

1. Молекула РНК состоит из одной длинной неразветвленной цепи.
2. РНК не способна к делению и удвоению, ее молекулы образуются по моделям соответствующих молекул ДНК.
3. Известны три вида РНК:

* информационная (матричная);
* транспортная;
* рибосомальная.

Функции и особенности *информационной (матричной) РНК   
(и-РНК, или м-РНК)*:

* синтезируется на матрице ДНК и передает информацию о порядке чередования нуклеотидов из ядра в цитоплазму на рибосомы (к месту синтеза белка);
* включает от 300 до 3000 нуклеотидов;
* составляет около 5 % от всей РНК в клетке.

Функции и особенности *транспортной РНК (т-РНК)*:

* доставляет аминокислоты к месту синтеза белка;
* представлена 20 различными формами – по числу аминокислот, входящих в состав молекул белков;
* состоит из 76–85 нуклеотидов и имеет довольно сложную структуру, напоминающую клеверный лист;
* выделяют три участка молекулы т-РНК:

1) антикодон;

2) участок, определяющий специфичность данной т-РНК;

3) акцепторный участок;

* составляет около 10 % от всей РНК в клетке.

Функции и особенности *рибосомальной РНК (р-РНК)*:

* участвует в формировании рибосом;
* контролирует правильность соединения аминокислот между собой;
* составляет 85 % от всей РНК в клетке.

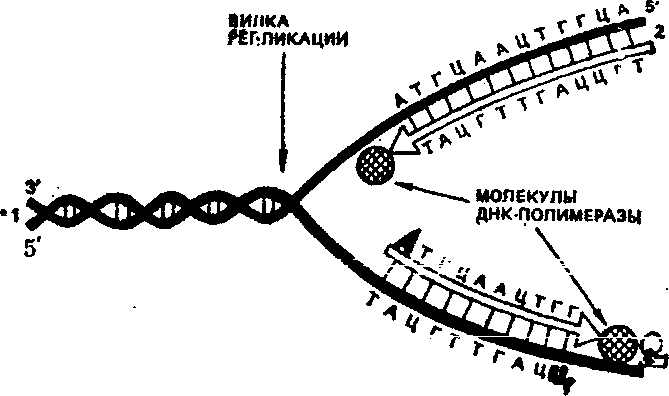
8.3. Репликация ДНК

Одним из важнейших свойств молекулы ДНК является ее способность к самовоспроизведению. Этот процесс получил название ***репликации***.

Механизм репликации молекул ДНК экспериментально был доказан в 1958 г. американским генетиком А. Корнбергом (рис. 30).

вилка

репликации



молекулы

ДНК-полимеразы

Рис. 30. Репликация молекулы ДНК

Репликация происходит в синтетический период (S-период) интерфазы митотического цикла.

Процесс репликации осуществляется при участии ферментов.  
Он всегда протекает в направлении от 5' атома углерода в молекуле сахара к атому 3'. Процесс репликации осуществляется путем одновременного присоединения к нитям-матрицам уже синтезированных участков, состоящих из 50–150 нуклеотидов. Эти участки называются *репликами*, или *фрагментами Оказаки*, по имени открывшего их японского ученого.

Этапы репликации:

1. Фермент *хеликаза* проходит вдоль ДНК и разрушает водородные связи: молекула ДНК начинает раскручиваться с образованием вилки репликации.
2. Фермент *ДНК-полимераза* проходит вдоль лидирующей цепочки (5′→3′) и строит копию по принципу комплементарности (А=Т, Г≡Ц).
3. Фермент *фосфорилаза* разрезает вторую цепочку (3′←5′), идущую в обратном направлении, на фрагменты. ДНК-полимераза присоединяется к этим фрагментам и подбирает к ним по принципу комплементарности уже готовые фрагменты – фрагменты Оказаки.
4. Фермент *лигаза* восстанавливает водородные связи и сшивает разорванные фрагменты между собой.

Таким образом, молекула ДНК становится матрицей, на которой происходит синтез дочерних нитей – точных копий исходной молекулы ДНК. Такой тип репликации получил название *полуконсервативного*.

Особенности репликации у прокариотов:

* репликация у бактерий в большинстве случаев двунаправленная;
* репликация начинается в одной точке «origin»;
* скорость репликации составляет 2000 нуклеотидов в секунду.

Особенности репликации и эукариотов:

* репликация начинается на хромосоме во многих точках «origin»;
* скорость репликации составляет 100–200 нуклеотидов в секунду.

8.4. Синтез белка в клетке.  
Процессы транскрипции и трансляции

Синтез белка – сложный многоступенчатый процесс. В нем принимают участие ДНК, разные виды РНК и разнообразные ферменты. Каждый белок синтезируется на своей особой матрице, и для него нужна своя, особая и-РНК.

Образующиеся при синтезе белка полипептидные цепи определяют признаки клетки и организма в целом, формируя белковые структуры или управляя процессами метаболизма в качестве ферментов.

Полипептиды участвуют в построении мембран, хроматина, рибосом, являются составной частью сложных белков (строительные белки). В качестве ферментных белков они управляют всеми процессами в клетке и организме: обеспечивают клеточный метаболизм, развитие, клеточное деление и размножение.

Процесс биосинтеза состоит из нескольких этапов.

*Первый этап синтеза белка –* ***транскрипция*** *–* перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК.

Он происходит в ядре клетки. На участке определенного гена молекулы ДНК синтезируется информационная и-РНК. Этот синтез осуществляется при участии фермента *РНК-полимеразы*, который прикрепляется к начальной (инициальной) точке молекулы ДНК, расплетает двойную спираль и, перемещаясь вдоль одной из нитей, синтезирует рядом с ней комплементарную нить и-РНК (рис. 31).

Информационная РНК содержит генетическую информацию в виде последовательного чередования нуклеотидов, точно скопированных с соответствующего участка (гена) молекулы ДНК.

3΄ А Т А Ц Ц А Т Г Г А Т А Ц Т А Т Г Г 5΄

││ ││ ││ │││ │││ ││ ││ │ ││ │ ││ ││ ││ ││ │││ ││ ││ ││ │││ │││

ДНК: 5΄  Т А Т Г Г Т А Ц Ц Т А Т Г А Т А Ц Ц 3΄

РНК-полимераза

и-РНК: А−У−А−Ц−Ц−А−У−Г−Г−А−У−А−Ц−У−А−У−Г−Г

кодоны

Рис. 31. Переписывание информации о нуклеотидном строении ДНК  
на и-РНК

***Сплайсинг*** *–* это процесс удаления из ядерной и-РНК неинформативных участков (интронов) и сшивка информационных участков (экзонов).

Ферменты *эндонуклеаза* и *экзонуклеаза* определяют место соединения интронных и экзонных участков, «делают надрез между ними» (разрушают связи), интронные участки выпадают, затем фермент *лигаза* «сшивает» экзонные участки (восстанавливают связи).

*Второй этап синтеза белка* осуществляется в цитоплазме при участии транспортных PHK, которые доставляют аминокислоты к рибосоме.

Транспортные РНК также синтезируются на ДНК, но функционируют в свободном состоянии в цитоплазме. Одна молекула т-РНК состоит из 76–85 нуклеотидов и имеет довольно сложную структуру, напоминающую клеверный лист. Три участка молекулы т-РНК имеют особо важное значение:

* антикодон, состоящий из трех нуклеотидов, определяющих место прикрепления т-РНК к соответствующему комплементарному кодону и-РНК;
* участок, определяющий специфичность данной т-РНК, его способность «узнавать» только определенную аминокислоту;
* акцепторный участок, к которому прикрепляется соответствующая аминокислота. Акцепторный концевой участок т-РНК состоит из трех нуклеотидов – ЦЦА.

Активированная молекула аминокислоты прикрепляется под действием фермента *аминоацил-тРНК-синтетазы* к соответствующей  
т-РНК. Каждая аминокислота имеет одну или несколько специфических синтетаз. Соответствующую аминокислоту к рибосоме доставляет т-РНК.

Антикодон т-РНК УАУ (комплементарен кодону и-РНК АУА) переносит изолейциновую аминокислоту, ГГУ (комплементарен кодону ЦЦА) – пролиновую, АЦЦ (комплементарен кодону УГГ) – триптофановую, УАУ (комплементарен кодону АУА) – изолейциновую, ГАУ (комплементарен кодону ЦУА) – пролиновую, АЦЦ (комплементарен кодону УГГ)– триптофановую.

*Третий этап биосинтеза –* ***трансляция*** (перенесение, передача) – синтез полипептидной цепи на рибосоме.

К малой субъединице рибосомы присоединяется одна молекула  
и-РНК, которая содержит в виде генетического кода информацию о последовательности аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Местонахождение каждой аминокислоты определяется ***кодоном*** – тремя строго определенными нуклеотидами.

Трансляция начинается со стартового кодона (инициатора синтеза) АУГ. Антикодон т-РНК соединяется водородными связями с нуклеотидами кодона и-РНК, а противоположный свободный конец т-РНК с соответствующей аминокислотой прикрепляется к большой субъединице рибосомы. Затем антикодон второй т-РНК соединяется с антикодоном и-РНК, аминокислота – с предыдущей молекулой аминокислоты и т. д. (рис. 32).

и-РНК: А−У−А−Ц−Ц−А−У−Г−Г−А−У−А−Ц−У−А−У−Г−Г

Белок: Илей – Про – Три – Илей – Лей − Три

Рис. 32. Синтез полипептидной цепи на рибосоме

Молекула и-РНК обычно работает сразу на нескольких (5–20) рибосомах, соединенных в полисомы.

Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяется последовательностью кодонов в и-РНК. Трансляция прекращается, когда на участке и-РНК появляется кодон-терминатор – УАА, УАГ или УГА.

В клетках животных полипептидная цепь за 1 секунду удлиняется на семь аминокислот, а и-РНК продвигается на рибосоме на 21 нуклеотид. После первой молекулы полипептида и-РНК может синтезировать вторую, третью и т. п. Таким образом, первичная структура белковой молекулы – полипептидная цепочка – кодируется ДНК и синтезируется на рибосоме информационной и-РНК. Она не зависит ни от строения рибосомы, ни от т-РНК.

*Четвертый этап.* В это время линейная молекула полипептидной цепи приобретает объемную структуру. Под влиянием возникающих водородных связей полипептидная цепочка скручивается в спираль, и белковая молекула принимает биологически активную конфигурацию − ***глобулу***.

8.5. Ген. Генетический код и его свойства

***Ген*** – это участок молекулы ДНК, в котором закодирована информация о строении белковых молекул.

***Генетический код***  система записи наследственной информации в виде последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК, которая определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле.

М. Ниренберг и С. Очоа (1962) разработали метод расшифровки генетического кода и установили, какие сочетания нуклеотидов – кодоны и-РНК кодируют местонахождение каждой аминокислоты в полипептидной цепочке.

В 1961 г. на V Международном биохимическом конгрессе в Москве М. Ниренберг доложил об открытии триплета, кодирующего синтез аминокислоты фенилаланин.

М. Ниренберг и Дж. Маттеи использовали в своих опытах самую простую РНК – полиуридиловую кислоту. Эта синтетическая РНК построена только из уридиловых нуклеотидов. Полиуридиловую кислоту добавляли в качестве матрицы в выделенный из клеток раствор, содержащий рибосомы. Выпавший при этом осадок оказался белком – полифенилаланином. Химический анализ показал, что в белковую полипептидную цепь полифенилаланина связывались молекулы только одной аминокислоты – фенилаланина.

Если исходить из того, что аминокислотный код триплетен, таким кодом для фенилаланина, очевидно, является триплет, в состав которого входят три уридиловые кислоты.

Затем последовало множество подобных опытов, когда в бесклеточную систему добавлялись другие синтетические РНК и производился анализ полученных результатов. При добавлении полицитидиловой РНК (поли-Ц) синтезировалась аминокислота пролин. Ее кодом оказался триплет ЦЦЦ. Если брали полиуридиловую кислоту с добавкой полиаденила (поли-А), то получался белок, состоящий главным образом из фенилаланина, но в него входил и изолейцин.

Так, последовательно комбинируя в синтетических РНК по три основания из четырех, в лабораториях М. Ниренберга и С. Очоа в 1962 г. был расшифрован состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул.

В процессе изучения синтеза белка были установлены основные свойства генетического кода (кода наследственности).

1. *Код универсален* для всех живых организмов. Кодоны и-РНК едины для строго определенной аминокислоты любого организма.
2. *Код триплетен*. Местоположение каждой аминокислоты кодируется сочетанием строго определенных трех нуклеотидов и-РНК.
3. *Код вырожденный*. Одна аминокислота может кодироваться несколькими (от одного до шести) кодонами.
4. *Код непрерывающийся*. Нуклеотидная последовательность считывается в одном направлении подряд, триплет за триплетом.
5. *Кодон АУГ*, находящийся на конце 5' молекулы и-РНК, *является инициатором синтеза* полипептидной цепочки. Если данный кодон находится не в начале и-РНК, то он кодирует аминокислоту метионин.
6. *Кодоны УАГ (амбер), УАА (охра) и УГА (опал) являются терминаторами синтеза*. Они получили название «бессмысленных» кодонов, так как не кодируют аминокислоты. Когда считывание генетической информации в и-РНК доходит до одного из этих кодонов, дальнейший синтез полипептидной цепочки прекращается, и она отделяется от рибосомы.

**9. Изменчивость**

9.1. Понятие об изменчивости. Типы изменчивости

***Изменчивость*** – это способность живых организмов в период онтогенеза под влиянием факторов внешней среды утрачивать старые признаки и свойства и приобретать новые.

Изменчивость организмов выражается в двух типах: генотипической и фенотипической (рис. 33).

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | Изменчивость | | | |  | |
| Генотипическая (наследственная) | | |  | | Фенотипическая  (ненаследственная) | |
|  | |  | | | |  | |
| комбинационная | мутационная | | |  | модификационная | |

Рис. 33. Классификация изменчивости

***Генотипическая изменчивость*** связана с изменениями клеточных структур и генотипа организма. Она подразделяется на комбинационную и мутационную.

*Комбинационная изменчивость* характеризуется появлением новообразований в результате сочетания и взаимодействия генов родительских форм. *Мутационная изменчивость* вызывает структурные изменения генов и хромосом, ведущие к появлению новых наследственных признаков и свойств организма.

***Фенотипическая изменчивость*** не вызывает изменения генотипа. Она связана с реакцией одного и того же генотипана изменение внешних условий, в которых протекает развитие организмов.

Сравнительная характеристика типов изменчивости приведена в табл. 5.

Таблица 5. **Сравнительная характеристика типов изменчивости**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Изменчивость | Фенотипическая | Генотипическая |
| Объект изменений | Фенотип в пределах нормы реакции | Генотип |
| Фактор возникновения | Изменение условий окружающей среды | Рекомбинации генов, кроссинговер, мутации |
| Значение для особи | Повышает жизнеспособность и приспособленность к условиям среды | Полезные изменения приводят к выживанию, вредные − к гибели организма |
| Форма изменчивости | Групповая | Индивидуальная |
| Закономерность | Статистическая закономерность вариационных рядов | Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости |

9.2. Модификационная изменчивость

***Модификационной изменчивостью*** называют изменение фенотипа под действием факторов внешней среды, которое происходит без изменения генотипа.

По значению в модификационной изменчивости можно выделить следующие формы:

* модификации;
* морфозы;
* фенокопии.

***Модификации*** – это фенотипические различия у генетически тождественных особей, возникающие под воздействием факторов внешней среды. Проявляются как приспособительная реакция организмов на условия окружающей среды.

***Морфозы*** – это ненаследственные изменения фенотипа под влиянием экстремальных факторов окружающей среды или модификации, возникающие как выражение вновь возникших мутаций, не имеющие приспособительного характера.

***Фенокопии*** – это различные ненаследственные изменения, копирующие проявление различных мутаций.

Если молодое растение *одуванчика* расчленить на две части и высадить одну из них в обычных равнинных условиях, а другую – в горной местности, то развившиеся из них взрослые растения, несмотря на одинаковый генотип, будут резко отличаться друг от друга:

* растение, выросшее в горах, будет примерно в 10 раз меньше;
* различаются также окраска цветков, строение и опушение листьев.

Из семян, собранных с растений, выращенных в горах, получаются растения, ничем не отличающиеся от тех, которые растут в обычных условиях.

У *примулы* имеется раса, которая:

* при 15–20 оС цветет красными цветками;
* при перенесении ее в условия с температурой 30–35 оС начинает цвести белыми цветками;
* если цветущую белыми цветками примулу вновь перенести в условия с температурой 15–20 оС, то новые распускающиеся цветки окажутся также красными.

У некоторых сортов *пшеницы* окраска остей изменяется в зависимости от погодных условий:

* при сухой жаркой погоде во время налива зерна ости имеют черную окраску;
* при дождливой прохладной погоде черный пигмент не образуется и ости имеют белый цвет.

Точно также величина остевидных образований у некоторых безостых сортов *пшеницы* возрастает при выращивании в неблагоприятных, в частности, засушливых условиях:

* некоторые сорта мягкой пшеницы в одни годы или в одних районах возделывания относятся к разновидности *lutescens* (безостая);
* в другие годы или в других районах – *erithrospermum* (небольшие ости).

У растений *стрелолиста* резко изменяется форма листьев в зависимости от условий развития: наземного, подводного или при частичном погружении в воду.

Возникновение модификаций связано с тем, что такие важнейшие факторы среды, как свет, тепло, влага воздействуют на активность ферментов и в известной мере изменяют течение биохимических реакций, протекающих в развивающемся организме.

Из приведенных примеров видно, что различные признаки организма в разной степени изменяются под влиянием внешних условий:

* + одни из них очень пластичны и варьируют;
  + другие менее изменчивы;
  + третьи могут быть изменены условиями среды лишь в очень малой степени;
  + некоторые признаки практически не изменяются.

У *одуванчиков* величина листьев зависит от температуры, при которой шло формирование листьев:

* при более низкой температуре формируются более мелкие листья и вырезы на листовой пластинке увеличены;
* при более высокой температуре (15–20 °С) листья формируются более крупные и с небольшими вырезами пластинки.

Однако при какой бы температуре ни шло формирование листьев, у взрослых растений нет ни слишком маленьких (несколько миллиметров), ни слишком больших (более 40 см) листьев. Значит, под влиянием среды признаки могут изменяться только в определенных границах.

Генотип у *примулы* способен дать красную окраску цветов при температуре 15−20 °С и белую при высокой температуре, но ни при какой температуре он не дает голубых, синих, фиолетовых или желтых цветов.

Пределы модификационной изменчивости признака называют его ***нормой реакции***.

Норма реакции может быть:

* широкой (размеры и количество клубней у картофеля);
* узкой (содержание крахмала);
* однозначной (окраска цветков и клубней).

*Модификационная изменчивость характеризуется рядом особенностей*:

1. Модификации носят обратимый характер в пределах одного поколения, т. е. со сменой внешних условий у взрослых особей меняется степень выраженности тех или иных признаков.
2. Модификации носят адекватный характер, т. е. степень выраженности признака находится в прямой зависимости от вида и продолжительности действия того или иного фактора.
3. Модификации носят приспособительный, адаптивный характер, т. е. в ответ на изменившиеся условия среды у особи проявляются такие фенотипические изменения, которые способствуют ее выживанию.
4. Модификации характеризуются массовостью. Это обусловлено тем, что один и тот же фактор вызывает примерно одинаковое изменение у растений, сходных генотипически.
5. При модификационной изменчивости генотип не затрагивается, поэтому модификации не наследуются. Наследуется норма реакции, которая обусловлена генотипом.

Таким образом, все признаки и свойства организмов генетически детерминированы и могут изменяться под влиянием среды без изменения генотипа только в пределах нормы реакции.

Практическое использование закономерностей модификационной изменчивости имеет большое значение в растениеводстве, так как позволяет предвидеть и заранее планировать максимальное использование возможностей каждого сорта растений (например, индивидуальные показатели достаточного количества света для каждого растения). Создание заведомо известных оптимальных условий для реализации генотипа обеспечивает их высокую продуктивность.

9.3. Мутационная изменчивость.  
Понятие о мутациях

***Мутации*** – это прерывистые, скачкообразные изменения организма, стойко передающиеся из поколения в поколение.

Термин впервые ввел голландский генетик Г. Де-Фриз в 1901 г.  
Он создал ***мутационную теорию***.

Однако обоснование идеи о мутациях до Г. Де-Фриза было дано профессором Томского университета С. И. Коржинским в 1899 г.

*Основные положения мутационной теории Г. Де-Фриза*:

1. Мутации – количественные и качественные наследственные изменения организма.
2. Возникают внезапно, без всяких переходов.
3. Идут в различных направлениях (могут быть полезными, нейтральными, вредными).
4. Одни и те же мутации могут возникать повторно.

Процесс возникновения мутаций называют ***мутагенезом***.

Можно выделить два типа мутагенеза:

* естественный (спонтанный);
* искусственный (индуцированный).

9.3.1. Естественный мутагенез.  
**Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости**

***Естественные мутации*** широко распространены в природе.

В 1590 г. в саду аптекаря Шпрингера среди растений обыкновенного чистотела была найдена форма, отличавшаяся глубокоперисторассеченными листьями.

В 1761 г. у французского садовода появился экземпляр *земляники* с цельнокрайними листьями, который существует и в настоящее время как отдельная разновидность.

Обнаружены и описаны деревья (*обыкновенный барбарис*) с красными листьями.

У *дурмана* нашли форму, семенные коробочки у которой не имели швов, и этот признак стойко передавался последующим поколениям.

Почковые мутации, описанные Ч. Дарвином:

* разноокрашенные ягоды на одной ветке крыжовника;
* появление ветви с красными плодами на дереве желтоплодной сливы;
* образование плодов, похожих на персик, на дереве миндаля.

Э. Бауром установлено, что у *львиного зева* на каждые 1000 растений приходится не менее двух мутаций, касающихся строения и окраски цветка.

Ценная спонтанная мутация безалкалоидного *люпина* была выделена в 1935 г. немецкими селекционерами Р. Зенгбушем и И. Хакбартом среди растений желтого алкалоидного люпина.

Естественные мутации дали начало многочисленным культурным формам *астр, цикламенов, пионов, петуний, левкоев, роз* и других растений с махровыми цветками.

Закономерности естественного мутагенеза:

* + - 1. В естественных условиях мутации возникают сравнительно редко.
      2. Частота мутаций у разных видов организмов различная:
* мутация белых глаз у дрозофилы образуется с частотой 1:100000 гамет;
* у человека многие гены мутируют с частотой 1:200000 гамет.

1. Разные гены у одного и того же организма мутируют с различной частотой:

* у кукурузы ген окрашенного алейронового слоя мутирует с частотой одна мутация на 500 гамет;
* ген морщинистого эндосперма – одна мутация на 1000000 гамет.

1. Сходные гены в различных генотипах мутируют с различной скоростью.

Н. И. Вавилов установил, что систематически близкие виды растений имеют сходные и парралельные ряды наследственных форм и чем ближе стоят виды по происхождению, тем резче проявляется сходство между рядами морфологических и физиологических признаков.

Например, у различных родов злаков – риса, пшеницы, ячменя, овса, проса, сорго, кукурузы, пырея – были обнаружены сходные ряды наследственных изменений: по остистости и окраске колоса, форме и консистенции зерна, скороспелости, холодостойкости, отзывчивости на удобрения (табл. 6).

Таблица 6. **Гомологические ряды наследственной изменчивости признаков зерна  
и биологических свойств видов в семействе Злаковые**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Наследственно изменяющиеся признаки и свойства | | Рожь | Пшеница | Ячмень | Овес | Просо | Сорго | Кукуруза | Рис | Пырей |
| 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| **Признаки зерна** | | | | | | | | | | |
| Окраска | Белая | + | + | + | + | + | + | + | + | − |
| Красная | + | + | + | − | + | + | + | + | + |
| Зеленая | + | + | + | + | + | − | + | + | + |
| Черная | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Фиолетовая | + | + | + | − | − | + | + | + | + |
| Форма | Округлая | + | + | + | + | + | + | + | + | − |
| Удлиненная | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Консистенция | Стекловидная | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Мучнистая | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Восковидная | − | + | + | − | + | + | + | + | + |
| **Биологические свойства** | | | | | | | | | | |
| Образ жизни | Озимый | + | + | + | + | + | − | − | + | + |
| Яровой | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Полуозимый | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Окончание табл. 6

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| Скороспелость | Поздняя | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Ранняя | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Экологический тип | Гидрофит | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Ксерофит | + | + | + | + | + | + | + | − | + |
| Холодостойкость | Низкая | + | + | + | + | + | + | + | + | − |
| Высокая | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Отзывчивость на удобрения | Высокая | + | + | + | + | − | − | + | − | − |
| Низкая | + | + | + | + | − | − | + | − | − |

Примечание. Знаком «+» обозначены формы, имеющие данный признак или свойство.

На основе обобщения огромного количества наблюдений Н. И. Вавилов сформулировал ***закон гомологических рядов в наследственной изменчивости*** (1920):

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

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости может быть выражен в виде формулы

L1 (a+b+c …);

L2 (a+b+c …); (3)

L3 (a+b+c …),

где L1, L2, L3 – родственные виды или роды растений;

a, b, c – ряды сходных наследственных признаков.

Использование закона гомологических рядов в селекции позволяет:

* правильно ориентироваться в многообразии наследственных изменений;
* находить нужные, но отсутствующие в данное время у того или иного вида формы, если они имеются у родственного вида;
* создавать нужные формы искусственно.

У твердой пшеницы до 20-х гг. прошлого столетия были известны только остистые разновидности. Но наличие безостых разновидностей у мягкой пшеницы указывало на возможность нахождения или создания путем гибридизации безостых форм твердой пшеницы. Такие формы действительно были обнаружены Н. И. Вавиловым в Абиссинии (Эфиопия), а известный селекционер А. П. Шехурдин в результате скрещивания твердых остистых сортов с мягкими безостыми вывел безостые сорта твердой яровой пшеницы.

Мягкая пшеница представлена в культуре озимыми и яровыми формами, у твердой пшеницы до последнего времени были известны лишь типичные яровые формы. Исходя из закона гомологической изменчивости можно было предположить, что и у этого вида будут обнаружены или созданы озимые сорта. Такие сорта твердой озимой пшеницы действительно выведены Ф. Г. Кириченко.

На основании закона гомологических рядов были созданы безъязычковые формы ячменя, найдены формы и сорта чечевицы с зелеными семядолями, созданы формы сои с неопушенными бобами.

9.3.2. Индуцированный мутагенез.  
Мутагены, антимутагены и радиопротекторы

***Индуцированный мутагенез*** – это процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием искусственных мутагенов.

Индуцированный мутагенез позволяет, не изменяя генотип в целом, изменить какое-то свойство. Но одновременно изменяется ряд характеристик: прочность и высота стебля, длина вегетационного периода, устойчивость к болезням, качество продукции, продуктивность.

Мутагены классифицируются по следующим группам:

* физические;
* химические;
* биологические.

К физическим мутагенам относится радиационное излучение, все виды которого условно можно разделить на две категории:

* *электромагнитное* (рентгеновские лучи, ультрафиолетовое и гамма-излучение – 60Со и 137Cs);
* *корпускулярное* (излучение электронов, протонов, нейтронов, позитронов, альфа-лучей).

К физическим мутагенам также можно отнести высокую и низкую температуру, механические воздействия, ультразвук.

Из химических веществ мутагенной активностью обладают те, которые проникают в клетки и взаимодействуют с молекулой ДНК:

* *ингибиторы азотистых оснований* (кофеин, этилуретан и др.) подавляют синтез гуанина и тимина, в результате чего образуются необычные основания, которые затем включаются в ДНК и тем самым вызывают мутации;
* *аналоги азотистых оснований* (кофеин, 5-бромурацил) включаются в ДНК на место тимина;
* *алкилирующие соединения* (диметилсульфат, диэтилсульфат, этиленимин, нитрозоэтилмочевина, нитрозометилмочевина) имеют алкильные группы, которые могут присоединяться к фосфатным группам, пуриновым и пиримидиновым азотистым основаниям ДНК, что вызывает изменение структуры молекулы ДНК;
* *окислители, восстановители, свободные радикалы* (азотистая кислота, перекиси, альдегиды, соли тяжелых металлов);
* *акридиновые красители* мешают нормальной репликации молекулы ДНК, в результате во вновь синтезированной молекуле ДНК выпадают или оказываются лишними одна или несколько пар азотистых оснований.

Такие соединения, как нитрозоэтилмочевина (НЭМ), нитрозометилмочевина (НММ) и некоторые другие способны вызывать до 100 % мутаций. Их называют ***супермутагенами***;

К биологическим мутагенам относят:

* специфические последовательности ДНК, способные к передвижению в пределах генома, так называемые «прыгающие гены»;
* некоторые вирусы (вирус кори, краснухи, гриппа);
* продукты обмена веществ (продукты окисления липидов);
* антигены некоторых микроорганизмов.

***Антимутагенами*** называются вещества, обладающие способностью снижать частоту спонтанных или индуцированных мутаций.

Они используются для предотвращения генетических изменений и снижают уровень мутаций на 60–70 %.

К антимутагенам относятся: витамины и провитамины (витамины А, В, С, Е), аминокислоты (аргинин, гистидин, метионин, цистеин), ферменты (пероксидаза, каталаза), фармакологические средства (интерферон), группа веществ с антиокислительными свойствами (производные галловой кислоты).

***Радиопротекторами*** называются вещества, способные защищать клетку или организм от любого действия ионизирующей радиации.

Радиопротекторы используют в целях профилактики. Условно радиопротекторы можно разбить на две группы:

* + радиопротекторы кратковременного, одномоментного действия, которые вводят в организм за короткий промежуток времени до облучения;
  + радиопротекторы пролонгированного действия, которые вводят многократно, обычно небольшими дозами до лучевого воздействия.

К радиопротекторам относятся: цистеин, тиомочевина, глутатион, цистин, меланин, бескислородная среда.

9.4. Классификация мутаций

В зависимости от уровня организации живых организмов выделяют мутации на генном, хромосомном, тканевом, организменном и популяционном уровнях (рис. 34).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Уровни организации | | | | | | | | | |
|  |  | | |  |  | | |  | |
| Молекулярный | | Клеточный | Тканевый | | | Организменный | Популяционный | |
|  | |  |  | | |  |  | |
| генные | | хромосомные | соматические | | | морфологические | вредные | |
|  | | цитоплазматические | генеративные | | | физиологические | нейтральные | |
|  | |  |  | | | биохимические | полезные | |

Рис. 34. Классификация мутаций

**Генные мутации** вызывают изменение структуры молекулы ДНК. Происходят они под влиянием химических мутагенов.

Генные мутации происходят по типу:

* замены нуклеотидов;
* выпадения нуклеотидов;
* вставки нуклеотидов;
* удвоения нуклеотидов;
* изменения порядка чередования нуклеотидов.

*Мутации по типу замены нуклеотидов* происходят в результате нарушения процессов репликации и репарации, а также ошибочного включения нуклеотида, несущего химически измененную форму основания или его аналога. При этом происходит замена одного азотистого основания другим, но количество нуклеотидов в цепи не меняется (рис. 35).

В некоторых случаях замена одного основания на другое может привести к появлению одного из триплетов (АТТ – охра, АТЦ – опал, АЦТ – амбер), не кодирующих никакой аминокислоты.

5' А Т А Ц **Ц** А Т Г Г 3' 5' А Т А Ц **Т** А Т Г Г ... 3'

││ ││ ││ │││ │││ ││ ││ │││ │││ ││ ││ ││ │││ ││ ││ ││ │││ │││

3' Т А Т Г **Г** Т А Ц Ц 5' 3' Т А Т Г **А** Т А Ц Ц ... 5'

Рис. 35. Мутация по типу замены нуклеотидов

*Мутации по типу выпадения или вставки нуклеотидов* происходят спонтанно в результате выпадения или вставки в ДНК одной или нескольких пар комплементарных нуклеотидов, что приводит к изменению состава зашифрованного в ней пептида (рис. 36−38).

5' АААЦГТААЦ … 3' – последовательность нуклеотидов ДНК

УУУ−ГЦА−УУГ … – последовательность кодонов и-РНК

Фен – Ала – Лей … – последовательность аминокислот

Рис. 36. Исходное состояние цепочки ДНК

5' АААЦГТААЦА … 3' – последовательность нуклеотидов ДНК

УУУ−ЦАУ−УГУ … − последовательность кодонов и-РНК

Фен – **Гис** – **Цис** … – последовательность аминокислот

Рис. 37. Мутация по типу выпадения нуклеотидов

**А**

5' ААА ЦГТААЦ … 3'' – последовательность нуклеотидов ДНК

УУУ−УГЦ−АУУ … − последовательность кодонов и-РНК

Фен – **Цис** – **Илей** … – последовательность аминокислот

Рис. 38. Мутация по типу выпадения и вставки нуклеотидов

*Мутации по типу инверсии* последовательности нуклеотидов в гене происходят вследствие поворота участка ДНК на 180° (рис. 39).

5' ТАА**ЦГТАТ**ЦГАГГ… 3' 5' ТАА**ТАТГЦ**ЦГАГГ… 3'

Рис. 39. Мутация по типу инверсии

Функциональная классификация генных мутаций:

* очень часто снижают жизнеспособность клетки или организма;
* часто вызывают гибель организма;
* реже оказываются нейтральными, т. е. не влияют на жизнеспособность организмов;
* крайне редко оказывают благоприятное действие.

***Хромосомные мутации***, или ***аберрации***, являются более грубыми нарушениями наследственных структур, чем генные мутации, и касаются структуры хромосом (структурные мутации) и количества хромосом в клеточном наборе (геномные мутации). Возникают под влиянием физических мутагенов.

Структурные хромосомные мутации связаны со следующими особенностями:

* нарушением целостности структуры хромосомы;
* нарушением групп сцепления генов;
* процессом фрагментации хромосомы.

Эти мутации бывают двух типов:

* внутрихромосомные − изменяют порядок расположения генов в хромосоме;
* межхромосомные − заключаются во взаимном обмене фрагментов хромосом.

Различают следующие структурные хромосомные перестройки:

* делеции (дифишенси);
* дупликации;
* инверсии;
* инсерции;
* транслокации;
* транспозиции (рис. 40−46).

*Делеция (нехватка)* – это потеря (нехватка) среднего участка хромосомы вследствие ее разрыва в двух точках (интеркалярная делеция).

ABC×D×EFGH → АВС–EFGН

Рис. 40. Делеция

Если происходит отрыв концевого фрагмента (терминальная делеция), нехватка называется *дифишенси*.

ABCDEFG×H → ABCDEFG–

Рис. 41. Дифишенси

*Дупликация* – удвоение фрагмента хромосомы (процесс, противоположный делеции).

А**ВС**DEFGH → А**ВСВС**DEFGН

Рис. 42. Дупликация

*Инверсия* – переворот участка хромосомы на 180 о, что изменяет расположение генов на одном из участков хромосомы в обратной последовательности.

ABC**DEF**GH → ABC**FED**GН

Рис. 43. Инверсия

*Инсерция* – перемещение фрагмента хромосомы по ее длине, замена локализации генов.

A**BC**DEFGH → A−D**BC**EFGH

Рис. 44. Инсерция

*Транслокация* – изменение положения какого-либо участка хромосомы в хромосомном наборе.

К наиболее распространенному типу транслокаций относятся реципрокные, при которых происходит обмен участками между двумя негомологичными хромосомами.

**АВСDЕFGH MNOCDEFGН**

**MNOPQR АВРQR**

Рис. 45. Транслокация

*Транспозиция* – изменение положения участка хромосомы без реципрокного обмена, путем включения в другую хромосому или оставаясь в той же хромосоме.

**АВСDЕFGH MNOАВCDEFGН**

**MNOPQR РQR**

Рис. 46. Транспозиция

**Геномные мутации** – это мутации, происходящие вследствие изменения количества хромосом. В основе этих нарушений лежат механизмы нерасхождения хромосом в момент деления клеток, главным образом в мейозе.

Различают следующие типы геномных мутаций:

* *гаплоидия* – уменьшение диплоидного набора хромосом в 2 раза;
* *гетероплоидия* – изменение числа хромосом.

Классификация гетероплоидов:

* *автополиплоидия* – увеличение числа хромосом за счет умножения геномов одного вида;
* *аллополиплоидия* – увеличение числа хромосом за счет слияния геномов разных видов;
* *анеуплоидия* – увеличение или уменьшение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору.

**Цитоплазматические мутации** происходят в хлоропластах, митохондриях и плазмидах, т. е. в ДНК-содержащих структурах.

По месту возникновения (тканевый уровень) мутации подразделяются на следующие типы:

* *генеративные* (возникают в гаметах и клетках, из которых они образуются, и передаются следующим поколениям);
* соматические (происходят в клетках тела и наследуются только дочерними клетками).

По действию (организменный уровень) мутации делятся на следующие типы:

* *морфологические* (изменяют проявление любого внешнего признака);
* *физиологические* (влияют на функции отдельных органов, рост и развитие организма);
* *биохимические* (вызывают различные изменения химического состава клеток и тканей).

В зависимости от влияния на жизнеспособность и плодовитость организма (популяционный уровень) мутации бывают:

* полезные (повышают устойчивость организма к неблагоприятным внешним условиям, усиливают плодовитость, позволяют увеличивать продуктивность у растений);
* нейтральные (не влияют на жизнеспособность и плодовитость организмов);
* вредные (тормозят нормальный ход жизненных процессов, понижают жизнеспособность организма).

Совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена, называют **спектром мутаций**, который может быть широким (при большом разнообразии мутаций) и узким (при однотипных мутациях).

9.5. Репарационные системы клетки

***Репарационная система клетки*** направлена на защиту молекулы ДНК от повреждений.

Фотохимические повреждения ДНК обнаруживаются после облучения ее ультрафиолетовым светом и связаны с ***димеризацией*** (соединением) двух соседних остатков тимина, находящихся в одной нуклеотидной цепи (рис. 47).

5' А Т А Ц А А Г Г … 3'

││ ││ ││ │││ ││ ││ │ ││ │││

3' Т А Т Г **Т=Т** Ц Ц … 5'

димер тимин

Рис. 47. Повреждение ДНК,  
связанное с димеризацией

Такое связывание двух тиминовых оснований в результате поглощения одним из них кванта ультрафиолетового света нарушает вторичную структуру двойной спирали ДНК и подавляет функцию гена, на участке которого произошла димеризация. В дальнейшем было установлено, что клетки могут репарировать (исправлять) некоторые фотохимические повреждения ДНК.

Таким образом, репарация – это процесс «починки» ДНК.

Установлено несколько видов репараций:

* фотореактивация;
* темновая репарация;
* пострепликационные процессы;
* SOS-репарация.

При *фотореактивации* нормальная жизнедеятельность облученных ультрафиолетовым светом клеток восстанавливается:

* 1. После облучения их квантами видимого света.
  2. Репарирующие ферменты (фотолиаза) восстанавливают первоначальную структуру ДНК путем разъединения димеров.

При *темновой репарации* восстановление первичной структуры ДНК происходит в темноте:

* 1. Фермент *эндонуклеаза* находит пораженный участок в одной нити ДНК и вырезает его.
  2. Фермент *экзонуклеаза* расширяет вырез, удаляя из нити ДНК от 500 до 1000 нуклеотидов.
  3. Фермент *ДНК-полимераза* застраивает образовавшийся разрыв по матрице неповрежденной нити ДНК.
  4. Фермент *ДНК-лигаза* сшивает разорванную цепь, восстанавливая двуспиральную структуру.

Если повреждений в ДНК много, то темновая репарация не успевает исправить все повреждения до репликации. Поэтому может существовать так называемый *пострепликационный процесс*. Этот вид репарации не ликвидирует мутационные дефекты (измененные основания), а устраняет некоторые их следствия – бреши.

*SOS-репарация –* это заполнение бреши против поврежденных нуклеотидов с помощью специальной ДНК-полимеразы SOS, которая может застроить нить ДНК, несмотря на повреждение матрицы, произвольными нуклеотидами.

**10. ПОЛИПЛОИДИЯ**

10.1. Классификация полиплоидов по Г. Винклеру

Наследственная изменчивость, связанная с кратным основному увеличением числа хромосом, обычно называется ***полиплоидией*** (от греч. *рoly* – много и *ploos* – складывать).

В широком смысле слова под ***полиплоидией*** понимается изменчивость числа хромосом вообще.

История полиплоидии начинается с открытия, сделанного московским профессором И. И. Герасимовым, который в 1890 г., воздействуя на водоросль спирогиру низкой температурой и некоторыми наркотиками, обнаружил, что у нее задерживается деление клеток. При этом увеличивались размеры самих клеток, ядер и появлялись некоторые другие особенности. Позднее было установлено, что такие изменения клеток растений связаны с увеличением числа хромосом.

Причинами возникновения полиплоидов являются:

1. Неравное расхождение хромосом к полюсам в анафазе.
2. Деление ядра без деления клетки.
3. Удвоение хромосом без их разделения.

Различают два типа возникновения полиплоидов:

* митотический, который связан с нарушениями митоза в соматических клетках;
* *мейотический*, который связан с нарушениями мейоза и процесса образования микро- и макроспор.

Факторы, вызывающие полиплоидию:

* физические (изменение температуры, влияние радиации);
* химические (действие наркотических веществ);
* механические (пасынкование, декапитация).

Полиплоидия очень широко распространена в природе − более половины видов покрытосеменных растений являются полиплоидами или имеют полиплоидные ряды:

|  |  |
| --- | --- |
| Пасленовые  Щавель  Роза  Овес  Пшеница  Свекла  Слива  Земляника | 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144;  20, 40, 60, 80, 100, 120, 200;  14, 21, 28, 35, 42, 56;  14, 28, 42;  14, 28, 42;  18, 36, 54;  16, 32, 48;  14, 28, 42, 56. |

***Полиплоидный ряд*** – это группа родственных видов, у которых наборы хромосом составляют ряд возрастающего кратного увеличения числа хромосом.

Для каждого рода или семейства растений существует свой оптимальный уровень плоидности, обеспечивающий наиболее благоприятное протекание всех биохимических и физиологических процессов. Например, для пшеницы наиболее благоприятно тетраплоидное и гексаплоидное состояние; для сахарной свеклы оптимальным уровнем оказался триплоидный, тетраплоиды у этой культуры менее продуктивны, чем триплоиды, а гекса- и октаплоиды имеют очень низкую жизнеспособность.

Термин «полиплоидия» и классификацию полиплоидов предложил Г. Винклер в 1916 г. (рис. 48).

Таким образом, естественные и экспериментально возникающие полиплоиды можно подразделить на три основные группы:

* автополиплоиды;
* аллополиплоиды;
* анеуплоиды.

Особую группу хромосомных изменений составляют организмы, имеющие в соматических клетках уменьшенное в 2 раза по сравнению с диплоидным число хромосом, – гаплоиды. Они делятся на моногаплоиды и полигаплоиды. Первые получаются из диплоидных, а вторые из полиплоидных форм.

2n+2n

аллоплоиды

… 6n 5n 4n 3n 2n n

гексаплоиды пентаплоиды тетраплоиды триплоиды гаплоиды

автополиплоиды

2n−1 2n−2 2n+1 2n+2

нуллисомики моносомики трисомики тетрасомики

анеуплоиды

Рис. 48. Классификация полиплоидов

10.2. Автополиплоидия. Причины возникновения в природе  
и методы получения в эксперименте

***Автополиплоиды*** – это организмы, полученные искусственно или спонтанно возникшие в природе в результате кратного увеличения числа хромосом.

При увеличении гаплоидного набора в 4 раза (или удвоения диплоидного набора) получаются тетраплоиды, при увеличении в 6 раз – гексаплоиды, в 8 раз – октаплоиды. Если гаплоидное число увеличивается в 3 раза, образуются триплоиды, при увеличении гаплоидного числа в 5 раз – пентаплоиды и т. д.

В природе автополиплоиды возникают в результате нарушения процесса мейоза, когда вместо гаплоидных гамет (n) формируются нередуцированные гаметы (2n). Если две диплоидные гаметы сливаются, то образуется тетраплоидная зигота (4n). Установлено, что чаще такие формы формируются в предгорных районах.

В эксперименте автополиплоиды получают митотически и мейотически. Колхицином (0,01–0,25 %) обрабатывают точки роста, семена, пыльцу, корневую систему растений. Колхицин подавляет в молодых клетках проростков функции веретена клеточного деления, обеспечивающего расхождение хромосом к полюсам. Но рост клетки и деление хромосом при этом не прекращаются, клеточная перегородка не образуется, и возникает клетка с увеличенным вдвое числом хромосом.

Для получения полиплоидных форм наряду с колхицином используют также и другие химические вещества: аценафтен, нафталин, гидрохлорид, этиленимин, ауранцию, аппиоль, закись азота (N2О). Но по эффективности они уступают колхицину.

Особенности автополиплоидов:

* увеличение размеров ядер и клеток, устьиц, хлоропластов;
* увеличение размеров пыльцевых зерен и некоторых органов растений;
* увеличение вегетативной массы и общей мощности растений;
* удлинение вегетационного периода;
* понижение семенной продуктивности.

У некоторых культур полиплоидия используется преимущественно при создании триплоидных гибридов. У сахарной свеклы она основана на получении тетраплоидных форм этой культуры и последующем скрещивании их с обычными диплоидными сортами (рис. 49).

Диплоидный  
сорт  
(2n=18)

Тетраплоидная  
форма  
(4n=36)

Диплоидный сорт  
(2n=18)

колхицини-  
рование

×

Триплоидный  
гибрид  
(3n=27)

Рис. 49. Схема получения триплоидных гибридов у сахарной свеклы

Тетраплоидные растения легко переопыляются с диплоидными сортами, давая в большом количестве триплоидные семена. Их нельзя размножать путем пересева, а необходимо ежегодно по определенной программе проводить скрещивания заранее подобранных.

Автополиплоиды у многих культур используют в качестве исходного материала для создания новых сортов. Наибольшие успехи достигнуты в селекции автополиплоидных форм ржи, клевера, мяты, турнепса.

10.3. Аллополиплоидия.  
Амфидиплоиды и способы их получения

***Аллополиплоиды*** – организмы, возникающие в результате отдаленной гибридизации от объединения разных наборов хромосом.

Аллополиплоиды, создающиеся в результате четного увеличения хромосомных наборов при скрещивании двух видов или родов, называются амфидиплоидами (от греч. *аmphi* – оба и диплоид). Аллополиплоиды, имеющие три гаплоидных набора хромосом, принадлежащих разным видам, называются аллотриплоидами, пять – аллопентаплоидами и т. д.

*Особенности аллополиплоидов*:

* могут возникать в природе или быть получены искусственно путем удвоения числа хромосом у межвидовых или межродовых гибридов;
* в отличие от автополиплоидов, характеризующихся гомогеномностью, аллополиплоиды гетерогеномны;
* им обычно присущи признаки и свойства исходных диплоидных родительских форм в разных сочетаниях;
* они сохраняют мощность развития, но, как правило, стерильны. Полиплоидизация позволяет восстановить их плодовитость.

Классическим примером аллополиплоидии служат капустно-редечные гибриды, полученные Г. Д. Карпеченко в 1924 г.

Г. Д. Карпеченко скрещивал редьку Raphanus sativus (2n=18) с капустой Bra*ssica* *ol*еrаcea (2n=18). Оба вида имеют в диплоидном наборе одинаковое число хромосом и образуют гаметы с девятью хромосомами. Гибриды между этими родами имеют 18 хромосом, но оказываются полностью стерильными в связи с неправильным расхождением хромосом во время мейоза. Лишь в редких случаях, когда из-за нерасхождения хромосом образовывались яйцеклетки с удвоенным их числом, оплодотворявшиеся спермиями такого же типа, плодовитость восстанавливалась: в каждой гамете было по одному гаплоидному набору редьки и капусты 9Р+9К, а у гибридов оказалось 36 хромосом, слагающихся из двух полных наборов редьки и капусты. Мейоз у них теперь мог проходить нормально, каждая хромосома имела себе парную, гомологичную, хромосому. Эти 36-хромосомные гибриды были не только плодовитыми, но и константными: они не расщеплялись при последующем размножении, так как хромосомы редьки и капусты между собой не перекомбинировались. Эти гибриды отличались мощным ростом, а по строению стручка занимали как бы промежуточное положение: он состоял из двух половинок − одна была похожа на стручок капусты, вторая – на стручок редьки.

Г. Д. Карпеченко, учитывая, что эти гибриды несут полные наборы хромосом редьки и капусты и имеют некоторые признаки, свойственные обоим видам, дал им название Raphanobrassica.

Промежуточные гибриды между рожью и пшеницей были найдены в 1891 г. Римпау в Германии, в 1918 г. Г. К. Мейстер на Саратовской сельскохозяйственной опытной станции, в 1925 г. В. Н. Лебедевым на Белоцерковской опытно-селекционной станции. Поскольку в этих гибридах сочетались признаки двух родов растений – пшеницы и ржи,  
С. Г. Навашин в 1927 г. назвал их амфидиплоидами, а позднее  
В. Е. Писарев и Салер дали им наименование Triticale – тритикале.

В. Е. Писарев получил 56-хромосомные тритикале (рис. 50).

Рожь  
*Secale cereale*

(2n=14)

Пшеница мягкая   
*Triticum aestivum*

(6n=42)

×

F1 (21+7=28)

удвоение числа хромосом

путем колхицинирования

Triticale

(8n=56)

Рис. 50. Схема получения 56-хромосомной тритикале

Геномная схема этого процесса может быть записана таким образом: A1A1B1B1DD × RR → A1B1DR × 2 → A1A1B1B1DDRR.

Гексаплоидные 42-хромосомные Triticale создаются в результате скрещивания озимой или яровой твердой пшеницы с рожью и колхицинированием полученных гибридов (рис. 51).

Рожь  
*Secale cereale*

(2n=14)

Пшеница твердая  
*Triticum durum*

(4n=28)

×

F1 (14+7=21)

удвоение числа хромосом

путем колхицинирования

Triticale

(6n=42)

Рис. 51. Схема получения 42-хромосомной тритикале

Геномная схема получения таких *Triticale* имеет следующий вид: AABB × RR → ABR × 2 → AABBRR.

Новый способ получения тритикале с использованием тетраплоидной ржи предложил белорусский селекционер И. А. Гордей (рис. 52).

Рожь тетраплоидная  
*Secale cereale*

(4n=28)

Пшеница твердая  
*Triticum durum*

(4n=28)

×

F1 (14+14=28)

удвоение числа хромосом

путем колхицинирования

Triticale

(8n=56)

Рис. 52. Схема получения 56-хромосомной тритикале

56-хромосомные тритикале характеризуются высоким содержанием белка (19–23 %) и лизина, крупным колосом, быстрым ростом, повышенной устойчивостью к болезням. Наличие у Triticale генома ржи (R) делает их более зимостойкими по сравнению с обычными сортами озимой пшеницы. Но вследствие пониженной плодовитости и большого числа анеуплоидов озерненность 56-хромосомных Triticale составляет только 50–70 %.

Сравнительное изучение 56- и 42-хромосомных *Triticale* показало, что последние представляют значительно большую практическую ценность.

10.4. Анеуплоидия.  
Причины возникновения и способы использования

***Анеуплоиды*** – это организмы, имеющие в основном наборе увеличенное или уменьшенное, но некратное гаплоидному число хромосом.

Анеуплоиды, у которых недостает одной из пары гомологичных хромосом, называются моносомиками (2n−1); если недостает двух гомологичных хромосом, это ***н***уллисомики (2n−2). В первом случае отсутствует одна из гомологичных хромосом какой-то пары, во втором – полностью выпадает одна пара гомологичных хромосом.

Анеуплоиды, у которых полный набор увеличен на одну хромосому, называются трисомиками (2n+1), а если таких дополнительных хромосом окажется две, это будут тетрасомики (2n+2). В первом случае какая-то пара гомологичных хромосом увеличивается на одну, т. е. происходит трисомия; во втором – одна из хромосом численно увеличивается в четыре раза, т. е. происходит тетрасомия.

Анеуплоиды могут возникать спонтанно при неправильном расхождении хромосом во время деления клеток. В результате неправильной ориентации или разделения хромосом в метафазе образуются дочерние клетки с дупликациями или нехватками по отдельным хромосомам. При слиянии возникших на этой основе гамет получаются анеуплоидные организмы.

По данным Р. Райли, у пшеницы общая частота спонтанно возникающих анеуплоидов равна приблизительно 1 %.

У человека при оплодотворении возникает не менее 6 % анеуплоидных зигот от общего количества всех зачатий, но большинство их погибает на ранних стадиях эмбрионального развития.

При наличии лишней хромосомы (2n+1) или при нехватке одной из двух хромосом (2n−1) в определенной степени изменяется фенотип организма. Сравнивая особей с такими отклонениями, удается установить роль лишней или недостающей хромосомы в генотипе.

Получить полный набор моносомиков у какого-либо вида растений очень трудно и требуется много времени. Впервые он был получен у табака Nicotiana tabacum. У мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг также была получена серия моносомиков и нуллисомиков.

Анеуплоиды используют для установления роли каждой отдельной хромосомы и локализованных в ней генов в определении морфологических и хозяйственно-биологических признаков: устойчивости к полеганию и различным заболеваниям, карликовости, качеству муки и др. Например, нуллисомик по хромосоме 16 у краснозерного сорта пшеницы Чайниз Спринг имеет белые зерна. Следовательно, гены, определяющие красную окраску у этого сорта, локализованы в хромосоме 16. Развитие остей контролируется генами, локализованными в  
8-й и 10-й хромосомах.

Большое значение метода моносомного анализа состоит в том, что благодаря ему открылась возможность использования генетической инженерии, т. е. экспериментального составления генотипов путем замены, введения или добавления в них нужных хромосом от одного сорта другому. При добавлении хромосом ржи в хромосомный набор пшеницы в полученных линиях удается наблюдать генетический эффект отдельных хромосом ржи и их влияние на такие важные хозяйственно полезные признаки, как зимостойкость и устойчивость к болезням.

10.5. Гаплоидия.  
Способы получения и использования

Гаплоиды – это организмы, у которых содержится в два раза меньше хромосом, чем у исходных форм.

Гаплоиды развиваются из одной клетки с генотипом гаметы, минуя оплодотворение; из яйцеклетки, синергиды, антиподы или пыльцевого зерна.

Характерными особенностями гаплоидов являются:

* уменьшение размеров всех клеток и органов;
* в их фенотипе могут проявляться не только доминантные, но и рецессивные гены, так как у гаплоидов одинарный набор хромосом.

Спонтанно гаплоиды возникают с различной частотой, постоянной для каждого вида, сорта и даже линии. Так, средняя частота гаплоидии у кукурузы 1:900, тогда как у разных линий она варьирует от 1:145 до 1:4500. У хлопчатника гаплоидные растения встречаются в среднем с частотой 0,0003–0,0025 %. В то же время у некоторых линий частота гаплоидии выше 20 %.

Для искусственного получения гаплоидов используют несколько методов:

* опыление чужеродной пыльцой;
* опыление растений пыльцой, обработанной рентгеновскими или гамма-лучами;
* близнецовый метод;
* метод задержки опыления;
* метод культуры пыльников.

*Метод опыления чужеродной пыльцой* основан на стимуляции гаплоидного партеногенеза. При опылении пыльцой другого вида или рода нарушается процесс оплодотворения. Один из спермиев сливается с центральным ядром зародышевого мешка и дает начало эндосперму, а другой стимулирует апомиктическое развитие яйцеклетки и дегенерирует.

При обработке пыльцы определенными дозами излучения она теряет способность к нормальному оплодотворению и стимулирует партеногенетическое развитие яйцеклетки. Таким способом получают гаплоиды кукурузы, мягкой и твердой пшеницы, табака, томата.

*Близнецовый метод* предполагает развитие из одного семени двух или более особей. При полиэмбрионии образуются зародыши разной плоидности. Среди них в небольшом количестве встречаются и гаплоиды. С помощью этого метода получены гаплоиды у мягкой пшеницы, ржи, риса, хлопчатника, картофеля.

При удалении пыльников и задержанном опылении яйцеклетка может потерять способность к оплодотворению и развиваться партеногенетически. Если яйцеклетка дегенерирует, зародыш может образоваться из неоплодотворенной синергиды, антиподы или андрогенетически – из ядра спермия и цитоплазмы яйцеклетки. Таким путем получены гаплоиды у кукурузы и пшеницы однозернянки.

*М*етод культуры пыльников заключается в получении культуры гаплоидных клеток и тканей и регенерации из них гаплоидных растений. Метод культуры пыльников наиболее перспективен для массового получения гаплоидов. Таким путем получены гаплоиды дурмана, табака, риса, ячменя.

Идентификацию гаплоидов необходимо проводить в самые ранние периоды развития. Изучению и применению гаплоидии в генетике и селекции растений придается очень большое значение, поскольку она дает возможность быстро получать константные формы и позволяет сокращать объем материала при отборе. При удвоении числа хромосом у гаплоидных растений максимально гомозиготные диплоидные линии можно создать за 2–3 года.

Гаплоидия применяется и при отдаленной гибридизации. Например, культурный картофель, являющийся тетраплоидом (4n=48), плохо скрещивается с дикими диплоидными видами (2n=24). Это скрещивание вполне осуществимо, если получить диплоидные растения культурного картофеля – дигаплоиды: они легко скрещиваются с дикими диплоидными видами. После отбора диплоидные гибридные формы вновь переводят на тетраплоидный уровень.

Гаплоиды также используют для отбора рецессивных мутаций, обнаруживаемых у них сразу же после воздействия мутагенами, тогда как в обычных диплоидных организмах они могут проявляться только во втором поколении при слиянии гамет, несущих мутантные гены.

**11. Инбридинг и гетерозис**

11.1. Генетическая сущность инбридинга

Жизнеспособность потомства во многом определяется степенью родства родительских особей, участвующих в оплодотворении.

В зависимости от степени родства родительских особей различают два типа скрещиваний:

* аутбридинг;
* инбридинг.

***Аутбридингом*** называется скрещивание неродственных особей одной породы, разных пород (кроссбридинг) и разных видов (отдаленная гибридизация).

*Инбридингом (****инцухтом)*** называется принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений или близкородственное спаривание животных.

По биологии цветения и оплодотворения растения условно делят на два типа:

* самооплодотворяющиеся;
* перекрестнооплодотворяющиеся.

*Самооплодотворяющиеся растения* завязывают семена и дают нормальное жизнеспособное потомство при опылении пыльцой своего же цветка или растения. К таким растениям относятся: пшеница, ячмень, овес, рис, сорго, арахис, горох, фасоль, кормовые бобы, лен, хлопчатник, томат.

*Перекрестнооплодотворяющиеся растения* могут завязывать семена и дать жизнеспособное потомство только при аутбридинге, т. е. при опылении пыльцой других растений. К ним относятся: рожь, кукуруза, люцерна, клевер, свекла, капуста, яблоня, земляника.

У растений инбридинг характеризуется рядом особенностей:

* низкой завязываемостью семян;
* инбредной депрессией потомства;
* дифференциацией исходной популяции на четко различимые инбредные линии;
* выравненностью растений в пределах одной инбредной линии.

При инбридинге у перекрестноопыляющихся растений семена либо не завязываются, либо завязываются в незначительном количестве, а растения, выросшие из таких семян, обычно маложизнеспособные и низкопродуктивные.

Снижение жизнеспособности и продуктивности у растений, полученных в результате принудительного самооплодотворения, называется ***инбредной депрессией***, или ***вырождением***.

Потомство инбридинга называют ***инбредной линией (инцухт-линией)*** и обозначают латинской буквой I, а число поколений, в которых повторялся инбридинг, − стоящей внизу цифрой: однократное самоопыление I1, двукратное I2 и т. д.

В результате инбридинга происходит разложение исходной гетерозиготной популяции на ряд генотипически различных линий. Чем больше число генов, по которым гетерозиготна исходная популяция, тем больше инбредных линий в ней можно выделить (рис. 53).

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Аа | АА  Аа |  | AaBb | AABB  AAbb  aaBB  aabb |  | AaBbCc | AABBCC  AABBcc  AAbbCC  aaBBCC  AAbbcc  aaBBcc  aabbCC  aabbcc |

Рис. 53. Инбредные линии

Растения в пределах одной инбредной линии с каждым поколением инбридинга становятся более однотипными и гомозиготными. Предполагают, что одной из причин инбредной депрессии является переход в гомозиготное состояние летальных и сублетальных рецессивных генов, снижающих жизнеспособность и продуктивность растений.

При инбридинге в каждом поколении повышается доля гомозиготных особей. У растения с генотипом Аа в результате инбридинга при условиях равновероятной встречаемости гамет, имеющих аллели А и а, и равновероятной выживаемости гетерозигот Аа и гомозигот АА и аа в I1 частота гетерозиготных растений уменьшится вдвое: 25 % АА : 50 % Аа : 25 % аа (рис. 54).

Р ♀ Аа × ♂ Аа

G

I1 АА 2Аа аа

25 % 50 % 25 %

Р АА × АА Аа × Аа аа × аа

I2 AA AA 2Aa aa aa

25 % 12,5 % 25 % 12,5 % 25 %

37,5 % 25 % 37,5 %

I3 43,75% 12,5 % 43,75 %

I4 46,875 % 6,25 % 46,875 %

Рис. 54. Снижение гетерозиготности и возрастание гомозиготности в популяции при инбридинге

При повторном инбридинге в I2 частота гетерозигот снова уменьшится вдвое: 37,5 % АА : 25 % Аа : 37,5 % аа.

В 5−7-м поколении потомство инбредной линии становится практически константным. К этому времени растения достигают так называемого ***инбредного минимума***, и при дальнейшем инбридинге снижения их продуктивности и жизнеспособности не наблюдается.

Степень увеличения гомозиготности в популяции под влиянием близкородственного скрещивания называется *коэффициентом инбридинга* и определяется по формуле, предложенной С. Райтом:

где n − число поколений инбридинга;

F − коэффициент инбридинга.

Сами по себе инбредные линии не возделывают в производстве  
из-за их низкой продуктивности, но метод инбридинга используют в селекции. Инбридинг дает возможность выявить имеющиеся в популяции ценные сочетания генов и закрепить их в потомстве. Например, гены короткостебельности у ржи, высокой сахаристости у сахарной свеклы. У кукурузы выделены константные линии, обладающие отдельными ценными свойствами и признаками − повышенным содержанием жира и белка в зерне, скороспелостью, низкорослостью, устойчивостью к пузырчатой головне. Однако использование инбридинга затрудняется явлением инбредной депрессии, из-за которой возникает опасность утери некоторых ценных генов.

Наиболее перспективным оказалось использование инбредных линий в селекции на гетерозис, так как при скрещивании между собой некоторые линии дают высокопродуктивное, мощно развитое потомство.

11.2. Гетерозис. Типы и виды гетерозиса.  
Теории гетерозиса

Явление увеличения мощности и жизнеспособности, повышения продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с их родительскими формами называется *гетерозисом*.

Понятие о гетерозисе как проявлении «гибридной силы» было введено в науку американским генетиком В. Шеллом в 1914 г. Впервые же это явление обнаружил в 1772 г. И. Кельрейтер при скрещивании двух видов табака.

Самое главное преимущество гетерозисных гибридов – повышенная урожайность и устойчивость к внешним условиям. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет 15–30 %.

Шведский генетик А. Густафссон предложил классифицировать гетерозис у растений по следующим типам:

* репродуктивный;
* соматический;
* приспособительный.

Репродуктивный гетерозис выражается в лучшем развитии органов размножения растений, повышенной фертильности, большем урожае плодов и семян.

При соматическом гетерозисе у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей (высота растений, толщина стеблей, число побегов и листьев и т. д.).

Приспособительный (адаптивный) гетерозис выражается в повышенной жизнеспособности и приспособленности гибридов к условиям произрастания.

В генетических исследованиях гетерозисные гибриды оценивают по степени проявления истинного, гипотетического и конкурсного гетерозиса.

*Истинный гетерозис* – это способность гибридов F1 превосходить по данному признаку лучшую из родительских форм.

*Гипотетический гетерозис* – отношение превышения данного признака над средним его показателем у родительских форм к среднему показателю у родительских форм.

Истинный и гипотетический гетерозис не свидетельствует о практической ценности данной гибридной комбинации. Эту ценность определяет в первую очередь *конкурсный гетерозис*, который показывает, на сколько процентов растения гибрида F1 по значению данного признака превышают районированный сорт или гибрид.

В современной генетике существует несколько теорий, объясняющих явления инбредной депрессии и гетерозиса:

* теория доминирования;
* теория сверхдоминирования;
* гипотеза генетического баланса.

В основе теории доминирования лежат представления о том, что благоприятно действующие на рост и развитие организма гены становятся доминантными и полудоминантными, а гены, действующие неблагоприятно, – рецессивными.

По этой теории гетерозис связан с многосторонним действием доминантных генов, которые:

* + подавляют возможное вредное действие своих рецессивных аллелей;
  + обладают аддитивным, или суммирующим, эффектом в отношении многих количественных признаков, по которым обычно и наблюдается проявление гетерозиса.

Теория сверхдоминирования (гипотеза гетерозиготности) объясняет эффект гетерозиса аллельным взаимодействием генов в гетерозиготном состоянии. Основу этой теории составляет положение о том, что в результате взаимодействия пары аллелей в гетерозиготном состоянии гибрид должен иметь большую мощность по сравнению с гомозиготными формами как по доминантным, так и по рецессивным генам (AA<Aa>aa).

Предполагается, что доминантный и рецессивный гены в гетерозиготе выполняют несколько различающиеся функции и в связи с этим могут взаимно дополнять друг друга.

Для объяснения явления гетерозиса имеется также ***гипотеза генетического баланса***, при котором у гибридных организмов воссоздаются недостающие элементы за счет различных типов взаимодействия генетических, цитоплазматических, физиологических и биохимических факторов между собой и с условиями окружающей среды.

11.3. Особенности проявления и закрепления гетерозиса

Характерными особенностями гетерозиса являются:

* + наиболее сильное его проявление у гибридов первого поколения;
  + резкое снижение во втором и дальнейшее затухание в последующих поколениях.

Это явление связано с уменьшением гетерозиготности растений в гибридной популяции. По данным американских генетиков, урожайность зерна у гетерозисных гибридов кукурузы в среднем снижается в F2 на 35 %, а в F3 − на 50 % по сравнению с урожайностью гибридов F1.

Явление гетерозиса широко используется в производстве как надежное средство повышения урожайности ряда сельскохозяйственных культур. Прибавка урожайности у гибридов F1 измеряется примерно следующими величинами (в %):

* кукуруза − 20–30;
* подсолнечник (сбор масла) – 25;
* сорго (зеленая масса) – около 200, зерно – 25–50;
* табак (урожай листьев) – 30–40;
* кормовая свекла (выход сухого вещества) – 25–30;
* хлопчатник (волокно) – 30–35.

Гетерозисные гибриды у томата начинают плодоносить на 10–  
12 дней раньше и превышают по урожайности исходные родительские сорта на 45–50 %.

Важнейшее отличие гетерозисных гибридов от обычных гибридных сортов состоит в том, что они используются в производстве лишь в первом поколении, и поэтому у однолетних культур их нужно получать ежегодно.

Основными способами закрепления гетерозиса являются:

* вегетативное размножение;
* перевод на апомиктическое размножение;
* перевод на полиплоидный уровень.

У вегетативно размножаемых растений закрепление гетерозиса достигается путем размножения вегетативными органами (черенками, клубнями, луковицами и т. д.).

У растений, размножающихся семенами, самым эффективным способом закрепления гетерозиса может стать апомиксис. При апомиксисе семена получаются без оплодотворения из материнских диплоидных клеток. Основная особенность апомиктически размножающихся растений − отсутствие у них мейоза, благодаря чему выключается механизм расщепления при образовании семян. Поэтому потомство апомиктов генетически полностью идентично материнским формам. Если можно было бы перевести гибриды на размножение путем апомиксиса, их потомство в течение неограниченного числа поколений полностью сохраняло бы гетерозис.

Закрепить гетерозис можно путем перевода гибридов на полиплоидный уровень с использованием колхицинирования. У автополиплоидов во втором и последующих поколениях расщепление идет медленнее, чем у исходных диплоидных растений, гомозиготных форм выделяется значительно меньше, тем самым поддерживается более высокий уровень гетерозиготности.

Первые формы полиплоидных гибридов получены у кукурузы. Гетерозис у них поддерживается на протяжении нескольких поколений, до пятого-шестого включительно. Перевод гетерозисных гибридов на полиплоидный уровень в некоторых случаях может быть осуществлен генетическим методом. Например, у кукурузы известен рецессивный ген elongate, обусловливающий в гомозиготном состоянии нерасхождение хромосом и образование диплоидных яйцеклеток. Разработана система скрещиваний для введения этого гена в любую самоопыленную линию для получения полиплоидов нужного генотипа.

11.4. Общая и специфическая комбинационная способность.  
Методы оценки ОКС и СКС

При создании гетерозисных гибридов чрезвычайно важное значение имеет подбор родительских пар, обладающих высокой комбинационной способностью.

*Комбинационная способность* – это способность родительских компонентов при скрещивании давать высокопродуктивные гибриды. В связи с этим в селекции на гетерозис самоопыленные линии и сорта оценивают по общей комбинационной способности (ОКС) и специфичной комбинационной способности (СКС).

***Общая комбинационная способность*** показывает среднюю ценность линий и сортов по продуктивности или другим свойствам в гибридных комбинациях. Например, у кукурузы для определения ОКС чаще используют метод топкросса (рис. 55).

A × T

B × T

C × T

D × T

Рис. 55. Топкросс

При этом все изучаемые линии высевают в качестве материнских чередующимися рядами с отцовским сортом-тестером или анализатором. В качестве тестера используют сорт или гибридную комбинацию с широкой наследственной основой. Такие скрещивания позволяют выявить наиболее ценные исходные образцы, способные давать высококачественные гибриды при использовании в качестве материнского компонента.

У ржи, люцерны, клевера и других культур используют преимущественно метод поликросса − такие скрещивания, при которых каждый изучаемый образец скрещивается со многими тестерами (рис. 56).

A × T1

A × T2

A × T3

A × T4

B × T1

B × T2

B × T3

B × T4

C × T1

C × T2

C × T3

C × T4

D × T1

D × T2

D × T3

D × T4

Рис. 56. Поликросс

Выявленный набор лучших тестеров может быть отобран для совместного посева с изучаемым сортом при создании новой поликроссной, синтетической популяции, обладающей высокой урожайностью за счет свободного переопыления между подобранными компонентами у перекрестноопыляющихся культур.

Оценку ОКС дают по продуктивности гибридов F1. Для этого суммируют урожайность гибридов всех самоопыленных линий, вычисляют среднюю урожайность по данному топкроссу и отклонение урожайности данного гибрида от средней урожайности. Линии, которые в комбинации с тестером дали урожай ниже среднего по опыту, бракуют.

*Специфической комбинационной способностью* называется способность линии показывать высокую величину гетерозиса в какой-нибудь одной конкретной комбинации.

Линии, отобранные по ОКС, оценивают по СКС в системе диаллельных скрещиваний (рис. 57).

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
|  | A | B | C | D |
| A | – | AB | AC | AD |
| B | BA | – | BC | BD |
| C | CA | CB | – | CD |
| D | DA | DB | DC | – |

Рис. 57. Диаллельные скрещивания

Гетерозис проявляется тем сильнее, чем самоопыленные линии по своим наследственным особенностям лучше взаимно дополняют друг друга и создают возможности большей гетерозиготности в гибриде.

**12. Генетические процессы в популяциях.  
Генетика и индивидуальное развитие**

12.1. Понятие о популяциях

***Популяцией*** называется совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, изолированных от других популяций данного вида, дающих плодовитое потомство.

Основными характеристиками популяции являются следующие:

* статические (ареал, численность, плотность, половой и возраст-ной состав);
* динамические (рождаемость, смертность, относительный прирост);
* экологические (экологическая ниша, экологическая стратегия);
* генетические (изучает генетика популяций).

***Генетика популяций*** − раздел генетики, изучающий закономерности наследования признаков и генетическую структуру популяции:

* частоту встречаемости в ней растений или животных, имеющих все возможные сочетания генов − АА, Аа и аа для моногибридного скрещивания или AABB, АаВВ, ААВb, АаВb, ааВВ, ааВb, AAbb, Aabb и aabb для дигибридного скрещивания;
* частоту встречаемости соответствующих аллелей – А и а для моногибридного скрещивания или А, а, B и b для дигибридного скрещивания.

Вся генетическая информация (совокупность генов) данной популяции называется ее ***генофондом***.

Методика определениягенетической структуры популяции:

1. Для упрощения анализа структуры популяции принято рассматривать не весь генофонд, а одну пару аллелей (например, А и а).
2. Рассчитывают частоты аллелей и частоты генотипов, которые выражаются в долях единицы или в процентах, например 0,6 А : 0,4 а, или 60 % А : 40 % а; 0,36 АА : 0,48 Аа : 0,16 аа, или 36 % АА : 48 % Аа : 16 % аа).

Генетическая структура панмиктической популяции может находиться в состоянии равновесия и не изменяться в поколениях или может претерпевать динамические изменения под воздействием отбора, мутационного процесса, миграций, изоляции и других причин.

12.2. Особенности популяций самоопыляющихся  
и перекрестноопыляющихся культур.  
Закон Харди − Вайнберга

Генетическая структура популяции того или иного вида зависит от ряда факторов, в том числе и от способа размножения и опыления. Так, самоопыляющиеся растения длительно размножаются путем самоопыления, и их популяции состоят из гомозиготных особей, перекрестноопыляющиеся − свободно переопыляются внутри популяций и составляют сложные гетерозиготные популяции.

Представим, что популяция какого-либо самоопыляющегося растения состоит из двух линий АА и аа, гомозиготных по одной паре аллелей, и отбор по признакам, определяемым этими генами, не действует. До тех пор, пока не произойдет мутация или переопыление между растениями этих линий, в популяции будут сохраняться в исходном отношении только эти два генотипа. Но в результате мутации или скрещивания может появиться гетерозиготная особь Аа. Тогда популяция будет представлена тремя генотипами: АА, Аа и аа.

Все особи АА и аа, самоопыляясь, будут воспроизводить свои генотипы. Из гетерозиготного растения при самоопылении возникнут как гетерозиготные, так и гомозиготные особи, при этом количество первых будет с каждым поколением уменьшаться (рис. 58).

Р Аа × Аа

F1 АА + 2Аа + аа

F2 4АА 2АА+4Аа+2аа 4аа

или

3АА+2Аа+3аа

Рис. 58. Изменение численности  
различных генотипов в потомстве  
одной гетерозиготной особи  
при полном самоопылении

Относительное число разных генотипов в потомстве одного гетерозиготного по одной аллельной паре растения при полном самоопылении и одинаковой плодовитости всех особей можно вычислить по формуле

2n−1АА : 2Аа : 2n−1аа, (5)

где n – число поколений.

Число гетерозиготных особей все время остается неизменным, а число гомозиготных непрерывно возрастает. Это приведет к тому, что возникающие в результате мутаций или скрещивания гетерозиготные формы с течением времени из популяций выпадут, и популяция по-прежнему останется разделенной на исходные линии.

Большинство видов растений и животных в популяциях размножаются половым путем при свободном скрещивании, обеспечивающем равновероятную встречаемость гамет, т. е. **панмиктически**.

Например, растения одного сорта ржи, растущие на одном поле при оптимальных условиях опыления, представляют собой панмиктическую популяцию, в которой при перекрестном опылении равновероятна встречаемость любых гамет.

У организмов, размножающихся путем панмиксии, для изучения генетических процессов используют *закон Харди − Вайнберга* (1908).

Условия, при которых действует закон:

1. Популяция имеет неограниченно большую численность.
2. Все особи популяции могут свободно скрещиваться.
3. В популяции не происходят мутации, миграции, не действует отбор.

В этом случае численные соотношения аллелей (А и а) и генотипов (АА, аа и Аа) остаются из поколения в поколение постоянными.

Условия, при соблюдении которых действует этот закон, практически невозможны ни в одной реально существующей популяции, поэтому его следует рассматривать как закон, применимый для идеальной (модельной) популяции, с которой можно сопоставить конкретные природные и экспериментальные популяции.

Для определения *частот аллелей* используют формулу

p + q = l, (6)

где р − частота доминантного аллеля А;

q − частота рецессивного аллеля а.

Таким образом, частоты данных аллелей в популяции можно выразить формулой pA + qa = l (или 100 %). Зная частоту только одного аллеля в популяции, по этой формуле можно определить частоту другого:

рА = 1 – qa; (7)

qа = 1− рА. (8)

В панмиктической популяции встречаемость гамет равновероятна, поэтому можно установить и частоты генотипов (табл. 7).

Таблица 7. **Возможные комбинации гамет в популяции  
при свободном скрещивании**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| ♀ | ♂ | |
| pA | qa |
| pA | p2AA | pqAa |
| qa | pqAa | q2aa |

Суммируя данные о частоте генотипов, образующихся в результате равновероятной встречаемости гамет, Г. Харди и В. Вайнберг вывели формулу частоты генотипов в панмиктической популяции:

р2AA + 2pqAa + q2aa = l. (9)

Данная формула позволяет рассчитать частоты аллелей и генотипов в каждой конкретной панмиктической популяции.

При полном доминировании признака можно определить частоту рецессивного генотипа. Он будет гомозиготен по аллелю а − q2aa, поэтому можно определить частоту рецессивного аллеля a:

qa =. (10)

Зная частоту рецессивного аллеля, можно вычислить:

* частоту доминантного аллеля: рА = 1 − qa;
* частоту доминантного гомозиготного генотипа: р2АА = (рА)2;
* частоту гетерозиготного генотипа: 2pqAa = 2 ∙pA ∙ qa.

Даже при очень небольшой встречаемости нежелательных гомозигот по вредным рецессивным генам число гетерозигот, являющихся их носителями, в популяции относительно велико. При инбридинге, а у человека при родственных браках вероятность встречи гетерозигот, выделяющих вредные и летальные гены, резко возрастает.

В панмиктической популяции из поколения в поколение будет сохраняться генетическое равновесие, т. е. будут сохраняться частоты генов и генотипов, присущие исходной популяции.

Равновесие в популяции может нарушаться под влиянием мутаций, отбора, изменения численности популяции, избирательности оплодотворения. Нарушение равновесия выразится в изменении частот аллелей и генотипов в поколениях, обусловит динамику генетической структуры популяции.

12.3. Понятие об онтогенезе растений.  
Генетические основы онтогенеза

***Онтогенез*** (от греч. *оntos* – существо, *genesis* – происхождение) – это индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

Онтогенез осуществляется на основе генотипа в определенных условиях внешней среды.

Сигналом для начала деления воспроизводящей клетки и начала развития нового организма служит проникновение в яйцеклетку сперматозоида или действия какого-либо внешнего фактора (температуры). Известны случаи, когда такого сигнала до начала развития яйцеклетки не требуется.

Развитие любого организма можно разделить на четыре последовательно проходящих периода:

1. Эмбриональный.
2. Ювенильный, или постэмбриональное развитие.
3. Зрелости и размножения.
4. Старости.

У семенных растений *эмбриональный период* начинается с момента оплодотворения яйцеклетки и длится до начала прорастания зародыша семени.

*Ювенильный период* начинается от прорастания зародыша семени до появления на растении первых зачатков цветков. В это время происходит формирование вегетативных органов растений (листьев, стеблей и корней) и появляются морфологические признаки, свойственные формам предков.

*Период зрелости* характеризуется завершением формирования генеративных органов и появлением новых зародышей. *Период размножения* начинается с возникновения зародыша и длится до полного созревания плодов и семян.

*Период старости* протекает от полного прекращения плодоношения до отмирания растения.

Таким образом, жизненный цикл покрытосеменного растения осуществляется в процессе формирования и развития органов, т. е. ***органогенеза***, когда последовательно реализуется наследственная информация, запрограммированная в генотипе растения.

У растений выделяют 12 этапов органогенеза:

I–II – дифференциация вегетативных органов;

III–IV – дифференциация зачатков, соцветий;

V–VIII – формирование цветков;

IX – оплодотворение и образование зиготы;

Х–ХII – рост и формирование семени.

Процесс закладки, роста и развития органов растения называют ***морфогенезом***.

По продолжительности онтогенеза все высшие растения подразделяются:

1) на *однолетние* – вегетативный период заканчивают в течение  
1-го года. Однолетники разделяются:

* на эфемеры – рост и развитие их происходит за 3–6 недель;
* яровые – вегетативный период у них начинается весной и заканчивается летом или осенью;
* озимые – начинают вегетировать осенью и заканчивают вегетацию на следующий год;

2) *двулетние* – в 1-й год формируют вегетативные органы, осуществляется ветвление, кущение, образуются зачатки генеративных органов, а во 2-й год происходит цветение и плодоношение (свекла, морковь);

3)*многолетние* – жизненный цикл у них продолжается 3–10 лет и более. Многолетники делятся:

* на травянистые;
* кустарники;
* деревья.

Однолетние и двулетние растения по плодоношению являются *монокарпическими* – плодоносящими 1 раз в жизни (из многолетних растений в эту группу относят бамбук).

Монокарпические однолетники подразделяются:

* на скороспелые;
* среднеспелые;
* позднеспелые.

*Поликарпическими* – плодоносящими многократно – являются многолетние растения. Например, тимофеевка плодоносит в 1-й год; овсяница луговая − на 2-й год; яблоня, груша − на 5–15-й год; дуб – через 40–60 лет.

12.4. Методы изменения онтогенеза и пути управления им

Управление онтогенезом можно осуществлять на различных этапах развития растений. Теоретической основой является знание влияния внешних и внутренних факторов на рост и развитие. Использование того или иного способа регулирования определяется поставленной задачей.

1. Хирургический способ:

* обрезка деревьев;
* световое прореживание кроны;
* пасынкование (применяется у томатов);
* прищипывание верхушки корней и стеблей;
* прививки;
* удаление больных, старых листьев.

1. Химический способ:

* применение микро- и макроудобрений;
* десиканты (химические вещества, используемые для подсушивания сочных стеблей);
* дефолианты (химические вещества, вызывающие послеуборочное опадение листьев);
* ретарданты (вещества, ингибирующие линейный рост стебля);
* гербициды;
* фитогормоны.

1. Агротехнический способ, т. е. строгое соблюдение всех приемов агротехники с целью улучшения использования растениями экологических факторов для реализации генетической программы продуктивности:

* глубина заделки семян;
* норма высева;
* подкормка и т. п.

1. Селекционный способ, т. е. выведение сортов для определенных целей (сорта с детерминантным типом роста, короткостебельные, пластичные, на качество продукции) путем гибридизации и другими способами.
2. Биотехнологический способ, т. е. создание сортов с помощью биометода.
3. Физический способ – использование магнитного поля, электрического, ультрафиолетового излучения, т. е. путем мутагенеза.
4. Экологический способ, т. е. управление условиями: освещение, влага, питание.
5. Замена популяции с одной продолжительностью онтогенеза на другую.

**раздел 2. Селекция  
сельскохозяйственных культур**

**13. Достижения, проблемы и направления  
селекции**

**13.1. Селекция как наука и отрасль сельскохозяйственного  
производства**

***Селекция*** – это наука о выведении новых и улучшении существующих сортов растений.

Понятие селекции, как науки, происходит от латинского слова *selectio* – отбор.

Важнейшими задачами селекционной науки являются:

* создание исходного материала;
* всесторонняя оценка полученных новых форм и образцов;
* отбор;
* размножение;
* испытание;
* районирование;
* внедрение в производство новых высокоурожайных, устойчивых к неблагоприятным факторам окружающей среды сортов и гибридов сельскохозяйственных культур.

Весь комплекс селекционной работы сводится к созданию новых более урожайных сортов сельскохозяйственных культур, способных без дополнительных затрат повышать урожайность, увеличивать валовые сборы более дешевой и высококачественной продукции.

***Селекция (по Н. И. Вавилову)*** – это наука, отрасль сельскохозяйственного производства, искусство, творческая работа по созданию сортов и гибридов.

Руководство селекцией, как наукой, осуществляет *Национальная академия наук Беларуси*.

*Министерство сельского хозяйства и продовольствия* выделяет финансы и координирует проводимую работу.

Селекционная работа по созданию нового генофонда сортов и гибридов различных сельскохозяйственных культур ведется во многих *научно-исследовательских учреждениях*, которые составляют специальную отрасль сельскохозяйственного производства:

* РУП «Научно-практический центр по земледелию» (г. Жодино) координирует работу, проводимую в НИУ Беларуси по селекции зерновых, зернобобовых и крупяных культур, многолетних трав, льна, кормовой и сахарной свеклы, крестоцветных культур и кукурузы;
* селекция картофеля проводится в РУП «Научно-практический центр по картофелеводству и плодоовощеводству» (п. Самохваловичи, Минский район);
* селекция плодово-ягодных культур осуществляется в РУП «НПЦ по картофелеводству и плодоовощеводству» и РНПДУП «Институт плодоводства» (п. Самохваловичи, Минский район);
* селекция овощных культур проводится в РУП «НПЦ по картофелеводству и плодоовощеводству» и РНПДУП «Институт овощеводства» (п. Самохваловичи, Минский район);
* селекция льна проводится в РНДУП «Институт льна» (п. Устье, Оршанский район);
* селекция и семеноводство сахарной свеклы осуществляется в РДУП «Опытная научная станция по сахарной свекле» (г. Несвиж).

Селекционная работа проводится на *областных сельскохозяйственных опытных станциях* (ОСХОС), которые располагаются:

* в Минской области – РУП «Минская ОСХОС» (п. Натальевск, Червеньский район);
* Брестской области – РУП «Брестская ОСХОС» (г. Пружаны);
* Гомельской области – РУП «Гомельская ОСХОС» (аг. Довск, Рогачевский район);
* Могилевской области – РУНП «Могилевская ОСХОС» (аг. Дашковка, Могилевский район);
* Витебской области – РУП «Витебский зональный институт сельского хозяйства» (аг. Тулово, Витебский район);
* Гродненской области – РУНП «Гродненский зональный институт растениеводства» (г. Щучин).

В подчинении НИИ и опытных станций находится ряд *экспериментальных баз* – хозяйств, в которых проводится апробация созданных сортов сельскохозяйственных культур.

Исследованиями в области селекции занимаются также *высшие учебные заведения сельскохозяйственного и биологического профиля*:

* УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»;
* УО «Витебская государственная академия ветеринарной медицины»;
* УО «Гродненский государственный аграрный университет» и др.

**13.2. Специфические методы селекции  
 и объекты исследований**

Селекция, как наука, имеет свои собственные объекты и специфические методы исследований.

*Объектами исследований* являются сельскохозяйственные растения, их наследственность и изменчивость.

Используемые в селекции *методы* условно подразделяются на три группы (рис. 59).

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  | Методы селекции |  |
|  |  |  |
| Методы создания исходного материала | Методы оценки селекционного материала | Методы отбора |
|  |  |  |
| − привлечение мировой коллекции ВИРа и других научных учреждений  − внутривидовая гибридизация  − отдаленная гибридизация  − экспериментальный мутагенез  − полиплоидия  − инцухт  − гетерозис  − ЦМС  − методы биотехнологии | − в полевых и лабораторных условиях  − по прямым и косвенным признакам  − на естественных и провокационных фонах | − индивидуальный  − массовый  − индивидуально-семейный  − метод половинок или резервов  − семейно-групповой  − периодический  − клоновый |

Рис. 59. Методы селекции

**13.3. Основные этапы становления и развития селекции**

Вся история селекции подразделяется на четыре этапа:

* примитивную;
* народную;
* промышленную;
* научную.

В результате прохождения этих этапов (по словам Н. И. Вавилова) селекция превратилась в эволюцию, направляемую волей человека, науку и специальную отрасль сельскохозяйственного производства.

*Примитивная селекция* является первым этапом, который начался несколько тысячелетий назад, когда люди стали обрабатывать землю и выращивать растения, отбирая, сохраняя и размножая лучшие из них.

Под действием естественного и интуитивного искусственного отбора происходило постепенное окультуривание таких видов растений, как полба, ячмень, просо, чумиза, бобы, фасоль, перец, лук, что привело к увеличению внутривидового разнообразия культурных форм.

*Народная селекция −* этап более осознанной селекционной работы. Этот этап связан с выведением местных, стародавних сортов различных культур методом искусственного отбора. Получение более ценных форм методом отбора способствовало расширению масштабов его применения и приняло народный характер.

В зависимости от почвенно-климатических зон создавались зимостойкие, засухоустойчивые и устойчивые к отдельным болезням сорта. Засухоустойчивыми сортами народной селекции являются сорта яровой мягкой пшеницы Полтавка, Гирка, Улька, Красноколоска; яровой твердой пшеницы − Черноуска, Белотурка, Арнаутка, Гарновка, Кубанка. Зимостойкими сортами народной селекции у озимой мягкой пшеницы являются Белоколоска, Сандомирка, Крымка, Высоколитовская.

*Промышленная селекция* началась с середины XVIII столетия и была связана с необходимостью увеличения производства продуктов питания для населения и сырья для промышленности.

Для создания новых сортов в Европе и Америке стали образовываться промышленные семенные фирмы и крупные селекционные учреждения. Примером может служить созданная в 1774 г. под Парижем известная селекционная фирма «Вильморен», которая сыграла большую роль в первоначальном развитии селекции сахарной свеклы.

Этап селекции, основанный на использовании современных методов создания исходного материала для выведения более ценных сортов, называется *научной селекцией*.

В переводе селекции на научную основу решающую роль сыграли труды Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» и «Изменение животных и культурных растений в домашнем состоянии».

В последарвиновский период становлению и развитию селекции способствовало бурное развитие биологических наук.

**13.4. Достижения селекции**

Достижения селекции стали проявляться по мере становления и развития сети селекционных научно-исследовательских учреждений.

Первыми районированными сортами явились такие высокопластичные сорта, как озимая рожь Вятка и Лисицына, яровой ячмень Винер, гречиха Богатырь, сорта картофеля Лорх, люцерны Зайкевича, яровой пшеницы Лютесценс 62, Мелянопус 69, озимой пшеницы Украинка и др. Создателями их были известные селекционеры Н. В. Рудницкий, П. И. Лисицын, А. Г. Лорх, П. Н. Константинов, В. Я. Юрьев.

Прогресс селекции был тесно связан с разработкой новых более эффективных методов селекционной работы:

* разработка метода индивидуального отбора (Л. Вильморен);
* создание учения о центрах происхождения культурных растений, мировой коллекции ВИРа, обоснование закона гомологических рядов наследственной изменчивости и эколого-географической классификации сортов сельскохозяйственных культур (Н. И. Вавилов);
* разработка и использование метода сложной ступенчатой гибридизации (А. П. Шехурдин, В. Н. Мамонтова, П. П. Лукьяненко);
* открытие цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы (М. Родс и М. И. Хаджинов);
* нахождение первых безалкалоидных растений люпина (Р. Зенг-  
  буш, В. С. Федотов, Н. Н. Иванов, М. И. Смирнова, Н. И. Шарапов, М. И. Боженова);
* создание высокомасличных сортов подсолнечника (В. С. Пусто-  
  войт);
* создание односемянной свеклы (А. Л. Мазлумов, О. К. Коломи-  
  ец, А. В. Попов, М. Г. Бордонос, И. Ф. Бузамов, В. П. Зосимович);
* создание сортов озимой твердой пшеницы путем межвидовой гибридизации с яровой пшеницей (Ф. Г. Кириченко);
* создание пшенично-пырейных гибридов (Н. В. Цицин);
* получение образцов неосыпающегося гороха (А. Я. Розенталь, А. М. Шевченко);
* создание высокопластичных сортов озимой ржи (А. М. Бого-  
  молов);
* использование метода межродовой гибридизации и создание новой культуры – тритикале (В. Римпау, А. И. Державин, В. Е. Писарев, А. Ф. Шулындин, И. А. Гордей).

Достижения белорусских селекционеров позволили обеспечить сельскохозяйственное производство по большинству возделываемых культур собственными сортами, которые в наибольшей степени соответствуют условиям Республики Беларусь и являются более адаптивными.

В Белорусском научно-исследовательском институте земледелия и селекции (ныне НПЦ НАН Беларуси по земледелию) благодаря успехам профессора *Н. Д. Мухина* впервые в мире создан и районирован тетраплоидный сорт озимой ржи Белта, а затем сорта Пуховчанка, Верасень, Игуменская, Сяброука, Спадчына, Завея 2, Полновесная, отличающиеся более крупным зерном, повышенной урожайностью, мощностью развития и другими положительными качествами. Экологически пластичными и высокоурожайными являются и диплоидные сорта этой культуры: Радзiма, Калинка, Ясельда, Зубровка, Зарница, Талисман, Бирюза, Лота, ценность которых заключается также в том, что они являются носителями рецессивной короткостебельности.

Селекционная работа по озимой пшенице в НПЦ НАН Беларуси по земледелию стала наиболее интенсивно проводиться с начала 80-х гг. под руководством *И. К. Коптика*. Первый сорт белорусской селекции Березина районирован в 1985 г. После Березины районированы и занесены в Государственный реестр сорта Капылянка, Гармония, Каравай, Былина, Легенда и Веда.

Под руководством *В. Е. Росенковой* создан и районирован сорт яровой пшеницы Белорусская 80. Создание первого белорусского сорта озимой тритикале Дар Белоруссии также принадлежит *В. Е. Росен-  
ковой*.

В последнее десятилетие под руководством академика *С. И. Гриба* созданы и внесены в Государственный реестр сорта яровой пшеницы Виза, Ростань, Дарья, Рассвет, Бомбона, а также сорта озимой тритикале Михась, Мара, Идея, Дубрава, Рунь, Кастусь. Новые сорта озимой тритикале характеризуются короткостебельностью, устойчивостью к полеганию, крупным, хорошо выполненным колосом и зерном.

В результате селекционной работы с яровой тритикале в Государственный реестр включен ряд сортов, из которых Инесса и Лана являются сортами белорусской селекции.

В селекции ярового ячменя особенно больших успехов достигли белорусские селекционеры *С. И. Гриб, М. А. Кадыров, И. И. Мельник* и др. С 1985 г. в районирование стали выходить сорта указанного коллектива селекционеров НПЦ НАН Беларуси по земледелию − Зазерский 85, Прима Белоруссии, Тутэйшы, Визит, Гастинец, Гонар, Сябра, Сталы, Бурштын, Дзiвосны, Талер, Атаман, Якуб. Наилучшими кормовыми качествами обладают сорта Гонар, Бурштын, Дзiвосны и Якуб. Хорошими крупяными и пивоваренными качествами обладает зерно сортов Гастинец, Сябра и Сталы. Лучшими пивоваренными сортами является Зазерский 85, Атаман, Талер и Бровар.

Селекцией овса в Беларуси занимаются *Н. Г. Быстренко, С. П. Ха-  
лецкий, М. С. Кадырова.* Ими создан высокопродуктивный сорт Буг, затем сорта Асiлак, Полонез, Багач и Стралец. Первыми районированными голозерными сортами явились Белорусский голозерный и Вандроунiк.

Гороху, как и другим высокобелковым бобовым культурам, в Беларуси уделяется большое внимание в связи с необходимостью решения проблемы увеличения производства растительного белка. Самым долголетним сортом белорусской селекции является Устьянская пелюшка, созданная *Н. Д. Мастепановым*. Под руководством *Н. П. Лукашевич* и *Л. В. Кукреша* в сравнительно короткий срок был создан новый сорт безлисточкового типа Белорусский усатый, сорт Агат с нормальным типом листа.

Селекция люпина в Беларуси имеет длительную историю. В послевоенные годы были созданы сорта желтого люпина Белорусский 6, Белорусский кормовой и Боровлянский. Однако основные посевные площади были заняты сортом Быстрорастущий 4, созданным *К. И. Саввичевым* на Новозыбковской опытной станции Брянской области.

С выведением *Г. И. Таранухо* более скороспелого и урожайного по семенам сорта Академический 1 в производстве стали отдавать предпочтение этому сорту. С участием сорта Академический 1 в Белорусской государственной сельскохозяйственной академии были созданы сорта БСХА 382, Пружанский, Мотив 369, Ресурс 720, сочетающие признаки скороспелости, высокой семенной продуктивности и фузариозоустойчивости.

*М. И. Лукашевичем, В. И. Шелестовой, Н. П. Толмачевой* созданы сорта Кастрычник, Пава, Жемчуг, *И. В. Миско* − сорта Крок, Юлита. Сорт Ранний создан на Гомельской опытной станции *В. А. Евдокимен-  
ко*. Здесь создан и сорт белого люпина Сож.

Селекционная работа по узколистному люпину для зернового использования направлена на создание скороспелых, неветвящихся детерминантных и эпигональных форм с высокой плодообразующей способностью и нерастрескивающимися бобами: Першацвет, Гелена, Миртан, Владлен, Хвалько.

Селекция льна-долгунца в Республике Беларусь сосредоточена в Институте льна НАН Беларуси и на Могилевской обласной сельскохозяйственной опытной станции. В результате многолетней работы селекционерами *М. И. Афониным* и *А. М. Богуком* выведены среднеспелые сорта Оршанский 2 и Оршанский 72.

*Л. В. Ивашко, В. С. Пригун, И. А. Голуб* создали раннеспелые сорта М-12, Вита, Пралеска, среднеспелые Е-68, Блакит, Форт и позднеспелые К-65, Прамень, Василек, отличающиеся высоким содержанием (30−34 %) волокна в стеблях.

*Л. Н. Каргопольцев, П. Р. Хомутовский* создали ценные раннеспелые сорта Весна, Старт, Лето, среднеспелые Дашковский, Родник, Нива, Лира, Згода, Борец и позднеспелый сорт Могилевский, сочетающие устойчивость к фузариозу с хорошей урожайностью соломы и семян, высоковолокнистостью и другими полезными признаками.

Научная селекция картофеля была начата *Д. Л. Рудзинским* в 1903 г. Селекционерами *А. Г. Лорхом, П. С. Гусевой и Т. В. Асеевой* созданы первые селекционные сорта Лорх, Кореневский, Советский и др.

*С. М. Букасов* и *А. Я. Камераз* создали широко распространенные сорта Детскосельский, Камераз, Мурманский, *Э. А. Петерсон* – высокопластичный сорт Приекульский ранний.

Под руководством академика *П. И. Альсмика* в Институте картофелеводства НАН Беларуси созданы высокоурожайные сорта различных групп спелости, среди которых известные сорта Белорусский ранний, Ласунок, Лошицкий, Разваристый, Темп, Белорусский крахмалистый и др.

Дальнейший прогресс в селекции картофеля осуществляется его учениками и последователями *И. И. Колядко, Г. И. Пискуном, Л. А. Махонько* и другими селекционерами:

* все возделываемые в настоящее время сорта являются ракоустойчивыми;
* сорта Альпинист, Альтаир, Архидея, Атлант, Белорусский 3, Верас, Дельфин, Дина, Живица, Лазурит, Росинка, Скарб, Сузорье, Криница, Ветразь, Здабытак, Журавинка, Колорит, Талисман, Блакит являются нематодоустойчивыми;
* сорта Падарунак и Здабытак устойчивы к черной ножке, фитофторозу листьев и клубней, вирусу М;
* трансгенный клон сорта Темп обладает устойчивостью к колорадскому жуку;
* сорта Выток, Атлант, Здабытак являются высококрахмалистыми с содержанием крахмала в клубнях до 28 %.

**13.5. Направления селекции**

Селекционная работа ведется по следующим направлениям:

* на урожайность;
* зимостойкость и холодоустойчивость;
* засухоустойчивость;
* устойчивость к болезням и вредителям;
* длину вегетационного периода;
* технологичность возделывания и уборки;
* повышение качества продукции.

***Селекция на урожайность*** является самым главным направлением, так как продуктивность растений зависит не только от генотипа, но и от воздействия окружающей среды.

Оценка селекционного материала по урожайности – трудоемкий процесс, который проводится на заключительных этапах создания исходного материала, а до этого отбор и оценки проводятся по индивидуальной продуктивности.

Во время оценки *зерновых культур* при оптимальной густоте стояния посевов учитываются:

* количество сохранившихся растений на единице площади;
* их продуктивная кустистость;
* количество семян в соцветии;
* масса 1000 семян.

У *зернобобовых культур* основными элементами структуры урожайности являются:

* количество плодоносящих кистей;
* количество бобов и семян на растении;
* количество семян в бобе;
* масса 1000 семян.

У *кукурузы* урожайность зерна зависит:

* от среднего количества початков на растении;
* числа семян с початка;
* массы семян с початка.

Урожайность *картофеля* складывается:

* из количества кустов на единице площади;
* среднего числа клубней в кусте;
* массы клубня.

У *свеклы* и *других корнеплодов* при одинаковой густоте растений урожайность тесно коррелирует с массой корнеплода.

***Селекция на зимостойкость и холодоустойчивость*** в условиях Восточной Европы, Западной Сибири и Дальнего Востока имеет исключительно важное значение при возделывании различных сельскохозяйственных культур.

При селекции озимых культур показатель зимостойкости является первостепенным.

Сложность селекционной работы заключается в следующем:

* + зимостойкость складывается из морозостойкости растений, их устойчивости к выпреванию, вымоканию, выпиранию, ледяной корке;
  + зимостойкость контролируется полимерными генами, а также связана с цитоплазмой.

В результате селекции пшеницы в Беларуси созданы высокозимостойкие сорта Капылянка, Каравай, Былина, Легенда.

Повышение зимостойкости пшеницы можно добиться за счет отдаленной гибридизации ее с пыреем, тритикале, рожью.

Селекция на холодоустойчивость ведется для яровых культур, сорта которых в более северных районах (с укороченным периодом биологически активных температур) должны обладать скороспелостью и выносливостью к пониженным температурам и даже заморозкам в ранневесенний период, дружностью созревания.

***Селекция на засухоустойчивость*** важна для сортов засушливых степных зон и для районов с умеренным климатом, где очень часто наблюдаются летние засухи.

По причине засухи резко снижается продуктивная кустистость, фотосинтетическая поверхность растений, сокращаются этапы органогенеза, снижаются показатели всех элементов продуктивности, падает урожайность. В связи с этим при оценке исходного материала и селекционных образцов необходимо обращать пристальное внимание на прямые и косвенные признаки, связанные со способностью растений к максимальному водопотреблению:

* на хорошо развитую корневую систему;
* экономное расходование влаги;
* низкий коэффициент транспирации;
* интенсивное накопление сухих веществ и формирование полноценных репродуктивных органов.

В селекции на засухоустойчивость важное значение имеет характер прохождения этапов органогенеза:

* растения с более коротким ювенильным периодом развития способны сформировать достаточную урожайность до наступления летних засух;
* сорта, длительное время находящиеся в фазе кущения, розетки, медленно развиваются и не требуют большого расхода воды на первых этапах своего развития. С появлением летних дождей они начинают быстро двигаться в рост и формируют нормально развитые вегетативные и генеративные органы.

***Селекция на устойчивость к болезням и вредителям*** − наиболее эффективный метод снижения потерь, наносимых различными грибными, вирусными и бактериальными патогенами, листогрызущими, сосущими и минирующими насекомыми.

Создавать болезнеустойчивые сорта очень трудно по следующим причинам:

* из-за полимерного действия генов, определяющих устойчивость;
* огромный полиморфизм видов и рас ржавчины, фузариоза, антракноза, гельминтоспориоза и других болезней;
* большое разнообразие сменяющихся поколений видоспецифических вредителей.

Устойчивость к вредителям и различным расам болезней наследуется полигенно, а также связана с цитоплазмой. В связи с этим в скрещиваниях целесообразно использовать источники устойчивости в качестве материнского компонента.

Для создания сорта с устойчивостью к нескольким патогенам привлекается несколько источников устойчивости, которые поэтапно вовлекаются в ступенчатую гибридизацию и многочисленные отборы на естественных и провокационных фонах.

Для оценки устойчивости к болезням и вредителям определяются:

* степень поражения;
* балл поражения по шкале;
* вредоносность болезни;
* потери урожая и в итоге отбираются устойчивые формы.

***Селекция на длину вегетационного периода*** для условий Беларуси является важным направлением. Особенно это относится к культурам, имеющим неограниченное ветвление (люпин, соя, вика, кормовые бобы, гречиха, кукуруза), растянутый период цветения и формирования генеративных органов.

Селекция ячменя, льна-долгунца, картофеля, клевера лугового, кукурузы ведется на создание сортов и гибридов различных групп спелости, что позволяет организовывать уборочные конвейеры, в значительной степени снизить потери при уборке и повысить качество семян и другой получаемой продукции.

Основным методом оценки скороспелости является определение продолжительности фенологических фаз: отмечают начало фазы и полную фазу.

***Селекция на технологичность возделывания и уборки*** сельскохозяйственных культур позволяет создавать сорта, которые требуют минимального количества затрат ручного труда или исключают его полностью.

Сорта, пригодные к механизированному возделыванию, должны иметь выравненные семена определенной формы и размеров для осуществления пунктирного и точного высева с размещением их на необходимое расстояние и глубину заделки для получения дружных и равномерных всходов.

Во время вегетации *зерновые культуры* должны обладать устойчивостью к полеганию, осыпанию, прорастанию на корню, дружностью созревания и хорошей вымолачиваемостью зерна.

У *зернобобовых* и *крестоцветных культур* большое значение имеет высота расположения нижних бобов и стручков, равномерность созревания, нерастрескиваемость бобов и стручков, неосыпаемость семян.

Сорта *картофеля* должны иметь посадочные клубни определенных размеров и формы с прочной и эластичной кожурой. Расположение клубней в кусте должно быть компактным, что повышает производительность комбайнов, снижает потери и травмированность клубней.

***Селекция на повышение качества продукции*** должна рассматриваться по каждой культуре отдельно в зависимости от ее назначения.

Зерно ценных сортов пшеницы должно обладать высокими хлебопекарными качествами, которые зависят от содержания белка, клейковины, упругости теста и силы муки. Но эти качества могут снижаться в дождливые холодные годы, если созревание зерна происходит при пониженных температурах и частых дождях.

*Зерновые культуры*, выращиваемые на корм скоту, должны иметь более высокое содержание белка и аминокислот. Ячмень, например, для кормовых и пищевых целей должен содержать более 12 % белка, а для пивоваренных целей, наоборот, этого вещества должно содержаться от 9 до 12 %.

Для улучшения крупяных качеств и снижения затрат на их производство создаются голозерные сорта ячменя, овса и проса.

Дегустационная оценка вкусовых качеств *картофеля* осуществляется по разваримости, вкусу, запаху, цвету, потемнению мякоти при варке. Содержание сухих веществ, белка, крахмала влияет на качество изготовляемых полуфабрикатов из картофеля.

Ведется селекция на снижение алкалоидов у люпина, эруковой кислоты в масле и глюкозиналатов в белке у рапса, ингибирующих веществ у сои, гороха, бобов и фасоли.

При селекции *льна-долгунца* главными показателями качества являются: содержание волокна в стеблях, выход волокна, его длина, тонина, эластичность и др.

**14. Учение о сорте и исходном материале.  
Аналитическая селекция**

**14.1. Понятие о сорте и гетерозисном гибриде.  
Классификация сортов и гибридов по происхождению  
и способу выведения**

***Сортом*** называется совокупность сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам культурных растений, созданных и размноженных для возделывания в соответствующих природных и производственных условиях с целью повышения урожайности, качества продукции и экономической эффективности производства.

Сорта сельскохозяйственных культур по своему происхождению подразделяются на следующие типы:

* местные;
* селекционные.

***Местные сорта*** созданы в результате действия естественного и искусственного отбора в определенной местности.

По ценности и значимости местные сорта приравниваются к селекционным. Некоторые местные сорта, являющиеся результатом народной селекции, находятся в Государственном реестре и используются для производственных посевов.

В Беларуси к местным сортам относятся:

* сорта клевера лугового Минский позднеспелый местный, Слуцкий раннеспелый местный;
* люцерна Браславская местная;
* тимофеевка Белорусская местная;
* райграс однолетний Ивацевичский местный;
* лук репчатый Стригуновский местный;
* слива местная Красная.

***Селекционные сорта*** создаются в научно-исследовательских учреждениях на основе научных методов селекции.

В зависимости от способов выведения селекционных сортов получают:

* сорта-популяции;
* сорта-линии;
* сорта гибридного происхождения;
* сорта-мутанты;
* сорта-полиплоиды;
* сорта-клоны.

*Сорта-популяции* – это совокупность фенотипически сходных растений одного вида. Сорта-популяции создают путем массового отбора перекрестноопыляющихся (рожь, гречиха, кукуруза, свекла, клевер) или самоопыляющихся растений.

*Сорта-линии* получают путем индивидуального отбора растений самоопыляющихся культур (пшеница, ячмень, овес, горох, лен, люпин узколистный).

***Линия*** представляет собой потомство, размноженное от одной гомозиготной особи у самоопыляющихся культур.

Потомство, полученное от одной особи у перекрестноопыляющихся культур, называется ***семьей***.

*Сорта гибридного происхождения* создаются путем скрещивания генетически различных родительских форм с последующим отбором ценных растений для дальнейшего их размножения.

Если предусматривается создание и использование генетически сложных гибридов в течение длительного времени путем ежегодных пересевов, то такие формы называют *гибридными популяциями*.

*Сорта-мутанты* получают в результате использования мутагенов.

*Сорта-полиплоиды* получают в результате увеличения числа хромосом исходного сорта в n-е количество раз.

*Сорта-клоны* получают методом индивидуального клонового отбора у вегетативно размножаемых культур (картофель, топинамбур, лук, чеснок, земляника).

***Клон*** − это генетически однородное потомство, отобранное от одного вегетативно-размноженного растения.

***Гибрид*** – организм, сочетающий признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

Гибриды в зависимости от способа получения подразделяются:

* на простые;
* двойные;
* трехлинейные;
* многолинейные;
* межлинейные;
* сортолинейные;
* линейно-сортовые;
* межсортовые;
* гибриды на основе ЦМС.

*Простые гибриды* получают от скрещивания двух линий А × В; характеризуются высокой степенью гетерозиса (35–45 %);

*Двойные гибриды* получают от скрещивания двух простых гибридов (A × B) × (C × D).

*Трехлинейные гибриды* получают от скрещивания простого гибрида с самоопыленной линией (А × В) × С.

*Многолинейные гибриды* получают от скрещивания четырех линий и более.

К *межлинейным гибридам* относятся простые, двойные, трехлинейные и многолинейные.

*Сортолинейные гибриды* образуются в результате гибридизации сорта с одной или несколькими линиями.

*Линейно-сортовые гибриды* получают в скрещиваниях, когда в качестве материнского компонента используется самоопыленная линия или простой гибрид, а опыление проводят пыльцой сорта.

*Межсортовые гибриды* образуются в результате гибридизации нескольких сортов.

Для получения *гибридов на основе ЦМС* используют стерильные аналоги, фертильные закрепители стерильности и фертильные восстановители фертильности.

**14.2. Требования к сорту**

Хороший сорт должен обеспечивать высокую урожайность, поэтому кнему, как основе сельскохозяйственного производства, предъявляются определенные требования:

1. Сорт должен обладать высокой продуктивностью, т. е. способностьюформировать большую урожайность при оптимальных условиях выращивания за счет хорошего развития элементов структуры урожайности.
2. Сорт должен обладать определенной продолжительностью всего вегетационного периода и отдельных его фаз развития, соответствующих почвенно-климатическим условиям зоны возделывания.
3. Сорт должен быть отзывчивым на агротехнические приемы выращивания.
4. Сорт должен обладать устойчивостью к воздействию неблагоприятных условий, переносить недостаток влаги, повышенный и пониженный температурный режимы, толерантностью к болезням и вредителям.
5. Сорт должен иметь высокое качество продукции.

Под *высоким качеством продукции* понимают как высокое содержание в урожае того вещества, ради которого растение возделывается (белка в зерне пшеницы, сахара в корнях сахарной свеклы и т. д.), так и качество добываемого продукта (масла, крахмала).

6. Сорт должен быть пригодным для механизированного возделывания, т. е. допускать обработку междурядий без повреждения растений, не иметь потерь при уборке машинами.

В разных зонах и у различных культур каждое из этих свойств сорта может иметь большее или меньшее значение для урожайности.

В целом, сорт должен удовлетворять всему комплексу перечисленных требований и обладать отличимостью, однородностью и стабильностью (ООС).

**14.3. Понятие об исходном материале.  
Виды исходного материала**

***Исходный материал*** – это все разнообразие сортов, гибридов, дикорастущих популяций, образцов, используемое для создания новых сортов.

Исходный материал подразделяется на следующие виды:

1. Исходный материал, сформировавшийся естественным путем и создаваемый искусственно.
2. Местный и интродуцированный исходный материал.

К *сформировавшемуся исходному материалу* относят:

* местные сорта;
* селекционные сорта;
* дикорастущие формы.

К *создаваемому исходному материалу* относят материал, полученный методами:

* внутривидовой гибридизации;
* отдаленной гибридизации;
* мутагенеза;
* полиплоидии;
* инбридинга (инцухта) и гетерозиса;
* биотехнологическими методами;
* другими методами.

*Местный исходный материал* представляет ценный генофонд для селекции.

Некоторые местные сорта являются результатом народной селекции (сорта клевера лугового Минский позднеспелый местный, Слуцкий раннеспелый местный, люцерны Браславская местная, лука репчатого Стригуновский местный, сливы местной Красная).

*Интродуцированный исходный материал* представляет собой виды и сорта растений, перенесенных в какую-либо страну или область, ранее здесь не произраставших (кукуруза, картофель, томат, перец из Америки, зерновые в Америку, кофе из Африки в Америку).

Интродукция может происходить путем:

* натурализации;
* акклиматизации.

***Натурализация*** – это процесс, в результате которого осуществляется перенос культуры или сорта в другое место, и она очень хорошо там приживается и приспосабливается.

***Акклиматизация*** связана с потерей признаков и генов, т. е. в результате переноса в другую страну или область выживают те особи, которые обладают необходимыми признаками.

Любой селекционный процесс начинается с изучения исходного материала. Эффективность и результативность его будут зависеть от богатства и разнообразия исходного материала.

*Питомник исходного материала* является первым и очень важным звеном в схеме селекционного процесса. В состав питомника исходного материала входят:

* коллекция существующих образцов, сортов, разновидностей, культурных видов данной культуры и их близких диких сородичей;
* обменный фонд (селекционный материал, получаемый из других научных селекционных учреждений различных почвенно-клима-тических зон);
* гибриды и мутанты первого и второго поколений, созданные непосредственно самим селекционером;
* спонтанные гибриды и естественные мутанты, возникающие ежегодно во всех видах селекционных и производственных посевов.

После изучения исходного материала по прямым и косвенным признакам осуществляется отбор родоначальных растений с необходимыми фенотипами в обычных условиях и на провокационных фонах.

Следующими этапами схемы селекционного процесса являются:

* сравнительное испытание потомств отобранных растений в семьях *селекционного питомника* (СП);
* номера в *контрольном питомнике* (КП);
* сортообразцы в *конкурсном сортоиспытании* (КСИ);
* сортообразцы в *экологическом сортоиспытании* (ЭСИ);
* сортообразцы в *производственном испытании* (ПСИ).

Заключительным этапом селекции является *государственное сор-  
тоиспытание* (ГСИ), при положительных результатах которого новый сорт заносится в Государственный реестр сортов.

**14.4. Центры происхождения культурных растений  
и их диких сородичей**

Центры происхождения культурных растений указывают, где впервые было окультурено и начато возделывание того или иного сельскохозяйственного растения, где находится его родина − ***генцентр***.

В местах первичных генцентров находится наибольшее количество разнообразных сортов, культурных и диких разновидностей и форм данного вида.

В 1894 г. в России было создано Бюро по прикладной ботанике, которое затем преобразовалось во Всероссийский институт растениеводства (ВИР), в котором велись работы по созданию генетического фонда растений.

В результате многочисленных экспедиций, сбора разнообразных сортов, полукультурных образцов, диких сородичей культурных растений в различных частях земного шара, тщательного их изучения и систематизации Н. И. Вавилов установил восемь, а впоследствии  
П. М. Жуковский развил это учение и дополнил еще четырьмя центрами происхождения культурных растений.

По каждому из 12 генцентров определены границы и перечислены виды растений, которые впервые введены в культуру и подверглись селекции.

1. *Китайско-японский генцентр* является родиной риса, проса, чумизы, гречихи, сои, овса голозерного, ячменя многорядного, пшеницы мягкой, фасоли спаржевой, редьки культурной, репы японской, чеснока китайского, баклажана китайского, яблони маньчжурской, яблони китайки, груши уссурийской, айвы, сливы китайской, абрикоса, персика, вишни, хурмы, винограда Давида, чая китайского и других культур.
2. *Индонезийско-индокитайский генцентр* является родиной риса посевного, хлебного дерева, лимона, сахарного тростника, банана, кокосовой пальмы.
3. *Австралийский генцентр* является родиной девяти видов хлопчатника, 21 вида табака, орехоплодного дерева, клевера подземного.
4. *Индостанский генцентр* располагает ценными источниками риса с длинными зерновками, пшеницы шарозерной, сахарной пальмы, фасоли рисовой, огурца, кунжута индийского, конопли индийской, перца черного.
5. *Среднеазиатский генцентр* является родиной пшеницы мягкой, ржи афганской, гороха посевного, бобов конских, чины посевной, нута культурного, маша, сурепицы, льна-кудряша, дыни культурной, моркови, лука репчатого, чеснока, алычи, сливы, персика, вишни тяньшаньской, миндаля, грецкого ореха, винограда культурного, люцерны синей.
6. *Переднеазиатский генцентр* является родиной 15 видов пшеницы, трех видов ржи, ячменя, овса, гороха, чечевицы, вики, люцерны дагестанской, льна стелющегося, дыни, свеклы, моркови, многих видов груши, терна, сливы домашней, абрикоса обыкновенного, черешни, граната, инжира, шелковичного дерева, хлопчатника аравийского, розы.
7. *Средиземноморский генцентр* является древнейшим центром растениеводства. Это родина тургидной, твердой, польской пшеницы, дикой однозернянки и двузернянки, ячменя многорядного и двурядного, овса песчаного и византийского, канареечника, гороха, нута, вики, люпина желтого, узколистного, белого, волокнистого, льна культурного и узколистного, клевера ползучего, сераделлы, укропа, брюквы, свеклы, петрушки, маслины, винограда, дуба пробкового.
8. На территории *африканского генцентра* находятся эфиопские подвиды твердой, тургидной и польской пшеницы, африканской ржи, ячменя, абиссинского овса, сорго, африканского риса, клещевины, хлопчатника африканского и сомалийского, арбуза столового, белосемянного льна, арабского кофе, финиковой пальмы, абиссинского банана, гладиолусов.
9. *Европейско-Сибирский генцентр* является родиной льна-долгунца, свеклы, клевера лугового, гибридного, ползучего, люцерны северной, желтой и синей, яблони лесной, сибирской и культурной, груши лесной, черешни дикой и культурной, грецкого ореха, винограда амурского, малины, смородины, клубники, земляники лесной, облепихи, крыжовника, хмеля, хрена, злаковых трав.
10. В *среднеамериканском генцентре* окультурены кукуруза, фасоль, картофель, тыква, кабачки, табак, махорка, перец овощной.
11. *Южноамериканский генцентр* считается родиной кукурузы, многих видов картофеля, перуанского хлопчатника, арахиса, мелкосемянных видов люпина, томата, кокаинового кустарника, подсолнечника, ананаса, амаранта, многолетних видов ячменя.
12. В *североамериканском генцентре* имеется большое разнообразие многолетних и однолетних видов ячменя, а также слива американская, вишня песчаная, дикие яблони, смородина, крыжовник, малина, ежевика, подсолнечник, топинамбур, многолетний люпин.

Изучение родственных в систематическом отношении видов позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1920), суть которого состоит в следующем: систематически близкие виды растений имеют сходные и параллельные ряды наследственных форм, и чем ближе друг к другу стоят виды по происхождению, тем резче проявляется сходство между рядами морфологических и физиологических признаков.

В результате интродукции различных видов растений и их окультуривания вдалеке от их родины, на других континентах образовались *вторичные центры происхождения*, где в процессе селекционной работы и под действием естественного отбора в новых условиях возникло множество образцов и форм, обладающих принципиально отличительными признаками и свойствами.

*Третичные очаги* формообразования культурных растений образовались в местах крупных селекционных центров, где искусственным путем получают большое количество новых мутаций, полиплоидных форм, отдаленных гибридов, выделяют ценные спонтанные мутанты и гибриды.

Разнообразие растительных образцов первичных, вторичных и третичных генцентров используется для постоянного пополнения *мировой коллекции ВИРа*, которая является источником ценных признаков и используется в качестве исходного материала в селекционном процессе. За последние десятилетия мировая коллекция ВИРа удвоилась и насчитывает около 400 тыс. образцов различных видов и форм растений. Более 1000 сортов различных культур выведено с использованием коллекционных образцов ВИРа.

**14.5. Аналитическая селекция.  
Роль местных и селекционных сортов  
в аналитической селекции**

Выведение новых сортов из местного материала, коллекционных образцов ВИРа, районированных и других сортов является результатом ***аналитической селекции***.

С помощью аналитической селекции были созданы:

* лен-долгунец как прядильная культура;
* сахарная свекла как сахароносная культура;
* подсолнечник из цветочного растения был превращен в высокомасличную культуру;
* люпин из сидерального растения – в высокобелковую кормовую культуру;
* дикорастущие многолетние бобовые и злаковые травы были включены в число интенсивных кормовых культур для получения высокоценных грубых травянистых кормов и организации пастбищного хозяйства для скота.

Аналитическим путем с использованием естественных и местных популяций созданы следующие группы сортов:

1. *Местные сорта*:

* клевера лугового Слуцкий раннеспелый местный, Минский позднеспелый местный;
* клевера гибридного Ивацевичский местный;
* люцерны Браславская местная;
* тимофеевки Белорусская местная;
* костреца безостого Октябрьский местный;
* райграса однолетнего Ивацевичский местный;

2. *Сорта народной селекции*:

* озимой ржи Вятка, Лисицына;
* гречихи Богатырь;
* ячменя Винер;
* пшеницы Украинка, Лютесценс 62;
* овса Советский, Московский 315, Надежный, Буг;
* фасоли Мотольская белая;
* люпина Белорусский кормовой, Белорусский 6, Боровлянский;

3.*Селекционные сорта*:

* клевера лугового Цудоны;
* люцерны Белорусская;
* тимофеевки луговой Белорусская 1308;
* ежи сборной Магутная;
* райграса пастбищного Пашавы.

В настоящее время особенно актуальным является ***внутрисортовой отбор***, который можно считать высшим этапом аналитической селекции.

Классическим примером эффективного применения внутрисортового отбора является создание сортов озимой пшеницы Безостая 1 из Безостой 4, Мироновской 808 из ярового сорта Артемовка на фоне подзимнего посева.

**15. Методы создания  
нового исходного материала**

На создание нового, ранее не существующего селекционного материала направлена ***синтетическая селекция***.

Основными методами синтетической селекции являются:

* внутривидовая гибридизация;
* отдаленная гибридизация;
* химический и физический мутагенез;
* полиплоидия;
* гаплоидизация и дигаплоидизация;
* использование инцухта и гетерозиса;
* использование цитоплазматической мужской стерильности;
* биотехнологические методы и приемы генной инженерии (эмбриокультура, соматическая гибридизация, культура пыльников).

**15.1. Внутривидовая гибридизация**

**15.1.1. Закономерности формообразовательного процесса.  
Комбинационная и трансгрессивная селекция**

***Гибридизация*** – процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

Гибриды совмещают свойства и признаки двух, а при сложных скрещиваниях нескольких родителей.

Если скрещивания осуществляются между сортами, разновидностями или формами одного вида, то образуются *внутривидовые гибриды*. При скрещивании различных видов между собой или представителей различных родов возникают *межвидовые* или *межродовые отдаленные гибриды*.

Гибриды, которые создаются человеком при скрещивании, называются *искусственными*. Скрещивания, возникающие независимо от человека, непосредственно в природе, называются ***естественной гибридизацией***. В результате образуются *спонтанные гибриды*.

Возможность получения новых растений путем скрещивания была впервые доказана И. Г. Кельрейтером еще в 60-х гг. XVIII в.

Гибридизацию называют основным методом создания исходного материала, так как ее формообразовательные возможности за счет проявления комбинационной изменчивости, новообразований и трансгрессий очень велики.

***Комбинационная селекция*** – это выявление и отбор новых форм, возникающий в результате сочетания и взаимодействия генов при скрещивании.

Сущность ***трансгрессивной селекции*** состоит в том, что при скрещивании организмов, отличающихся друг от друга по количественному выражению определенного признака, в гибридных потомствах появляются константные формы с более сильным выражением соответствующего признака, чем это было у обеих родительских форм.

С помощью гибридизации создано огромное количество сортов на этапе синтетической селекции.

**15.1.2. Принципы подбора родительских пар  
для скрещивания**

Подобранные родительские формы для скрещивания должны обладать теми признаками, которые планируется объединить в новом желаемом растительном организме, т. е. они должны быть донорами или носителями самых ценных хозяйственно полезных, биологических и апробационных признаков.

Общеизвестными принципами скрещивания являются подборы пар по следующим показателям:

* по различию элементов структуры урожайности;
* эколого-географической отдаленности;
* различиям устойчивости к вредителям и болезням;
* различиям в структуре вегетационного периода.

***Подбор пар по элементам структуры урожайности*** связан с тем, что сорта с одинаковой урожайностью могут различаться:

* по продуктивной кустистости;
* количеству зерен в колосе;
* массе 1000 семян и др.

При скрещивании различных по элементам структуры урожайности сортов можно получить комбинационные формы с новым, более удачным сочетанием слагаемых продуктивности растений.

При ***эколого-географическом методе подбора пар*** для скрещивания в качестве одного из родителей в большинстве случаев используют хорошо приспособленные к данным условиям сорта селекции своей зоны, а второй родитель инорайонного происхождения берется для исправления недостатков районированного сорта.

***Подбор пар для скрещивания по различиям устойчивости к болезням*.** Толерантность или устойчивость сортов к определенным заболеваниям может обеспечиваться у различных сортов за счет особенностей их генотипов:

* одни сорта могут обладать полевой устойчивостью;
* другие сорта – сверхчувствительностью, но те и другие через несколько лет с появлением новых рас возбудителя могут сильно поразиться данной болезнью.

***Полевая устойчивость*** – устойчивость, контролируемая полигенной системой и обусловливающая относительную, частичную устойчивость ко всем расам возбудителя болезни, поражающей данный сорт в естественных полевых условиях.

***Сверхчувствительность*** − явление, сопровождающееся быстрой гибелью клеток, в которые проникают гифы гриба, вследствие чего патогенное начало локализуется и не может дальше распространяться в ткани растения.

При сочетании сверхчувствительности и полевой устойчивости в одном растении гибридного происхождения можно получить новый сорт, устойчивость которого ко многим физиологическим расам паразита сохраняется более длительное время.

***При селекции на скороспелость*** очень важно, чтобы родители различались не только по длине вегетационного периода, но и по продолжительности прохождения отдельных фенологических фаз. В таком случае можно ожидать у гибридов наследования признаков более скороспелого родителя, проявления трансгрессий по этому признаку (за счет совмещения более короткого периода до цветения от одного родителя и быстрого прохождения фазы цветения-созревания от второго родителя или за счет перекомбинации неаллельных генов).

**15.1.3. Типы скрещиваний**

При использовании гибридизации применяются различные типы скрещиваний:

* простые;
* сложные.

***Простые скрещивания*** называются также парными, так как скрещивание осуществляется только между двумя родительскими формами однократно.

Подобранные родители для гибридизации могут меняться ролями, т. е. в одном случае сорт А может служить материнской формой, а сорт В – отцовской, в другом случае − наоборот. Такие парные скрещивания называются ***реципрокными***, или ***взаимными*** (см. рис. 2).

Прямые и обратные скрещивания в основном предназначены для выявления материнского эффекта, когда наследование какого-либо важного хозяйственно-биологического признака связано с цитоплазмой. В качестве материнского родителя целесообразно, например, брать сорта, обладающие более высокой морозостойкостью, устойчивостью к болезням. А скороспелость лучше передается по отцовской линии.

Важным селекционно-генетическим способом простой гибридизации является ***метод анализирующих скрещиваний*** (см. рис. 4).

Сущность его заключается в том, что для проверки на гомозиготность исходный образец скрещивают с аналогичной формой, имеющей рецессивный анализируемый признак. Сразу по первому поколению можно судить о гомозиготности или гетерозиготности образца.

К усложненным простым скрещиваниям относят:

* диаллельные;
* топкроссные;
* поликроссные.

Суть ***диаллельных скрещиваний*** заключается в том, что лучшие источники желаемых признаков вовлекаются в предварительную гибридизацию между собой парами во всех возможных сочетаниях,  
т. е. каждый сорт должен быть скрещен со всеми остальными (см. рис. 57).

При тщательной оценке полученных гибридов устанавливается комбинационная способность (КС) родительских форм, разрабатывается схема последующего более активного вовлечения лучших из них в соответствующие программы получения необходимых гибридов.

***Топкроссами*** называются такие скрещивания, когда многие линии или сорта для выявления их общей комбинационной способности (ОКС) скрещиваются с одним сортом-тестером, обладающим высокой общей комбинационной способностью (см. рис. 55).

***Поликроссами*** называются такие скрещивания, при которых каждый изучаемый образец скрещивается с многими сортами-тестерами (см. рис. 56).

***Сложные скрещивания*** проводятся для получения запланированного сорта путем вовлечения в гибридизацию многих образцов и сортов.

Сложные скрещивания подразделяются на следующие типы:

* ступенчатые;
* возвратные;
* насыщающие (беккроссы);
* конвергентные.

***Ступенчатая гибридизация*** применяется в тех случаях, когда в синтезируемом образце требуется последовательно объединить признаки нескольких родительских форм.

Сложная ступенчатая гибридизация заключается в том, что полученная от простого скрещивания гибридная форма с рядом положительных признаков вновь вовлекается в гибридизацию с другими сортами или образцами, несущими дополнительные ценные признаки и свойства (рис. 60).

1-й год ♀ А × ♂ В

2-й год ♀ АВ × ♂ С

3-й год ♀ АВС × ♂ D

4-й год ♀ АВСD× …

Рис. 60. Ступенчатая  
гибридизация

***Возвратные скрещивания*** – это такие скрещивания, при которых гибрид повторно (однократно или многократно) скрещивается с одним из родителей (рис. 61).

Они применяются для усиления у гибрида проявления признаков одного из родителей, а также для преодоления бесплодия гибридов первого поколения при отдаленной гибридизации.

1-й год ♀ А × ♂ В

2-й год ♀ АВ × ♂ А

3-й год ♀ ААВ × ♂ А

4-й год ♀ АААВ × …

Рис. 61. Возвратное  
скрещивание

Многократное возвратное скрещивание гибридов определенной комбинации с одним из родителей, используемым только в качестве отцовской формы в ряду последовательных беккроссов, признаки которого желательно усилить, называется ***насыщающим*** (рис. 62).

1-й год ♀ А × ♂ В

2-й год ♀ АВ × ♂ В

3-й год ♀ АВВ × ♂ В

4-й год ♀ АBBВ × …

Рис. 62. Насыщающее скрещивание

При таком многократном беккроссировании от материнской формы остается практически только цитоплазма, а ядерное вещество замещается на отцовское, так как с каждым беккроссом его доля увеличивается. Иначе этот тип скрещивания называется ***поглотительным***.

Поглотительные скрещивания особенно широко применяются при создании стерильных аналогов с использованием ЦМС в селекции на гетерозис для производства простых трехлинейных и двойных межлинейных гибридов.

Методом насыщающих скрещиваний создаются устойчивые к вредителям и болезням сорта ячменя, пшеницы, картофеля и других культур.

***Конвергентные скрещивания*** совмещают возвратные и насыщающие скрещивания, позволяют обеспечить равномерное совмещение в гибридном потомстве признаков и свойств обоих родителей.

С этой целью проводятся параллельно многократные возвратные скрещивания полученного гибрида с одной и другой родительской формой. На заключительном этапе насыщенные гибриды скрещиваются между собой (рис. 63).

1-й год ♀ А × ♂ В

2-й год ♀ АВ × ♂ А

3-й год ♀ ААВ × ♂ А

×

4-й год ♀ АААВ

1-й год ♀ А × ♂ В

2-й год ♀ АВ × ♂ В

3-й год ♀ АВВ × ♂ В

4-й год ♂ АВВВ

Рис. 63. Конвергентные скрещивания

**15.1.4. Методика и техника скрещиваний  
у самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся культур**

Особенности техники скрещивания зависят от строения цветка, способа опыления, продолжительности цветения, время цветения, продолжительности жизнеспособности пыльцы и рыльца.

При скрещивании применяют три основных способа опыления:

* принудительное;
* ограниченно-свободное;
* свободное.

*Принудительное опыление* заключается в кастрации цветков материнских растений (или без нее у отдельных растений) и последующем опылении их пыльцой отцовского растения путем непосредственного ее нанесения на рыльце пестика.

*Ограниченно-свободное опыление* проводится путем помещения нескольких растений с кастрированными колосьями под общий изолятор, сюда же помещают и цветущие колосья отцовской формы, вставленные в емкость с водой для возможности их цветения в течение нескольких дней. Под этим общим изолятором пыльца свободно высыпается и попадает на рыльца кастрированных цветков.

*Свободное опыление* осуществляется путем оставления материнских растений с кастрированными цветками в окружении других сортов для свободного опыления.

Кастрацию цветков у самоопыляющихся культур осуществляют в определенный момент, когда все органы цветка будут почти полностью сформированы, но пыльники при этом не должны достичь зрелого состояния. Недозревшие пыльники удаляют с помощью пинцета. Кастрированное соцветие до принудительного опыления обязательно изолируют с помощью изоляторов. Через 1–2 дня производят опыление цветков пыльцой запланированного отцовского сорта и опять надевают изолятор до образования завязи.

**15.1.5. Методы работы с гибридными поколениями  
в зависимости от способов опыления и размножения растений**

Независимо от способа получения гибридных семян в первом поколении гибридов необходимо определить по доминантным (маркерным) признакам отцовской формы *истинные гибриды* и отбраковать ложные.

При работе с гибридным материалом перекрестноопыляющихся культур и факультативных перекрестников необходимо соблюдать *правила изоляции*. С этой целью следует проводить индивидуальную изоляцию каждой семьи или применять метод резервов (половинок).

В первом поколении гибридов определяют *коэффициент доминирования* и *степень гетерозиса*, которые позволяют судить о ценности и дальнейшей перспективе определенной комбинации.

С целью ускоренного размножения и получения наибольшего количества семян гибридов первого поколения их посев нужно проводить на хорошо подготовленной и высокоплодородной почве с увеличенными площадями питания для растений, обеспечивать хороший уход за растениями.

Во втором поколении гибридов изучают проявления комбинационной изменчивости, проводят отбор и всестороннюю оценку выщепившихся форм. Семена лучших растений высеваются в селекционном питомнике первого года (СП-1) по семьям для дальнейшей селекционной работы.

**15.2. Отдаленная гибридизация**

***Отдаленными*** называются такие скрещивания, когда подобранные пары принадлежат различным видам или родам, т. е. являются отдаленными не в географическом, а в родственном отношении.

В соответствии с этим различают скрещивания:

* межвидовые (например, пшеница мягкая × пшеница твердая);
* межродовые (например, пшеница × рожь).

Первые опыты по отдаленной гибридизации растений были начаты в России в 1756 г. И. Г. Кельрейтером по скрещиванию виргинского и перувианского видов табака, от которых он получил гибриды, удачно сочетающие скороспелость, высокую урожайность и ценные качества табака обоих родителей. Из-за стерильности первого поколения созданные гибриды не нашли широкого применения, так как необходимо было ежегодно проводить такие скрещивания с целью получения гибридных семян для посева.

Отдаленной гибридизации принадлежит особая роль в эволюции и селекции. Под ее влиянием начался процесс с выщеплением новых, ранее не существовавших экземпляров, совмещающих признаки различных видов или родов за счет перекомбинаций наследственного материала и возникающих новообразований.

Для создания новых сортов, обладающих комплексом биологических, хозяйственно полезных и корреляционно связанных с ними морфологических признаков, часто возникает потребность выйти за пределы вида для заимствования необходимых свойств от других видов.

Например, создание иммунных сортов картофеля к фитофторозу, вирусным заболеваниям, раку, нематоде, колорадскому жуку за счет внутривидовой гибридизации практически невозможно, так как все многообразие сортов и форм культурного вида *Solanum tuberosum* не обладает устойчивостью к этим заболеваниям и вредителям. Но среди других видов рода картофеля такие формы имеются – *S. demissum*,  
*S. acaule*, *S. andigenum*, *S. vernei*, *S. maglea*.

Большой вклад в теорию и практику отдаленной гибридизации внесли следующие ученые:

* И. В. Мичурин (методы преодоления нескрещиваемости плодово-ягодных культур);
* Г. Д. Карпеченко (плодовитые капустно-редечные гибриды);
* Н. В. Цицин (сорта пшенично-пырейных гибридов);
* А. Ф. Шулындин (первые сорта ржано-пшеничных гибридов).

Высокоустойчивый к гессенской и шведской мухам сорт яровой твердой пшеницы Харьковская 46 явился результатом отбора из сложного гибрида, полученного при скрещивании (пшеница тургидная × пшеница двузернянка) × твердая пшеница.

Селекционерами А. П. Шехурдиным и В. Н. Мамонтовой были получены сорта Сарроза и Сарруба, Ф. Г. Кириченко − Мичуринка, Новомичуринка, Одесская янтарная, Кристалл 2, Парус, Коралл одесский от скрещивания сортов твердой и мягкой пшеницы.

Н. В. Цицин использовал метод межродовой гибридизации пшеницы с пыреем, который позволил получить сорта озимой пшеницы ППГ-1, ППГ-186, ППГ-599 и сорта яровой пшеницы ППГ-172, Восток, Грекум 114.

При скрещивании различных видов пшеницы с рожью через полиплоидизацию созданы плодовитые ржано-пшеничные аллополиплоиды (амфидиплоиды) – *тритикале* (*Triticale*).

При скрещивании византийского овса с обыкновенным овсюгом в Калифорнии получен устойчивый к стеблевой и корончатой ржавчине сорт овса Сиерра и скороспелый сорт Рапид.

Сорт овса Льговский 1026 создан при использовании для гибридизации византийского и посевного овса.

Для создания сортов подсолнечника, устойчивых к заразихе, ржавчине, склеротинии, подсолнечной огневке, В. С. Пустовойт интенсивно использовал для гибридизации дикие виды подсолнечника.

В результате гибридизации топинамбура с подсолнечником создан *тописолнечник*, обладающий признаками обоих родителей с проявлением высокой степени гетерозиса по урожайности клубней и зеленой массы.

Свыше 250 сортов картофеля при селекции на устойчивость к вирусам, нематоде, раку, фитофторе, колорадскому жуку создано благодаря использованию диких видов этого рода. Так, сорт Детскосельский создан из комбинации отдаленных скрещиваний Ранняя роза × (*S. demissum* × *S. andigenum*).

*Сорго-судановые гибриды* получены от гибридизации сорго и суданской травы. Они отличаются более высокой урожайностью по сравнению с исходными родителями, содержат повышенное количество сахаров и белков.

Путем скрещивания сурепицы с листовой капустой искусственно синтезирован *рапс*, отличающийся высокой урожайностью, повышенным содержанием масла и лучшей зимостойкостью.

Попытки получения гибридов между кукурузой и теосинте показали возможность создания нового типа кукурузного растения с повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот.

По зернобобовым культурам имеются единичные успехи получения межвидовых гибридов. К ним относится получение сорта гороха Воронежский с участием красно-желтого гороха, сорта узколистного люпина Сидерат 892 при использовании в гибридизации люпина льнолистного, а также новой формы белого люпина в результате гибридизации люпина белого и люпина Вавилова.

В результате гибридизации между пшеницей и ячменем получен новый вид зернового растения под названием *пшеяч* (*Trithordeum*).

**15.3. Экспериментальный мутагенез**

Мутационные изменения постоянно происходят в природе и служат одной их основных предпосылок эволюции органического мира, так как они связаны с наследственной основой организмов и передаются следующим поколениям.

В 1899 г. С. И. Коржинским была опубликована книга с примерами возникновения и использования мутационных изменений в практической деятельности человека. В 1901 г. голландским ботаником Г. Де-Фризом было дано теоретическое объяснение явлению мутаций и предложена мутационная теория.

Г. С. Филипповым и Г. А. Надсоном в 1925 г. были получены экспериментальные мутанты дрожжей. Л. Н. Делоне и А. А. Сапегин воздействием излучений вызвали наследственные изменения у пшеницы. Стадлер в США провел аналогичные эксперименты на кукурузе.

В. В. Сахаров и М. Е. Лобашев доказали возможность получения мутаций воздействием химических веществ. Особые заслуги в разработке и использовании химических супермутагенов в селекции растений принадлежат С. И. Алиханяну и А. И. Раппопорту.

Методом искусственного мутагенеза создано около 200 сортов различных культур в мире.

В России и Украине районированы сорта мутантного происхождения яровой пшеницы Новосибирская 67, люпина Киевский мутант, гибриды кукурузы Краснодарская 82, Краснодарская 303 ВЛ, сорт-мутант подсолнечника Первенец, сои Универсал, картофеля Рентгеновский ранний, помидоров Луч 1, фасоли Сапарке 75, озимого ячменя Краснодарский мутант 1.

Сорта ярового ячменя Минский и Факел получены в результате воздействия мутагенами на семена сорта Московский 121.

Из сорта ярового ячменя Краснодарский 35 методом мутагенеза получен скороспелый сорт Темп, из которого путем внутрисортового отбора создан устойчивый к полеганию короткостебельный сорт Каскад.

Из потомства сорта Триумф, облученного мутагенами, выделен голозерный мутант ячменя Белорусский 76, отличающийся высокой урожайностью голого зерна и средним содержанием белка около 16 %. При дальнейшем облучении семян сорта Белорусский 76 лучами лазера получен ряд пленчатых линий, из которых создан сорт Березинский.

Сорт белого люпина Сож отобран из мутантной популяции на Гомельской сельскохозяйственной опытной станции.

Искусственные мутации можно вызвать при обработке мутагенами сухих или набухших семян. Следует иметь в виду, что набухшие семена в несколько раз чувствительнее по сравнению с сухими.

В качестве физических мутагенов применяются рентгеновские лучи, гамма-излучения радиоактивных веществ, ультрафиолетовый свет, шоковые температуры.

Для каждого вида растений оптимальные дозы необходимо подбирать экспериментальным путем, так как чувствительность обрабатываемых объектов может быть различной. Малые дозы облучения в большинстве случаев носят стимулирующий характер, а большие приводят к нежелательным и даже губительным результатам.

Получение экспериментальных мутантов может осуществляться и во время роста растений на специально построенных гамма-полях или при использовании для питания растений радиоизотопов фосфора 32Р, кобальта 60Со и других радиоактивных веществ. Мутации могут возникнуть при возделывании сельскохозяйственных культур на почвах, загрязненных радионуклидами.

Из химических мутагенов наиболее широко применяют нитрозо-метилмочевину (НММ), нитрозоэтилмочевину (НЭМ), диметилсульфат (ДМС), этиленимин (ЭИ). Они применяются в 0,01−0,10%-ной концентрации для намачивания семян в течение нескольких часов с последующей промывкой их в проточной воде.

В первом поколении (М1) истинные мутации в связи с их рецессивностью не проявляются, а возникающие фенотипические изменения чаще всего представляют собой морфозы и не всегда наследуются в дальнейшем. Более тщательная оценка и отбор растений с измененными признаками и свойствами проводится во втором поколении (М2) для индивидуальной проверки в потомстве М3 в селекционном питомнике первого года (СП-1). Далее проводится работа по общепринятой схеме селекционного процесса.

В результате мутагенеза возникают:

* генные мутации, связанные с потерей (делецией), удвоением, вставками, изменением порядка чередования нуклеотидов в молекулах ДНК;
* хромосомные мутации, связанные с транслокацией, инверсией, дупликацией, нехваткой отдельных участков хромосом;
* геномные мутации, связанные с изменением количества хромосом в виде гаплоидии, анеуплоидии и полиплоидии.

**15.4. Полиплоидия**

Полиплоидные виды растений широко распространены в природе. Роды пшеницы, ячменя, овса имеют, например, естественные полиплоидные ряды, состоящие из 14-, 28- и 42-хромосомных видов. У картофеля полиплоидный ряд начинается видами, гаплоидный набор хромосом у которых равен 12, далее идут диплоиды, триплоиды, тетраплоиды, пентаплоиды, гексаплоиды, октаплоиды с числом хромосом соответственно 24, 36, 48, 60, 72 и 96.

В большинстве случаев полиплоидные формы отличаются положительными морфологическими, физиологическими, биохимическими признаками по сравнению с диплоидными видами:

* имеют более мощное развитие растений;
* характеризуются относительно увеличенными размерами клеток различных органов и тканей;
* обладают более крупными листьями, цветками, плодами и семенами.

Но для каждого рода растений имеется оптимальный уровень плоидности:

* у пшеницы наибольшее распространение получила *Triticum aestivum* (2n=42) и *T. durum* (2n=28);
* у овса – *Avena sativa* (2n=42);
* у ячменя производственное использование имеют только двурядный *Hordeum disticum* и многорядный *H. vulgare* (2n=14);
* у картофеля из всего полиплоидного ряда только культурный вид *Solanum tuberosum* (2n=48) оказался наиболее пластичным, в то время как диплоидный сородич *S. andigenum* (2n=24) не вышел за пределы гор Анд в Южной Америке.

Основным веществом для создания полиплоидов, используемым в селекционных целях, является алкалоид *колхицин* (С22Н25О6), получаемый из семян и клубнелуковиц безвременника.

Механизм действия колхицина заключается в наркотическом эффекте, выражающемся в парализации митотического аппарата делящейся клетки, которая препятствует расхождению дочерних хромосом к полюсам при митозе. В итоге клетка с удвоенным числом хромосом не делится и превращается в результате такого эндомитоза в полиплоидную. После прекращения паралитического действия колхицина клетка начинает новый цикл деления, завершающийся образованием клеток с удвоенным набором хромосом.

Возникающие в природе и получаемые искусственным путем полиплоиды могут быть:

* автополиплоидами;
* аллополиплоидами (амфидиплоидами).

При *автополиплоидии* происходит кратное увеличение числа хромосом одного вида, при *аллополиплоидии* – полиплоидии предшествует отдаленная гибридизация, в результате чего возникающий амфидиплоид объединяет полные хромосомные наборы различных видов.

Сортами, созданными методом полиплоидии, являются:

* у озимой ржи Пуховчанка, Верасень, Игуменская, Сяброука, Спадчына, Завея-2, Дубинская, Полновесная, Пламя, Пралеска, Зазерская 3 (4n);
* у озимой тритикале Михась, Мара, Идея, Дубрава, Рунь, Марко, Сокол, Янко, Кастусь, Витон, Вольтарио, Жыцень, Антось, Виталис, Гренадо, Модерато, Импульс, Прометей, Алико, Амулет, Бальтико, Беллак, Динаро, Паво, Эра, Руно, Папсуевская (6n);
* у гречихи Свитязянка, Илия, Лена, Александрина, Марта, Танюша (4n);
* у клевера лугового Долголетний, Долина, Янтарный, Устойлiвы, Титус, Амос, Атлантис, Тайфун, Уна (4n);
* у клевера ползучего Духмяны, Чародей, Лифлекс, Клондайк, Матвей, Тасман, Мерлин, Алиса (4n);
* у райграса однолетнего Луч, Адрина, Рапид, Мельмондо, Палланум, Элюнария (4n);
* у овсяницы красной сорт Лайт (8n);
* у свеклы кормовой сорт Лада (4n), гибриды F1 Болеро, Маршал, Петра, Верба, Монро, Милана, Купава, Вермон, Стармон (3n), Рекорд, Цэнтаур, Тытан, Урсус поли (xn);
* у свеклы сахарной гибриды F1 Аккорд, Кобра, Сирано, Кавебел, Кортина, Сфинкс, Сильвана, Манон, Эврика, Вегас, Кобаб, Травиата, Мозаик, Ярыса, Классика, Робина, Крона, Саплица, Джакета, Алдона, Амели, Портланд (3n).

**15.5. Инбридинг и гетерозис**

***Инбридингом*** называется размножение перекрестноопыляющихся растений путем принудительного самоопыления.

При использовании инбридинга в большинстве случаев происходит проявление депрессии, которая выражается в снижении продуктивности и жизнеспособности организмов. Она возникает в результате перехода имеющихся вредных рецессивных генов в гомозиготное состояние и их проявления после выхода из скрытого состояния.

При повторении инбридинга с каждым последующим поколением депрессия усиливается и через 5–6 поколений достигает инбредного минимума, в результате которого продуктивность таких потомств по сравнению с исходной популяцией составляет менее 50 %.

Инбридинг применяется для расчленения имеющихся популяций с целью их улучшения путем освобождения от нежелательных генотипов. После выделения лучших линий можно осуществить их объединение в новую улучшенную популяцию.

В результате инбридинга удается выделить ценные инбредные линии, отличающиеся скороспелостью, короткостебельностью, высокобелковостью и другими положительными свойствами, которые могут служить исходным селекционным материалом.

Метод инбридинга наиболее широко применяется на ржи, кукурузе, подсолнечнике и некоторых других перекрестниках для получения исходного материала для селекции.

Практическое применение инбридинг нашел в селекции на гетерозис. Гетерозис обеспечивает повышение мощности, жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

***Гетерозисом*** обычно называют гибридную силу, которая в наибольшей степени проявляется в первом поколении и снижается при последующих пересевах.

Явление повышения мощности гибридов по сравнению с родительскими формами впервые было описано И. Г. Кельрейтером еще в середине XVIII в.

Ч. Дарвин считал, что гетерозис является результатом объединения разнокачественных гамет, что степень его проявления повышается по мере увеличения различий между родителями по морфологическим, биологическим и другим признакам и свойствам.

Исключительным прогрессом в селекции и семеноводстве кукурузы на гетерозисной основе явилась разработка методов использования цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) при производстве гибридных семян.

Для получения гибридных семян на основе ЦМС без применения ручного или механического удаления мужских соцветий на рядках материнских линий или сортов потребовалось создание стерильных аналогов, фертильных закрепителей стерильности, фертильных восстановителей фертильности по каждому комплекту родителей.

При наличии таких аналогов осуществляется работа по производству гибридов в больших объемах для перевода всего кукурузосеяния на гетерозисную основу в производственных условиях, имея для этой цели сеть специальных семеноводческих хозяйств.

Гетерозисными гибридами, включенными в Государственный реестр сортов, являются гибриды F1:

* озимой ржи Пикассо, Лобел 103, Галинка, Аскари, Фугато, Амато, Плиса;
* кормовой свеклы Болеро, Маршал, Кюрос, Тамара, Петра, Верба, Барбара, Троя, Кракус, Абондо, Кацпер, Милана, Монро, Джери, Купава, Вермон, Стармон (3n), Козима, Титан, Александра, Солидар, Сырюш, Уманский кормовой 7 (2n);
* озимого рапса Элвис, Вектра, ЕС Артист, ЕС Альянс, ЕС Нептун, Токката, Нельсон, ЕС Алонсо, Геркулес, ДК Секюр, Днепр, ЕС Гидромель, ЕС Сапфир, ЕС Домино, Рохан, Триангель, Финесса, Хорнет, Шамплен, Экзекутив, НК Петрол, ЕС Натали, НК Октанс, Абакус, Венди, Ситро, Тассило, ДК Серенадо, НК Текник, Династи, ДК Седона, ДК Старлет, ДК Экстрон, Ксенон;
* ярового рапса Сиеста, Алмаз, Рубин, Зоня, Сальса, Белинда ДК 7071 КЛ, Колибр, Мобиль, Солар, Траппер, Джером, Озорно, Мирко;
* все гибриды кукурузы и подсолнечника;
* почти все гибриды сахарной свеклы.

**15.6. Биотехнологические методы и генетическая инженерия**

К биотехнологическим методам относится разработка методов культивирования изолированных клеток, тканей и органов растений на искусственной питательной среде вне организма (в культуре *in vitro*). Получение таких результатов является возможным благодаря способности растительных клеток формировать целое растение из единичной клетки в результате *регенерации*.

Объектами клеточной инженерии являются ткани различных органов растений (экспланты), которые служат для получения каллуса, суспензии клеток или протопластов.

*Соматическая гибридизация* осуществляется путем слияния оголенных (безоболочковых) клеток, получаемых из лизофильных клеток листа или каллусных тканей.

Преимуществами соматической гибридизации являются:

* возможность скрещивания филогенетически отдаленных видов;
* получение асимметричных гибридов, несущих весь генный набор одного из родителей наряду с несколькими хромосомами и цитоплазмой другого;
* возможности слияния трех и более клеток различных родителей.

С помощью соматической гибридизации получены гибриды между табаком и картофелем, дикими и культурными видами картофеля, морковью и петрушкой, томатом и картофелем.

С помощью метода соматической гибридизации *S. tuberosum* с  
*S. bulbocostanum* преодолена нескрещиваемость отдаленных видов картофеля с различным уровнем плоидности для последующего использования *S. bulbocostanum* в качестве источника высокой устойчивости к фитофторозу.

В результате слияния протопластов кочанной капусты и редьки осуществлен перенос ЦМС в капусту.

*Культура пыльников* используется для получения гаплоидных растений с одинарным набором хромосом из микроспор в изолированной культуре. После удвоения числа хромосом получаются гомозиготные по всем парам генов фертильные растения.

Гаплоиды можно получить и с помощью *гаплопродьюсеров*, при скрещивании с которыми на определенном этапе после оплодотворения элиминируются хромосомы одного вида и остается гаплоидное число хромосом другого вида. В качестве гаплопродьюсера для получения гаплоидов ячменя и пшеницы используется дикий вид ячменя *Hordeum bulbosum*.

Применение гаплоидов в селекции позволяет быстрее получить константные нерасщепляющиеся формы после гибридизации и сократить селекционный процесс на 3–4 года.

*Сомоклональная изменчивость* в виде различных типов мутаций возникает в процессе культивирования растительных клеток на искусственных средах при переходе клеток каллуса, суспензии или протопластов в недифференцированное состояние.

Для проведения направленной селекции на клеточном уровне создается селективный фон, позволяющий отобрать клетки с нужными качествами и вырастить из них целые растения.

Методом клеточной селекции получены линии кукурузы, устойчивые к гельминтоспориозу, сеянцы картофеля – к фитофторозу, табака – к засолению.

*Генетическая инженерия* представляет собой систему экспериментальных приемов, позволяющих конструировать лабораторным путем искусственные генетические структуры в виде так называемых *рекомбинантных (гибридных) ДНК*. При этом отдельные гены одного генотипа встраиваются и функционируют в геноме другого.

Перенос чужеродных генов осуществляется с помощью векторальных систем и методами прямого переноса генов в растение. Вектором называется молекула ДНК (РНК), состоящая из векторальной части (носителя) и клонируемого в нем чужеродного гена. Методы прямого переноса генов основаны на применении протопластов, что облегчает проникновении ДНК в растительную клетку.

Методом генетической инженерии получено трансгенное растение *санбин*, представляющее собой подсолнечник, в геноме которого работают гены запасного белка бобов – фезеолина.

В Институте картофелеводства НАН Беларуси выделены образцы *трансгенного картофеля* сорта Темп с модифицированным геном бациллярного токсина, характеризующиеся тенденцией ингибирующего воздействия на плодовитость калорадского жука и увеличения смертности личинок 3-й и 4-й возрастных стадий.

**16. Методы оценки селекционного материала  
в зависимости от направлений селекции**

**16.1. Значение и классификация методов оценки  
селекционного материала**

При оценке исходного материала используются:

* методы полевых, лабораторных и лабораторно-полевых исследований;
* в обычных условиях и на провокационных фонах;
* по прямым и косвенным признакам.

***Полевые методы оценки*** являются основными. Они используются непосредственно в полевых условиях на протяжении всего вегетационного периода.

К полевым методам оценки селекционного материала относятся:

* фенологические наблюдения;
* изучение динамики роста;
* определение элементов структуры урожайности;
* оценка на зимостойкость;
* оценка на пригодность к механизированному возделыванию и уборке;
* оценка на устойчивость к болезням и вредителям.

В процессе *фенологических наблюдений* изучаются различия между сортами и образцами по длине вегетационного периода и продолжительности прохождения отдельных фенофаз.

Основными фазами развития являются:

* у *зерновых культур* − всходы, третий лист, кущение, выход в трубку, цветение, колошение, молочная спелость, восковая спелость, полная спелость;
* *зернобобовых культур* – всходы, стеблевание, бутонизация, цветение, бобообразование, начало созревания, полное созревание;
* *бобовых трав* – всходы, образование боковых побегов, образование соцветий, цветение, хозяйственная спелость, полная спелость;
* *льна* – всходы, фаза елочки, фаза интенсивного роста, бутонизация, цветение, ранняя желтая, желтая и полная спелость;
* *картофеля* – полные всходы, бутонизация, цветение, клубнеобразование, начало естественного отмирания ботвы.

На основании фенологических наблюдений:

* 1. Выявляются источники скороспелости.
  2. Осуществляется подбор пар для скрещивания.
  3. Проводится разделение исходного материала на раннеспелые, среднеранние, среднеспелые, среднепоздние и позднеспелые группы.

При оценке изучаемых растений ***на продуктивность*** учитывают элементы структуры урожайности:

* у *зерновых культур* − число растений на единице площади, продуктивная кустистость, число и масса зерен в колосе, масса 1000 семян;
* *зернобобовых культур* − число растений на 1 м2, количество продуктивных кистей, бобов и семян, число семян в бобе, масса семян с растения и масса 1000 семян.

Оценка по элементам структуры урожайности необходима:

* + для определения биологической урожайности культуры;
  + подбора родительских пар и создания более ценных сортов за счет сочетания лучших показателей различных компонентов при гибридизации.

*Зимостойкость* складывается из морозостойкости, устойчивости к выпреванию, вымоканию, ледяной корке, выпиранию. Оценка на зимостойкость является обязательной по озимым культурам.

Контроль за ходом перезимовки можно осуществлять несколькими способами:

* зимой путем применения различных методов (метода монолитов, окрашивания узла кущения тетразолом или кислым фуксином, отращивания растений с отрезанными корнями в растворе сахарозы);
* весной при возобновлении вегетации проводится окончательная оценка по перезимовке культур путем подсчета отношения живых растений к количеству ушедших в зиму.

*При оценке пригодности к механизированному возделыванию посевов и уборке урожая* применяют балльную систему и учитывают полегаемость растений и осыпаемость зерна:

5 – посевы не полегшие;

4 – посевы полегавшие, но выпрямившиеся;

3 – средняя степень полегания;

2 – сильная степень полегания;

1 – посевы, не пригодные к механизированной уборке.

Кроме этого учитывают:

* форму и выравненность зерна;
* высоту прикрепления нижних плодоносящих узлов;
* форму и габариты куста;
* компактность расположения клубней под кустом картофеля;
* равномерность созревания и растрескиваемость бобов, стручков, коробочек и т. д.

*Оценка устойчивости к вредителям и болезням* осуществляется по балльной системе или выражается в процентах путем отношения заболевших растений к их общему числу.

Например, для учета поражения зерновых культур листовыми болезнями (стеблевой, бурой ржавчиной) применяют специальные шкалы, разработанные на основании процента площади листа, занятой пустулами гриба.

*Измерение высоты растений* через каждые 5−10 дней на селекционных посевах необходимо:

* + для установления динамики роста стеблей и динамики среднесуточных приростов;
  + определения интенсивности и дружности кущения у злаковых культур, выравненности стеблестоя;
  + определения особенностей и типа ветвления у двудомных растений;
  + подсчета общего числа междоузлий и их количества до первого соцветия у гороха, клевера и других бобовых культур.

***Лабораторно-полевые методы*** применяются в тех случаях, когда дополнительно к полевым исследованиям требуются измерения, взвешивания, подсчеты в лабораторных условиях.

Для оценки изучаемого материала по *элементам структуры урожайности* отобранные растения анализируют в полевых лабораториях и определяют:

* высоту стеблей;
* длину главного и дополнительных колосьев;
* число зерен в колосе и на растении;
* массу зерен с колоса и растения;
* массу 1000 зерен.

При определении *фотосинтетической поверхности листьев* на единице площади в посевах подсчитывают число растений, количество листьев на них, отбирают пробы, а в лаборатории методом высечек или весовым методом определяют:

* площадь листовой поверхности на растении;
* площадь листовой поверхности на квадратном метре посевов.

Также проводятся оценки при изучении *динамики прироста и накопления сухого вещества вегетативной массы*, *определении чистой продуктивности фотосинтеза*.

С помощью лабораторно-полевых методов определяют *азотфиксирующую способность* у бобовых культур.

***Лабораторные методы*** применяются:

1) при определении биохимического состава зерна, листьев, стеблей, клубней для оценки на содержание в них азота, фосфора, калия, золы, микроэлементов, белков, жиров, крахмала, сахара, витаминов, ферментов, гормонов, органических кислот, алкалоидов, ингибирующих веществ;

2) при изучении особенностей строения и деления клеток, строения органов и тканей. Для этого используются методы световой и электронной микроскопии, проводятся цитохимические, гистологические и анатомические исследования;

3) для оценки хлебопекарных качеств муки пшеницы. Для этого в специальных технологических лабораториях определяют содержание белка, сырой клейковины, качество клейковины, упругость теста, отношение упругости к растяжимости. Окончательным методом оценки является пробная выпечка.

В лабораторных условиях определяются также:

* форма, размеры, крупность, выравненность, стекловидность, удельная и натурная масса зерна пшеницы;
* пленчатость у гречихи, ячменя, овса;
* лузжистость и наличие панцирного слоя у подсолнечника;
* разваримость у гороха и фасоли;
* разваримость, цвет, запах и вкус у картофеля;
* содержание и качество волокна льна-долгунца;
* сахаристость у сахарной свеклы.

**16.2. Оценка селекционного материала в обычных условиях  
и на провокационных фонах**

Полевые, лабораторно-полевые и лабораторные методы используют не только в обычной полевой обстановке, но и на провокационных и инфекционных фонах.

Для создания *высокозимостойких сортов озимых культур* применяют:

* промораживание образцов в морозильных камерах;
* удаление снега с заложенных питомников;
* создание искусственной ледяной корки;
* промораживание выращенных с осени образцов в ящиках на открытых площадках.

Контролем служат сорта-эталоны зимостойкости озимой пшеницы Альбидум 114, Кинельская 4, зимостойкие озимые сорта ржи, тритикале, ячменя и озимого рапса.

*Засухоустойчивость* определяется:

* в специально построенных засушниках, путем посева в вегетационных домиках с регулярным влагообеспечением;
* при специальном испытании в зонах засушливого климата.

Эталонами засухоустойчивости для яровой пшеницы могут служить сорта Саратовская 29, Саратовская 42 и др.

При селекции на *устойчивость к вредителям и болезням* особое значение имеет создание:

* провокационных фонов;
* инфекционных фонов.

Благодаря использованию инфекционных фонов созданы *фузариозоустойчивые сорта* люпина БСХА-382, Кастрычник, Мотив-369, Пружанский, *ракоустойчивые* и *нематодоустойчивые сорта* картофеля Дельфин, Лазурит, Архидея, Дина, Живица, Криница, Скарб, Журавинка, Сузорье, Атлант, Здабытак.

Для заражения инфекцией изучаемых объектов необходимо знать биологию болезни. При поисках источников *устойчивости к пыльной головне* изучаемый исходный материал ячменя, пшеницы, овса следует заражать во время цветения путем нанесения спор гриба на пестики цветков или развешивания пучков пораженных колосьев в посевах коллекционного или селекционных питомников этих культур.

При селекционной работе на *устойчивость к твердой головне* достаточно обработать семена растертыми головневыми мешочками, которые образовались вместо семян на зараженных растениях.

При оценке картофеля на поражаемость *фитофторозом* применяют посадку изучаемых сортов или сеянцев в окружении заранее известных высоковосприимчивых сортов к фитофторозу. При массовом поражении неустойчивых сортов инфекция легко переходит на испытуемые образцы и создает наглядную картину для их оценки.

Благодаря использованию провокационного фона в селекции картофеля все районируемые сорта обладают устойчивостью к раку.

Нематодоустойчивые сорта белорусской селекции Дельфин, Лазурит, Архидея, Дина, Живица, Криница, Талисман, Росинка, Скарб, Журавинка, Сузорье, Атлант, Здабытак получены в результате отдаленной гибридизации культурного картофеля с дикими нематодоустойчивыми видами.

При отборе *безалкалоидных форм* растений многолетнего люпина в качестве провокационного фона можно использовать посевы клевера и люцерны 2–3-го года пользования, в которых наблюдается большое заселение клубеньковых долгоносиков. При появлении ранней весной всходов многолетнего люпина, посеянных на таких участках, жуки начинают активно питаться семядолями безалкалоидных всходов люпина.

Всходы люпина, имеющие выеденные зубчики на семядолях, можно с полной уверенностью выкапывать как безалкалоидные и пересаживать на изолированные участки для дальнейшей селекционной работы с ними по созданию стабильно безалкалоидных сортов.

**16.3. Оценка селекционного материала  
по прямым и косвенным признакам**

Оценка исходного селекционного материала и сортов на урожайность и продуктивность растений осуществляется в основном по ***прямым признакам***:

* число сохранившихся растений к уборке на единице площади;
* продуктивная кустистость растения или ветвление;
* количество соцветий, плодов, семян;
* масса 1000 зерен.

Урожайность можно определить и по ***косвенным признакам***, от которых зависит величина урожая:

* зимостойкость;
* засухоустойчивость;
* устойчивость к болезням и вредителям бобов и др.

*Зимостойкость* в определенной степени можно определить еще с осени следующими методами:

* по содержанию сахаров в листьях озимых культур;
* количеству аденозинтрифосфата (АТФ) – энергетического вещества в клетках;
* интенсивности дыхания.

Чем больше растения накапливают в своих клетках сахаров и АТФ, тем больше потенциальных возможностей у них имеется на успешную перезимовку. Чем интенсивнее дышит растение, тем быстрее оно расходует накопившиеся сахара. Следовательно, для более полной оценки на зимостойкость необходимо проводить изучение селекционного материала одновременно по этим двум косвенным признакам.

*Засухоустойчивость* растений различных образцов и сортов связана с приведенными ниже косвенными признаками:

* мощность развития корневой системы;
* размеры листовой пластинки;
* количество и размеры устьиц на нижней стороне листа;
* наличие воскового налета;
* интенсивность опушения на листьях, стеблях, цветках и плодах;
* величина коэффициента транспирации.

Косвенными признаками для оценки изучаемых образцов по *устойчивости к вредителям и болезням* могут служить некоторые особенности строения растений.

1. Особенности биохимического состава частей растений и наличие определенных веществ, препятствующих развитию болезнетворного начала.

Косвенным признаком для отбора устойчивых форм *картофеля* к колорадскому жуку является наличие содержания в листьях специфического алкалоида, называемого демиссином.

2. Особенности анатомо-морфологического строения отдельных органов и тканей.

У некоторых форм *подсолнечника* в семенной оболочке между пробковым слоем и склеренхимой находятся темноокрашенные клетки с высоким содержанием углерода, которые образуют так называемый панцирный слой, препятствующий прогрызанию семянок личинками подсолнечниковой моли.

Сорта и виды *пшеницы*, у которых зерновки окружены плотно прилегающими более толстыми цветковыми чешуями, значительно меньше других повреждаются хлебным жуком и пшеничным трипсом.

Выполненность соломины верхнего подколосового междоузлия у *твердой пшеницы* спасает растения от повреждения хлебным пилильщиком.

Плотность прилегания листового влагалища к стеблю и быстрое огрубление тканей стебля у *озимой пшеницы* сорта Киянка вызывает гибель вышедших из яиц личинок гессенской и шведской мух и очень резко снижает численность этих насекомых в посевах.

При селекции на нерастрескиваемость бобов у *люпина* важное значение имеют исследования особенностей анатомического строения стенок перикарпия. Наличие сплошных склеренхимных обкладок со спинной или брюшной стороны боба обеспечивает их нерастрескиваемость даже при созревании и перестое в сухую, жаркую погоду.

3. Особенности прохождения фенологических фаз роста и развития.

4. Способность растения восстанавливать или компенсировать поврежденные участки.

Сорта и формы *ячменя* и *пшеницы*, способные к дополнительному кущению, могут без существенного ущерба для урожая быстро дать новые побеги и компенсировать те, которые были повреждены личинками шведской мухи.

По ряду косвенных признаков можно проводить успешную оценку и отбор устойчивых к вредителям источников для создания ценных по этим признакам сортов.

1. **Методы отбора**

**17.1. Классификация методов отбора и их сущность**

Ч. Дарвин в трудах «Происхождение видов путем естественного отбора», «Происхождение домашних животных и культурных растений», «Происхождение человека и половой отбор» обосновал процесс эволюции органического мира благодаря взаимодействию трех факторов:

* изменчивости;
* наследственности;
* отбора.

В природе благодаря *изменчивости* появляются новые формы, с помощью *наследственности* эти изменения передаются следующим поколениям, под действием *естественного отбора* выживают и получают преимущества в дальнейшем распространении только те организмы, у которых возникают новые признаки, наибольшим образом соответствующие условиям окружающей среды, а менее приспособленные погибают.

Естественный отбор постоянно оказывает влияние на видообразование в природе и всегда присутствует при осуществлении селекционного процесса.

Различают два основных вида естественного отбора:

* движущий;
* стабилизирующий.

*Движущий естественный отбор* ведет к насыщению популяций новыми наследственными признаками и свойствами, обеспечивающими более высокую жизненность вида в определенных экологических условиях.

При действии *стабилизирующего отбора* элиминируются неблагоприятные мутации, популяция при этом становится более однородной.

В селекционном процессе кроме основных факторов эволюции дополнительно используются различные способы *искусственного отбора*, являющиеся завершающим этапом при создании новых форм, разновидностей и сортов.

В зависимости от особенностей биологии цветения, опыления и способов размножения применяются:

* массовый (однократный и многократный) отбор;
* индивидуальный (однократный и непрерывный) отбор;
* индивидуально-семейный отбор;
* семейно-групповой отбор;
* метод половинок или резервов;
* периодический отбор;
* клоновый отбор.

Отбор может быть результативным, если объектом селекции является гетерогенная популяция, в составе которой находятся растительные организмы с различной устойчиво передаваемой последующим поколениям наследственной информацией.

Наибольшая результативность отбора достигается в том случае, когда он ведется одновременно не по одному, а по комплексу признаков.

**17.2. Массовый отбор, схема и техника его использования**

Сущность ***массового отбора*** заключается в том, что осуществляется выбор многих лучших, характерных для создаваемого или размножаемого сорта растений, обладающих комплексом необходимых желаемых признаков с последующим их совместным обмолотом и объединением семян в одну партию (рис. 64).



Рис. 64. Схема однократного массового отбора

При массовом отборе учитываются все фенотипические признаки, которыми должны характеризоваться отбираемые экземпляры, но в связи с их объединением после обмолота утрачивается возможность проследить качество потомства каждого из отобранных растений.

Основной недостаток этого метода заключается в том, что он не позволяет осуществить оценку отобранных экземпляров по генотипу.

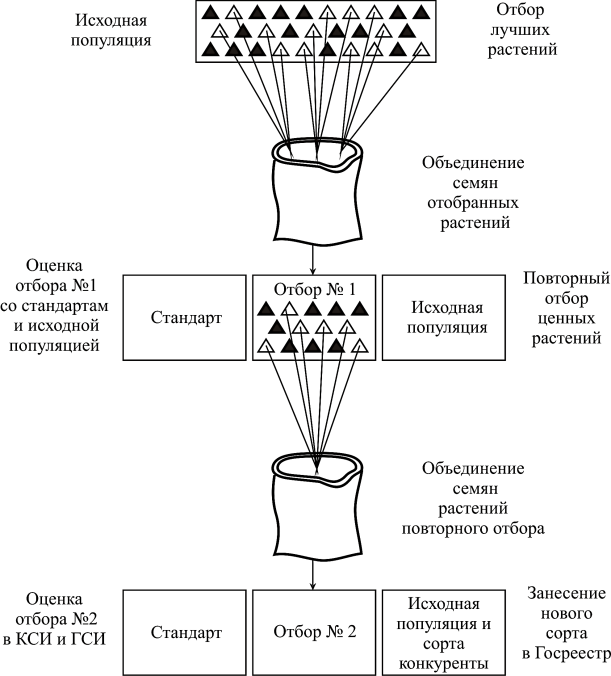
Главное преимущество массового отбора состоит в его простоте и доступности выполнения при наименьших затратах труда и средств.

Массовый отбор широко используется при работе с гетерозиготными и местными популяциями самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся культур, в пределах которых можно найти однотипные более ценные растения для формирования новой популяции.

При массовом отборе в большинстве случаев осуществляется так называемый *позитивный отбор*, при котором отбираются для совместного обмолота и размножения растения только с определенными положительными признаками и свойствами, а остальные убираются на хозяйственные нужды.

*Негативный массовый отбор* предполагает удаление из посева всех нежелательных, имеющих отклонения от заданного фенотипа и пораженных болезнями растений.

При наличии в отобранной популяции или созданном сорте более перспективных форм отбор можно повторить несколько раз (рис. 65). В этом случае имеют дело с ***многократным массовым отбором***.



Занесение  
нового  
сорта  
в Госреестр

Объединение  
семян  
растений  
повторного отбора

Повторный отбор  
ценных растений

Объединение семян  
отобранных растений

Отбор

лучших

растений

Исходная популяция

Оценка отбора № 2  
в КСИ и ГСИ

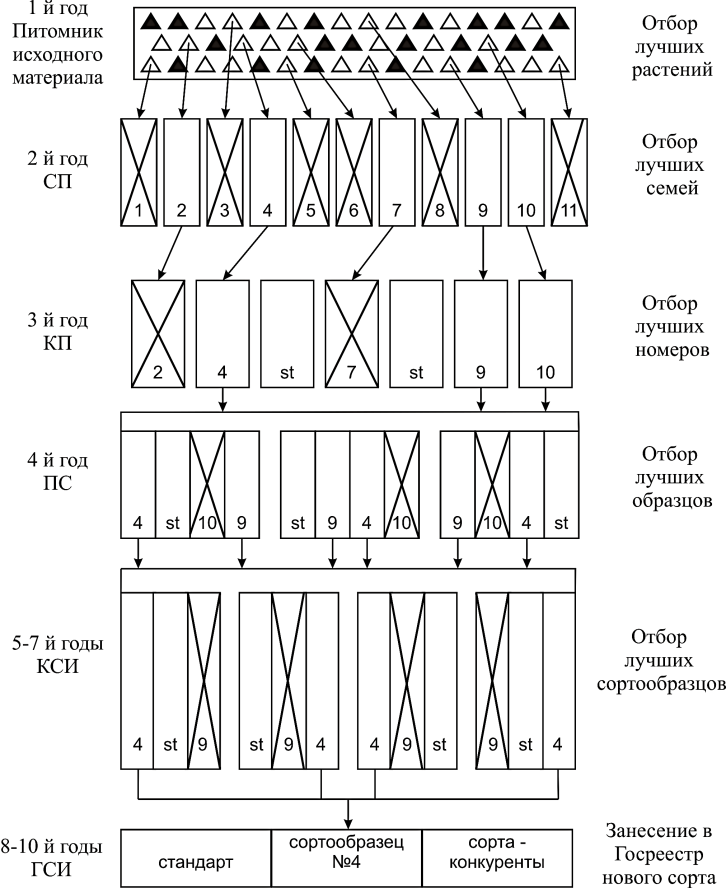
Оценка отбора № 1  
со стандартом и исходной популяцией

Рис. 65. Схема двукратного массового отбора

**17.3. Индивидуальный отбор, схема и техника  
его использования при работе с самоопылителями**

Основная сущность метода ***индивидуального отбора*** заключается в том, что качество отобранных растений определяется путем индивидуальной, т. е. раздельной оценки их потомств (рис. 66).

При индивидуальном отборе семена отобранных растений после раздельного обмолота не смешиваются, а помещаются в отдельные пакеты и затем высеваются отдельно по семьям на отдельных делянках для оценки их по качеству потомств. Благодаря этому осуществляется отбор не только по фенотипу, но и генотипу.



Сорта-конкуренты

Сортообразец № 4

8–10-й годы

ГСИ

5–7-й годы

КСИ

4-й год

ПС

3-й год

КП

2-й год

СП

1-й год

Питомник исходного материала

Стандарт

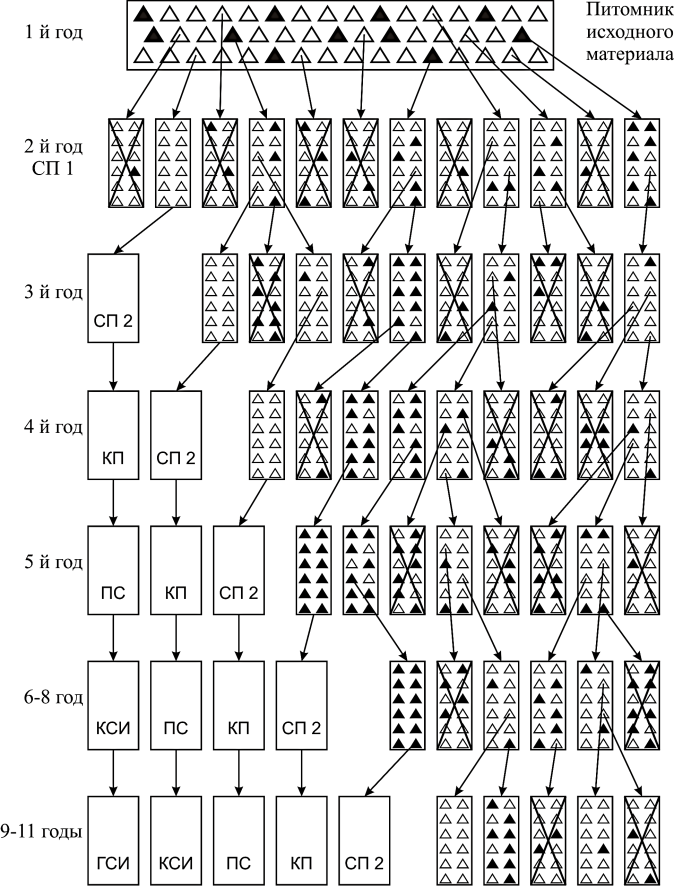
Рис. 66. Схема индивидуального однократного отбора

Для проведения оценки по методу индивидуального отбора выделяются лучшие растения с желаемыми признаками. Отборы проводят из гетерозиготных популяций гибридов второго и последующих поколений, мутантов, полиплоидов, местных и селекционных сортов-популяций, других видов исходного материала.

За высеянными семьями в селекционных питомниках проводятся фенологические наблюдения, осуществляются учеты и анализы по выравненности и однородности растений в пределах каждой семьи. Окончательная оценка лучших константных семей завершается после сравнения их между собой, а также по отношению к исходным сортам и стандарту, которые равномерно размещаются в питомнике через каждые 10−20 семей.

Семена выделенных семей используются в дальнейшем для закладки контрольного питомника, а при достаточном количестве и для предварительного испытания. На этом заканчивается однократный индивидуальный отбор. Остальные семьи подлежат выбраковке.

Однако в большинстве случаев оставшиеся неоднородные семьи представляют ценный исходный материал для повторного индивидуального отбора (рис. 67).



9–11-й годы

5-й год

4-й год

3-й год

6–8-й годы

2-й год

СП-1

1-й год

Рис. 67. Схема многократного индивидуального отбора

После создания сорта вступает в силу *непрерывный индивидуальный отбор*, который лежит в основе оригинального семеноводства.

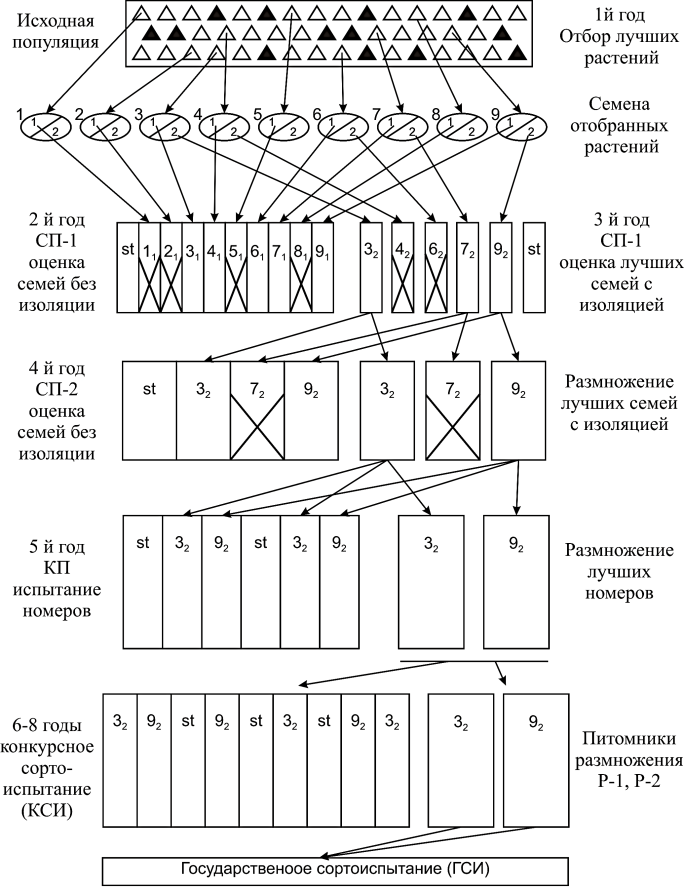
**17.4. Особенности применения методов отбора  
в зависимости от способов опыления и размножения растений**

При работе с перекрестноопыляющимися культурами индивидуальный отбор применяется в виде особой модификации под названием ***метода резервов (половинок)***. Его разработка и применение связаны с необходимостью сохранения в резерве второй половины селекционного или семенного материала в чистоте без применения изоляции (рис. 68).

1-й год

отбор лучших

растений



2-й год

СП-1

оценка

семей без

изоляции

3-й год

СП-1

оценка лучших

семей

с изоляцией

Семена

отобранных

растений

6–8-й годы

конкурсное

сорто-испытание

(КСИ)

4-й год

СП-2

оценка

семей без

изоляции

5-й год

КП

испытание

номеров

Государственное сортоиспытание (ГСИ)

Рис. 68. Схема многократного индивидуального отбора  
у перекрестноопыляющихся растений с использованием метода половинок

Сущность этого метода заключается в том, что отобранные элитные растения обмолачиваются отдельно, но высеваются в селекционном питомнике испытания потомств первого года не все семена, а только их половина, вторая половина сохраняется в резерве до следующего года.

Высеянные семьи в первый год не изолируют друг от друга, так как основная цель заключается в том, чтобы провести всестороннюю оценку потомства отобранных растений, а полученные семена подлежат выбраковке, так как они образовались в результате переопыления.

На следующий год высеваются лучшие семьи из второй половины семян резерва лучших семей, хранящихся под теми же номерами, что и в предыдущем году. Количество таких положительно оцененных семей относительно невелико, поэтому между ними можно осуществить пространственную изоляцию и обеспечить их дальнейшую чистоту при выращивании. Дополнительно на втором году испытания до цветения прибегают к выбраковке появляющихся худших семей.

***Индивидуально-семейный отбор*** применяется при селекционной работе с перекрестноопыляющимися культурами.

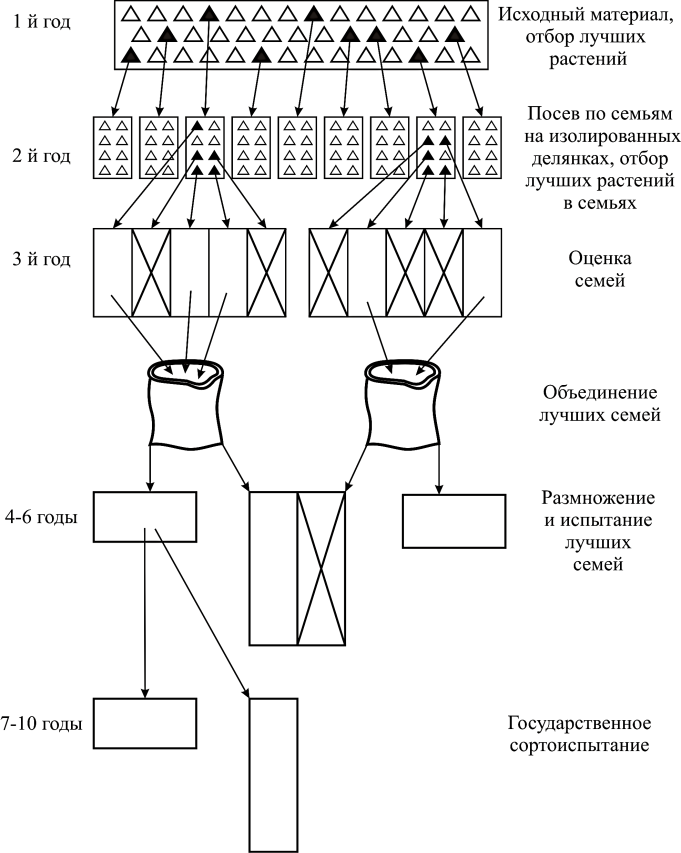
Семена отобранных растений высеваются на отдельных делянках, как и при индивидуальном отборе, но, чтобы не допустить переопыления между семьями, каждая из них помещается под групповой изолятор или высевается на определенном расстоянии одна от другой (рис. 69).

Возможность переопыления при этом типе отбора исключается. Опыление цветков происходит пыльцой растений только собственной семьи, благодаря чему уменьшается гетерозиготность, ускоряется выравнивание и закрепление признаков, по которым ведется селекция. Но при длительном его применении может наблюдаться снижение продуктивности растений, так как проявляется депрессия по причине близкородственного оплодотворения.

***Семейно-групповой отбор*** применяется у самоопылителей и перекрестников, когда среди лучших изучаемых семей в селекционном питомнике первого года можно обнаружить несколько семей со сходными морфологическими признаками.

В этом случае однотипные семьи объединяют в одну группу. Таких групп может быть несколько: в одну группу могут быть объединены высокорослые семьи, в другую − среднестебельные, в третью − короткостебельные.

Группировка может быть осуществлена по форме, окраске, устойчивости к полеганию, вредителям и болезням, зимостойкости, холодостойкости и засухоустойчивости, кустистости, форме куста, ветвистости, облиственности и пигментации вегетативных органов, окраске генеративных органов.



4–6-й годы

2-й год

7–10-й годы

3-й год

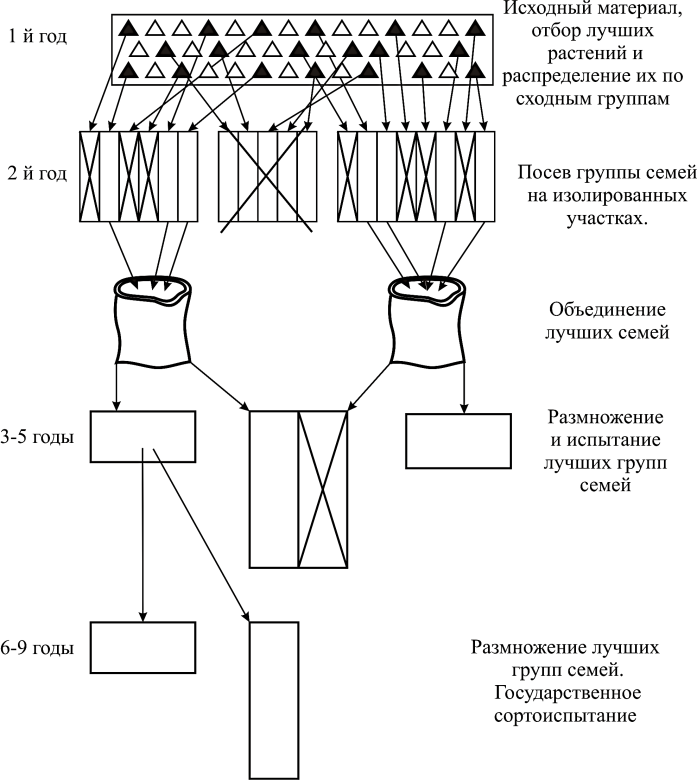
1-й год

Рис. 69. Схема индивидуально-семейного отбора

При использовании семейно-группового отбора у перекрестноопыляющихся культур отдельные семьи в пределах группы не изолируются, что позволяет обогатить создаваемую популяцию за счет перекрестного опыления лучших семей однотипной группы. Строгая изоляция должна соблюдаться только между группами (рис. 70).

При ***периодическом отборе*** осуществляется выбор лучших по наиболее ценным признакам растений из исходной популяции с их дальнейшей оценкой по комбинационной способности.

На основе полученных данных о качестве потомства переопыленных растений составляется улучшенная популяция с более качественным генофондом, которая может использоваться как новый сорт и служить исходным материалом для следующего цикла периодического отбора.



6–9-й годы

3–5-й годы

2-й год

Посев группы семей

на изолированных

участках

1-й год

Рис. 70. Схема семейно-группового отбора

В селекции на зимостойкость, устойчивость к грибным болезням, высоту растений отобранные растения не проверяются на комбинационную способность, поэтому на каждый цикл отбора требуется один год. При проверке качества потомства отобранных растений до цветения удаляются только те семьи, которые не соответствуют требованиям отбора, а остальные остаются для свободного переопыления. В результате уборки оставшихся семей получают семена, представляющие собой новую более ценную популяцию, используемую для селекционной оценки размножения и возможного последующего отбора по интересуемым фенотипическим признакам.

Для повышения результативности отбора на устойчивость к болезням и вредителям, зимостойкость и засухоустойчивость, полегаемость и другие признаки необходимо использовать провокационные фоны.

В селекции на урожайность и элементы ее структуры, содержание биохимических веществ и технологические качества продукции требуется изоляция для обеспечения самоопыления, поэтому на каждый цикл периодического отбора необходимо затратить два года. Это связано с тем, что в первый год самоопыленные потомства от лучших растений отбираются после тщательной полевой и лабораторной оценки, смешиваются в равных количествах и высеваются на изолированном участке для свободного переопыления на второй год.

Периодический отбор можно применять и при селекции самоопыляющихся культур в работе с гибридными популяциями.

# *Клоновый отбор* применяется в селекции вегетативно размножаемых культур. Сорта-клоны представляют собой генетически однородные совокупности, полученные первоначально от единичной особи посредством вегетативного размножения или апомиксиса.

Клоновый отбор используется в селекции картофеля, луковичных, корневищных и других культурных растений, которые размножаются клубнями, луковицами, корневищами, черенками, отводками, корневыми отпрысками, усами и другими вегетативными органами.

Селекция картофеля начинается с межсортовой или отдаленной гибридизации. Полученные гибридные семена высевают для получения сеянцев, из которых после тщательной оценки отбирают самые лучшие по селектируемым признакам, выкапывают и хранят отдельно. В дальнейшем отобранные сеянцы размножают клубнями. Клубни одного сеянца высевают в рядки, которые и составляют клон.

Клоновый отбор, благодаря вегетативному размножению, имеет большое значение в сохранении гетерозиса, так как клоны гибридного поколения остаются гетерозиготными и расщепляться могут только через семенное потомство. В случае высева семян из любого клона гибридного происхождения можно получить большое разнообразие сеянцев в силу проявления комбинационной изменчивости во втором поколении гибридов.

1. **Организация и техника селекционного  
   процесса**

**18.1. Типичность и точность опыта.  
Принцип единственного различия**

Для того чтобы новые выведенные сорта объективно показывали свои преимущества по урожайности, качеству продукции, длине вегетационного периода, устойчивости к болезням, вредителям, полеганию и другим показателям перед стандартным сортом, необходимо:

1. Обеспечить типичность опыта.
2. Обеспечить точность опыта.
3. Соблюдать принцип единственного различия.

Условия изучения и испытания селекционного материала и создаваемых сортов должны быть *типичными* для той зоны, в которой планируется районировать и внедрять в производство будущие сорта:

* должна быть подобрана характерная для зоны деятельности почвенная разность с определенным уровнем плодородия, уровнем залегания грунтовых вод, особенностями микроклимата, рельефа;
* типичными должны быть предшественники, нормы и способы посева, виды и способы применения микро- и макроудобрений, механизация возделывания.

Достоверность полученных различий между испытуемыми образцами зависит от правильности выбора участка под все опыты и делянок для каждого повторения всех вариантов. Однако любой правильно организованный опыт будет характеризоваться наличием ошибок, так как одинаковые делянки для всех вариантов и повторения подобрать нельзя. От степени проявления этих ошибок будет зависеть *точность опыта* и *наименьшая существенная разница*.

При закладке коллекционных и селекционных питомников следует пользоваться методикой Всероссийского НИИ растениеводства, а при проведении сравнительного испытания новых номеров и лучших сортообразцов – методикой Государственной инспекции по испытанию и охране сортов растений.

Для повышения точности опыта лучшим считается рендомезированный способ размещения испытуемых сортов в 4−6 повторениях.

Рекомендуемая площадь учетной делянки должна составлять:

* при закладке контрольного питомника − от 3−5 до 10 м2;
* конкурсном испытании − от 10−25 до 100 м2;
* производственном испытании− 0,5−1,0 га в двукратном повторении.

При испытании сортов и другого селекционного материала необходимо, чтобы почвенные условия, все агротехнические мероприятия и прочие факторы внешней среды были одинаковыми, а *единственным различием в опыте* должны являться изучаемые сорта, их генотипы, норма реакции на одинаковые окружающие биотические и абиотические факторы.

**18.2. Организация и техника закладки селекционных опытов**

Правильность проведения опытов зависит от выбора, изучения и подготовки участка для селекционных посевов и испытаний.

До закладки опытов по сортоиспытанию участок следует тщательно изучить по механическому составу, кислотности, наличию гумуса, фосфора, калия, степени засоренности, глубине пахотного слоя.

Нежелательным является наличие так называемых пятен с различным плодородием почвы. Для выравнивания плодородия используют *уравнительный посев*, т. е. посев одной культуры, одного сорта, выравненными семенами при одинаковой агротехнике на всей площади будущего опыта. Уравнительный посев действует на почву следующим образом. На участках, где плодородие почвы выше, урожай будет высоким и из почвы будет вынесено больше питательных веществ.  
А там, где плодородие почвы ниже, из почвы будет вынесено с урожаем меньше питательных веществ. Таким образом, в течение 2−3 лет плодородие почвы почти полностью выравнивается.

Для получения точных данных по выровненности опытного участка проводятся *рекогносцировочные посевы* путем возделывания сплошным способом одной культуры, которая хорошо реагирует на неоднородность почвенных условий (овес, ячмень). Все отклонения в развитии растений, очаги засоренных мест и другие особенности, выявленные при этом, заносятся на план участка и исключаются. Перед уборкой весь участок разделяется на элементарные делянки, с которых убирается и учитывается урожай отдельно, т. е. проводится дробный учет. Все примыкающие друг к другу делянки с примерно одинаковым урожаем и сходные по другим показателям предшествующих обследований объединяются в одну связанную площадку, которая должна иметь форму прямоугольника или квадрата.

Все варианты одного опыта, весь изучаемый материал одного питомника или сортоиспытания должен быть размещен на такой однородной площадке.

На опытном поле с особой тщательностью следует относиться к равномерности внесения удобрений. Опытные посевы должны содержаться в чистоте, чтобы не снижать урожайности в опыте и не допускать засорения почвы сорняками. Во время пахоты нельзя допускать глубоких развальных борозд и свальных гребней. Вспашку лучше проводить оборотными плугами, а предпосевную обработку − комбинированными агрегатами типа АКШ-3,6, АКШ-7,2.

После подготовки почвы к посеву и ее выравнивания приступают к *разбивке поля*, которая заключается в выделении общего участка правильной прямоугольной или квадратной формы под каждый конкретный опыт. Внутри такого участка отбивают:

* защитные полосы;
* дорожки;
* метровые полосы для закладки питомников исходного материала и селекционных питомников.

Еще до посева составляются *посевные ленты*, где указывается:

* очередность расположения изучаемых образцов;
* количество высеваемых семян;
* число рядков;
* количество повторений.

На бумаге расчерчивают план расположения и размеры полос, дорожек и защиток, определяют форму и размеры посевной, учетной и неучетной площади каждой делянки.

Образцы, номера и сорта коллекционного питомника, внутривидовые и отдаленные гибриды, мутанты первого и второго поколений высеваются обычно на метровых полосах под маркер с раскладкой семян вручную.

*Размер делянки* в питомнике исходного материала зависит от количества имеющихся семян. Через каждые 9–19 образцов высевается сорт-стандарт.

Сорта коллекционного питомника при достаточном количестве семян высевают на делянках размером 1 м2, лучше в двух повторениях, одно из которых используется для наблюдений, измерений, взятия пыльцы, различных проб и проведения анализов, второе − для размножения и сбора семян.

В питомниках гибридов и мутантов, кроме стандарта, высевают родительские сорта и исходные сорта, подвергавшиеся мутагенезу соответственно. Площадь питания составляет 15×5 или 20×5 см. Гибриды первого поколения с целью повышения коэффициента размножения и получения большего количества семян высевают с увеличенной площадью питания.

В контрольном питомнике, предварительном и конкурсном испытаниях с целью повышения точности опыта каждый из изучаемых сортов высевается в нескольких повторностях, т.е. закладывается на 4−  
6 делянках в разных местах опытного участка. Площадь, включающая стандарт и полный набор изучаемых сортов, называется ***повторением***.

Сорта размещают на делянках следующими методами:

* стандартный;
* систематический;
* рендомизированный.

*Стандартный*, или *процентный парный*, *метод* размещения сортов способствует повышению точности опыта и заключается в том, что каждый испытуемый сорт может сравниваться со своим рядом расположенным стандартом, который высевается через каждых два изучаемых сорта (рис. 71).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| I | | | | | | II | | | | | | |
| st | 1 | 2 | st | 3 | 4 | st | 1 | 2 | st | 3 | 4 | st |

Рис. 71. Расположение схемы опыта из четырех вариантов  
стандартным методом в один ярус в 2-кратной повторности

Урожай стандарта всегда принимается за 100 %, и по отношению к нему вычисляют урожай и рядом расположенного испытуемого сорта в процентах.

Достоинствами процентного метода являются:

* простота;
* удобство использования;
* методическая обоснованность.

Недостатком метода является наличие большого количества стандартов, что увеличивает объем работы.

*Систематический метод* размещения сортов по делянкам заключается в последовательном расположении их во всех повторениях в один ярус, два яруса или в шахматном порядке в 3–4 яруса (рис. 72).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| I | | | | | | | II | | | | | | | III | | | | | | | IV | | | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |

*а*

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| I | | | | | | II | | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 |
| III | | | | | | IV | | | | | |

*б*

Рис. 72. Расположение схемы опыта из шести вариантов систематическим методом  
в один ярус (*а*) и два яруса (*б*) в 4-кратной повторности

Метод приемлем при изучении небольшого количества (6–8) сортов на хорошо выровненном по плодородию участке.

По форме делянки должны быть в виде вытянутого прямоугольника с соотношением длины и ширины 1:5 – 1:20. Такая вытянутая форма позволяет охватить каждым сортом как можно большее разнообразие почвенной разности в пределах участка.

*Рендомизированный метод* размещения сортов по делянкам иначе называется случайным. Изучаемые сорта объединяются в несколько блоков, которые соответствуют повторениям. В каждом таком блоке (повторении) сорта размещаются не в определенном порядке, а путем случайного размещения (рис. 73).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| I | | | | | | II | | | | | | III | | | | | |
| 3 | 1 | 4 | 5 | 2 | 6 | 4 | 6 | 1 | 2 | 3 | 5 | 2 | 4 | 6 | 5 | 3 | 1 |

Рис. 73. Расположение схемы опыта из шести вариантов  
рендомизированным способом в трех повторениях

Достоинства рендомизированного метода:

* позволяет устранить субъективный подход к размещению сортов;
* повышает точность опыта и достоверность получаемых различий между сортами.

Для повышения эффективности селекционной работы на селекционных полях вводятся *севообороты*, в которых предусмотрено определенное чередование культур в селекционных и уравнительных посевах. Каждое поле должно быть разделено на две части, на одной из которых размещают селекционные, на другой − уравнительные (размножение лучших сортов) посевы. На следующий год селекционные и уравнительные посевы меняют местами.

После полной разбивки поля приступают к посеву в соответствии с посевной лентой всех звеньев селекционного процесса.

Семена должны высеваться во влажную почву равномерно и на одинаковую глубину, для того чтобы получить своевременные, дружные всходы.

Посев, рыхление, прополка и другие агротехнические мероприятия, а также наблюдения за посевами, отбор проб для анализов, измерения и подсчеты должны проводиться одновременно и высококачественно.

Для уборки мелкоделяночных опытов в основном все селекционные учреждения используют селекционные комбайны «Сид-мастер», «Сампо», «Хеге», «Классик».

В процессе проведения селекционной работы исследователь составляет и пользуется на протяжении всей своей деятельности определенными видами документации.

Основными документами являются:

* программа исследований;
* календарный план работы;
* журнал полевого опыта.

В *программе исследований* изложены цели и задачи селекционной работы по созданию необходимого исходного материала, проведению необходимых оценок и отборов создаваемых образцов и сортов. Описывается техника и методика проведения опытов, обосновывается экономическое значение ожидаемых результатов, определяется форма отчетности.

*Календарный план* предусматривает порядок выполнения намеченной программы по кварталам с указанием видов работ, объемов затрат и вида отчетности.

В *журнале полевого опыта* фиксируются все виды исследований во время вегетации и уборки посевов. Он систематически заполняется во время подсчета полевой всхожести, выживаемости, поражаемости различными болезнями и вредителями, учета полегаемости, на всем протяжении проведения фенологических наблюдений, анализа образцов по основным элементам структуры урожайности, оценки испытуемых сортов по урожайности с единицы площади.

Для записей результатов лабораторных исследований должен быть отдельный журнал.

В целях определения доказуемости полученных различий между изучаемыми образцами или сортами используются различные методы математической обработки полученных данных (вариационный, корреляционно-регрессионный, дисперсионный анализ).

**18.3. Схемы селекционного процесса**

Вся организация селекционного процесса проводится в соответствии с установленными типовыми схемами, включающими ряд последовательных звеньев (рис. 74).

*Питомник исходного материала* объединяет несколько типов питомников: в него входит вся коллекция имеющихся видов, сортов и образцов, гибриды и мутанты искусственного и естественного происхождения.

|  |
| --- |
| Питомник исходного материала Коллекционные образцы  Местные сорта и популяции  Питомники гибридизации и мутагенеза  Внутривидовые гибриды F1, F2  Отдаленные гибриды F1, F2  Естественные и искусственные мутанты М1, М2 Полиплоиды С1, С2, обменный фонд |

|  |
| --- |
| Селекционные питомники 1-го и 2-го года |

|  |
| --- |
| Контрольный питомник константных номеров |

|  |
| --- |
| Предварительное испытание образцов |

|  |
| --- |
| Конкурсное испытание созданных сортообразцов |

|  |
| --- |
| Государственное испытание |

|  |
| --- |
| Включение сортов в Государственный реестр  и развертывание оригинального семеноводства |

Рис. 74. Схема селекционного процесса

*Коллекционный питомник* служит для изучения уже имеющегося разнообразия в пределах данной культуры, отбора лучших образцов в целях их использования в гибридизации как источников отдельных положительных признаков и свойств.

Площадь делянки в коллекционном питомнике составляет 1 м2, повторность однократная.

За растениями коллекционного питомника:

* проводят фенологические наблюдения;
* подсчитывают выживаемость;
* устанавливают поражаемость вредителями и болезнями;
* определяют отношение растений к неблагоприятным условиям окружающей среды;
* дают оценку по основным элементам структуры урожайности.

На основании полученных данных делают вывод о селекционной ценности каждого образца и намечают пути их дальнейшего использования.

В *питомнике гибридов* изучаются гибриды первого и второго поколений. Размеры делянок зависят от наличия семян. В качестве контроля для сравнения высевают стандарт и родительские образцы. Стандартный сорт высевается через 10−20 комбинаций, а родительские образцы − возле каждой комбинации или через родственную группу комбинаций гибридов.

С целью увеличения коэффициента размножения площадь питания для гибридных растений может быть значительно увеличена.

Кроме обычных наблюдений и учетов по гибридам F1 определяются:

* коэффициент доминирования;
* степень гетерозиса;
* комбинационная способность родительских сортов.

У гибридов F2 и последующих поколений проводится:

* изучение степени проявления комбинационной изменчивости;
* изучение характера расщепления гибридов;
* осуществляется отбор с соответствующей оценкой выщепившихся форм для дальнейшего использования их в селекционных питомниках.

В *питомнике мутантов* первого и второго поколений проводится аналогичная работа, конечный результат которой сводится к нахождению и выделению новых появившихся мутантных форм, представляющих определенный интерес для селекции.

*Селекционный питомник* включает потомства отобранных растений (семьи) из всех видов питомников исходного материала.

Каждая семья высевается отдельно, размер делянки при этом зависит от количества семян, собранных с выделенных растений. Через каждые 10–20 семей в обязательном порядке высевается лучший районированный сорт, принятый в данной зоне за стандарт. Площадь питания в селекционном питомнике целесообразно приближать к производственной.

В селекционном питомнике 1-го года важно:

* выделить константные (нерасщепляющиеся) семьи;
* дать им полную оценку;
* вынести решение о целесообразности их дальнейшего использования.

Из расщепляющихся семей проводится повторный отбор выщепившихся форм для посева их семян опять в селекционном питомнике на следующий год.

*Контрольный питомник* предназначен для оценки константных номеров, отобранных и размноженных в селекционном питомнике.  
В зависимости от наличия семян закладку контрольного питомника проводят на делянках от 3–5 до 10 м2 в 2–4 повторениях. Стандарт высевают через 5–10 номеров или используют процентный (парный) метод.

После всесторонней оценки изучаемых номеров по скороспелости, выравненности, урожайности и другим показателям лучшие из них переводятся для дальнейшего изучения в предварительное испытание, где они называются уже сортообразцами.

В *предварительном испытании* сортообразцы закладываются  
в 4-кратной повторности и с большей площадью учетных делянок. После успешного испытания лучшие сортообразцы, существенно превысившие по урожайности или другим показателям сорт-стандарт, переводятся в конкурсное испытание.

*Конкурсное испытание* завершает создание сортов, предоставляет возможность на основании 3-летних данных дать окончательную оценку и решить вопрос о возможности передачи самых лучших из них в Государственную инспекцию по испытанию и охране сортов растений.

При передаче сорта в *государственное сортоиспытание* составляются соответствующие документы, в которых дается подробная характеристика о методе его выведения, результатах конкурсного испытания, производственной проверке, приводится ботаническое описание, прилагаются фотографии зрелых растений, семян, соцветий, плодов.

**18.4. Методы ускорения селекционного процесса**

При выведении нового сорта по существующей схеме селекционного процесса методом отбора уходит не менее 12 лет:

* коллекционный питомник – 3 года;
* селекционный питомник 1-го года – 1 год;
* селекционный питомник 2-го года – 1 год;
* контрольный питомник – 1 год;
* конкурсное сортоиспытание – 3 года;
* государственное сортоиспытание – 3 года.

В том случае, если новый сорт создают методом гибридизации, мутагенеза или полиплоидии, требуется не менее 15 лет:

* коллекционный питомник – 3 года;
* гибридизация (мутагенез, полиплоидия) – 1 год;
* питомник гибридов (мутантов, полиплоидов) первого поколения – 1 год;
* питомник гибридов (мутантов, полиплоидов) второго поколения −1 год;
* селекционный питомник 1-го года – 1 год;
* селекционный питомник 2-го года – 1 год;
* контрольный питомник – 1 год;
* конкурсное сортоиспытание – 3 года;
* государственное сортоиспытание – 3 года.

Для ускорения селекционного процесса применяют различные приемы и методы работы, позволяющие сократить срок до 5−6 лет:

* + - 1. Важно правильно подбирать родительские формы, обладающие различными хозяйственно полезными признаками, для скрещиваний.
      2. Для выращивания двух-трех гибридных поколений в год используют теплицы и климатические камеры, озимые и позднеспелые сорта и формы сеют яровизированными семенами.
      3. Нужно практиковать широкорядные и разреженные посевы с уменьшенной нормой высева, выращивать растения на высоком агрофоне для повышения коэффициента размножения семян. Для этих же целей применяют, когда предоставляется возможность, вегетативное размножение и клонирование растений.
      4. Испытание и оценку селекционных номеров на морозостойкость, засухоустойчивость, устойчивость к болезням и вредителям необходимо проводить на провокационных фонах.
      5. Особенно выдающиеся номера можно испытывать и размножать, минуя отдельные звенья принятой схемы селекционного процесса.
      6. Следует осуществлять предварительное размножение семян особенно ценных номеров параллельно с конкурсным испытанием в государственном и экологическом сортоиспытаниях.
      7. Широко практикуется размножение новых сортов и гибридных поколений в южных районах, чтобы получать два урожая в год, и т. д.

1. **Государственное сортоиспытание**

**19.1. Задачи, методика и техника  
государственного сортоиспытания**

Завершающим этапом селекционной работы является государственное испытание созданных в различных странах и регионах сортов, гибридов и клонов культурных растений.

Задачами государственного сортоиспытания являются следующие:

1. Дать объективную и всестороннюю оценку созданного сортового разнообразия в различных почвенно-климатических условиях.
2. Выявить наиболее ценные сорта по урожайности, качеству продукции и другим полезным признакам для их районирования и внедрения в производство на конкретной территории возделывания.

Система государственного сортоиспытания работает независимо от селекционных научно-исследовательских учреждений, давая окончательное объективное заключение о результатах и качестве их работы.

Государственные сортоиспытательные станции (ГСС) и сортоиспытательные участки (ГСУ) организованы по зонам районирования.  
В настоящее время на территории Республики Беларусь работают:

* 11 государственных сортоиспытательных станций − Кобринская, Лепельская, Лужеснянская, Мозырская, Октябрьская, Турская, Жировичская, Вилейская, Молодечненская, Несвижская, Горецкая;
* 8 государственных сортоиспытательных участков − Каменецкий, Лунинецкий, Витебский, Гродненский, Щучинский, Новогрудский, Минский, Бобруйский, охватывающие все разнообразие почвенно-климатических условий.

Сортоиспытательные станции и некоторые сортоучастки находятся на самостоятельном балансе и имеют *собственную производственную базу*: землю, производственные и жилые постройки, необходимые технические и транспортные средства, приборы и оборудование. Часть госсортоучастков располагается *на базе различных сельскохозяйственных предприятий*, которые на договорных началах с сортоучастком выполняют все необходимые работы по сортоиспытанию.

Государственное испытание сортов и гибридов основывается и проводится по единой методике государственного сортоиспытания в течение следующих сроков:

* по однолетним культурам – до трех лет;
* многолетним полевым культурам – до двух циклов использования;
* плодово-ягодным культурам – до трех хозяйственных урожаев;
* цветочно-декоративным культурам − до двух лет;
* овощным растениям, выращиваемым в условиях защищенного грунта, − до одного года;
* древесно-кустарниковым породам – от 6 до 50 лет и более (в зависимости от цели хозяйственного использования).

По культурам, мало распространенным в производстве или интродуцированным и представляющим интерес для сельскохозяйственного производства, испытание организуется первоначально на отдельных сортоучастках.

Сорта, выявленные по результатам государственного сортоиспытания как достоверно превосходящие сорта-стандарты по продуктивности, устойчивости к болезням, вредителям, качеству продукции и другим ценным свойствам, подлежат включению в Государственный реестр.

При наличии явных преимуществ сорта перед стандартом по одному или нескольким признакам в порядке исключения его районирование может осуществляться после двух лет испытания, т. е. ранее указанных выше сроков. Примерами могут служить сорта озимой пшеницы Мироновская 808 и Прибой, яровой пшеницы Саратовская 46, озимой ржи Восход 1, люпина желтого Академический 1, гороха посевного Неосыпающийся 1.

**19.2. Виды испытаний**

Государственная инспекция по испытанию и охране сортов осуществляет следующие виды испытаний:

1. Конкурсное.

2. Производственное.

3. Специальные испытания, включающие:

* + - * технологические;
      * динамические;
      * испытания на инфекционных фонах;
      * послерегистрационные;
      * испытания в карантинном питомнике по культурам, содержащим карантинные объекты.

4. Испытания на патентоспособность (однородность, отличимость, стабильность).

Все сортоиспытательные станции и наиболее крупные сортоучастки являются комплексными и ведут сортоиспытание по зерновым, зернобобовым, льну, картофелю, корнеплодам, многолетним травам и другим культурам.

Отдельные культуры испытываются только на некоторых станциях и сортоучастках:

* сорта тетраплоидной ржи испытываются на тех сортоиспытательных станциях и госсортоучастках, где испытание диплоидных сортов не проводится;
* сорта и гибриды сахарной свеклы проходят госиспытание в южной и западной части Беларуси на Каменецком, Лунинецком, Щучинском, Бобруйском ГСУ, Мозырской и Несвижской ГСС;
* лен масличный испытывается на Каменецкой ГСС и Щучинском ГСУ, озимый рапс – на Молодечненской ГСС и Щучинском ГСУ, озимый ячмень − только на Мозырской ГСС;
* сорта и гибриды овощных культур проходят испытание на всех ГСС и специализированном Минском ГСУ;
* Новогрудский ГСУ и Лужеснянская ГСС осуществляют испытания только по плодово-ягодным культурам.

Для оценки новых сортов различных сельскохозяйственных культур на устойчивость к вредителям и болезням применяются провокационные фоны:

* на Кобринском ГСУ осуществляется оценка испытуемых сортов на устойчивость к фузариозу, фитофторозу, вирусам, ржавчинам и другим грибным заболеваниям;
* испытание сортов картофеля на устойчивость к вирусам и фитофторозу проводится также на Молодечненской и Кобринской сортоиспытательных станциях.

*Конкурсное сортоиспытание* проводится в специальном севообороте по установленной методике, согласно которой испытуемые сорта сравнивают с лучшим районированным в данной зоне сортом-стандартом (контролем). Повторность в опыте должна быть четырех – шестикратная с учетной делянкой 100 м2. Размер учетной делянки может быть уменьшенным до 10−25 м2 при использовании на посеве и уборке малогабаритной техники.

В процессе сортоиспытания осуществляется всесторонняя оценка изучаемых сортов по ряду признаков:

* длине вегетационного периода и фазам развития;
* поражаемости вредителями и болезнями;
* устойчивости к полеганию;
* пригодности к механизированной уборке;
* отзывчивости к удобрениям и другим агротехническим приемам;
* урожайности;
* качеству продукции.

Качественными показателями являются следующие:

* содержание белка, клейковины, качество клейковины, число падения у пшеницы и ржи;
* содержание белка, клетчатки, алкалоидов, переваримость белка у люпина;
* содержание питательных веществ у других культур исследуется в специальных технологических лабораториях.

Государственное испытание сортов сельскохозяйственных культур на сортоиспытательных станциях и участках продолжается, как правило, три года, в отдельных случаях не более пяти лет.

Лучшие сорта и гибриды, выделившиеся в течение 1−2 лет в конкурсном испытании, проходят производственную проверку по сравнению со стандартом на делянках 0,5−1,0 га в двух повторениях при обычной и интенсивной технологиях на почвах с различным уровнем плодородия и водно-воздушного режима.

В задачу сортоучастков и сортоиспытательных станций входит также изучение реакции генотипов сортов растений на различные технологические приемы возделывания, что осуществляется в *специальных испытаниях*. Например, с целью определения пригодности новых сортов к возделыванию на различных почвах на Октябрьской ГСС проводится изучение испытуемых сортов параллельно на минеральных и торфяно-болотных почвах по обычной и интенсивной технологии.

*Динамические испытания* проводят с кормовыми культурами и ранними сортами картофеля для определения товарных корнеплодов и клубней путем выкопки проб на 45, 55 и 65-е сутки после всходов.

Кроме этого при государственном испытании проводятся: *иммунологическая оценка*, *производственные*, *технолого-экономические испытания* по лучшим сортам, испытания в карантинном питомнике, оценка качества продукции и другие мероприятия, необходимые для оценки сорта.

*Послерегистрационные испытания* направлены на выявление в одинаковых условиях наиболее продуктивных сортов, включенных в Государственный реестр, в данной почвенно-климатической зоне, так как эти сорта не в одно и то же время проходили государственное сортоиспытание.

*Сортоиспытание по критериям однородности, отличимости, стабильности (ООС)* проводится, как правило, параллельно на двух участках в течение не менее двух лет по методикам проведения испытаний сортов на отличимость, однородность и стабильность.

С этой целью по каждому изучаемому сорту высевается по 25 по-  
томств отобранных типичных растений. На протяжении всего вегетационного периода:

* осуществляются тщательные фенологические наблюдения;
* проводится оценка сорта по морфологическим и хозяйственно полезным признакам;
* выявляются отличительные признаки, по которым сорт оценивается на патентоспособность.

Результаты идентификации заносятся в анкету сорта по установленной форме и с указанием индексов по каждому признаку в соответствии с международной классификацией.

**19.3. Порядок передачи сортов и гибридов  
в государственное сортоиспытание**

На сортоучастках и сортоиспытательных станциях проходят государственную оценку сорта и гибриды различных культур из научных селекционных учреждений Беларуси и других стран, которые поступают в Госсортсеть в установленном порядке.

При передаче нового сорта или гибрида определенной культуры в Государственную инспекцию по испытанию и охране сортов растений оформляются необходимые документы, в число которых входят:

* заявление о включении сорта в реестр;
* описание сорта или гибрида по установленной форме (указывается метод выведения, результаты конкурсного испытания по урожайности, качеству продукции, длине вегетационного периода, отношению к вредителям и болезням, дается описание морфологических, апробационных признаков, особенностей агротехнических приемов);
* анкета сорта;
* ходатайство учреждения-оригинатора;
* решение ученого совета учреждения-оригинатора о передаче сорта в госиспытание;
* карточки авторов сорта;
* карточки регистрации сорта о приеме к госиспытанию;
* фотографии зрелых растений, семян, соцветий, плодов;
* справка фитопатолога об устойчивости к наиболее вредоносным вредителям и болезням;
* результаты производственного и экологического испытания в конкретных условиях хозяйства;
* краткая аннотация сорта.

На основании представленных документов Государственная инспекция по сортоиспытанию выносит решение о включении сорта в испытание.

При положительном решении сорт заносится в Государственную сортовую книгу, включается в мировую коллекцию ВИРа и рассылается учреждением-оригинатором на сортоучастки и сортоиспытательные станции по областям зоны возделывания данной культуры.

Ежегодно полученные данные по сортоиспытанию на сортоиспытательных станциях и участках анализируются, обобщаются и публикуются в виде информационных сборников.

Результаты сортоиспытания в конце года обсуждаются на областных агрономических совещаниях, где утверждаются предложения по районированию наиболее ценных сортов и гибридов, по конкретным зонам или всей области.

Специальная экспертная комиссия при Государственной инспекции по испытанию и охране сортов и древесно-кустарниковых пород выносит решение о признании лучших сортов перспективными или включенными в Государственный реестр для производственного использования. По ним разворачивается оригинальное и элитное семеноводство в предприятиях системы семеноводства и начинается их внедрение в сельскохозяйственное производство.

**19.4. Государственный реестр сортов**

# *Государственный реестр сортов* представляет собой единый банк данных о сортах. Он введен:

# с целью внедрения в производство наиболее продуктивных и лучших по хозяйственно ценным свойствам сортов, гибридов и древесно-кустарниковых пород;

# сохранения генофонда сортов;

# предотвращения проникновения в производство сортов с низкими хозяйственно-биологическими качествами.

Реестр ведется Государственной инспекцией по испытанию и охране сортов растений при Министерстве сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь за счет средств республиканского бюджета.

# На сорта, гибриды и древесно-кустарниковые породы, включенные в реестр и прошедшие идентификацию, выдаются патенты.

Сорта и древесно-кустарниковые породы, выявленные по результатам государственного испытания как достоверно превосходящие сорта-стандарты по продуктивности, устойчивости к болезням, вредителям, качеству продукции и другим ценным свойствам, подлежат включению в реестр.

По каждому сорту, внесенному в реестр, указываются:

* регистрационный номер;
* название;
* год включения в реестр;
* код и адрес учреждения-оригинатора;
* зона, где он допущен к использованию в производстве;
* хозяйственно-биологическая характеристика сорта (отмечается в реестре соответствующими индексами признаков).

О включении в реестр сортов, прошедших государственное сортоиспытание, или признании их перспективными заявитель уведомляется письменно в течение месячного срока после принятия решения.

Семена новых сортов могут использоваться для производственных посевов только после включения в Государственный реестр или признания их перспективными.

Посевы сортов, находящихся в реестре, подлежат апробации, на их семена выдаются соответствующие документы, подтверждающие сортовую принадлежность, происхождение и качество.

Селекция завершается включением сорта в Государственный реестр или признанием его перспективности. После этого начинается их размножение в системе семеноводства.

1. **Реализация достижений селекции  
   через систему семеноводства**

**20.1. Семеноводство как отрасль сельскохозяйственного  
производства**

***Семеноводство*** – это наука о сохранении чистосортности сортов, их размножении и производстве оригинальных, элитных и репродукционных семян с высокими сортовыми, посевными качествами и урожайными свойствами до необходимых объемов.

Объектами семеноводства являются:

* семена растений;
* посевы (посадки) растений;
* государственный страховой фонд семян сельскохозяйственных растений;
* страховые фонды семян сельскохозяйственных растений юридических лиц и индивидуальных предпринимателей.

Для достижения поставленной задачи в семеноводстве используется ряд специальных методов:

* отбора исходных элитных растений (массовый, индивидуальный, клоновый), семей и партий семян в оригинальном семеноводстве;
* идентификации, определения популятивности сорта (метод электрофореза);
* оценок, анализов, выбраковок;
* проведения сортового и семенного контроля.

Семеноводство тесно связано с селекцией и является ее продолжением. Через систему семеноводства реализуются достижения селекции и осуществляются процессы сортосмены и сортообновления.

Семеноводство, как отрасль производства, имеет свою сеть специальных учреждений и семеноводческих предприятий:

* научно-исследовательские учреждения;
* высшие сельскохозяйственные учебные заведения;
* экспериментальные базы РО «Белсемена»;
* учхозы вузов;
* элитно-семеноводческие хозяйства;
* государственные сортоиспытательные станции;
* коммерческие и фермерские хозяйства;
* льносемстанции;
* межхозяйственные предприятия по травам;
* предприятия системы «Сортсемовощ»;
* семеноводческие базы по картофелю;
* предприятия хлебопродуктов.

Семеноводческие предприятия выполняют необходимые задачи по организации, производству и реализации высококачественных сортовых семян всех возделываемых сельскохозяйственных культур.

В 2013 г. принят закон «О семеноводстве», в соответствии с которым утверждена система семеноводства (рис. 75).

|  |
| --- |
| Учреждения-оригинаторы (оригинальные семена П-1, П-2) |

|  |
| --- |
| Отделы семеноводства областных и зональных НИУ  (оригинальные семена Р-1) |

|  |
| --- |
| Экспериментальные базы, элитхозы и учхозы вузов  (элитные семена Р-2, суперэлита, элита) |

|  |
| --- |
| Сельскохозяйственные предприятия (репродукционные семена Р1−Р3) |

Рис. 75. Система семеноводства зерновых, зернобобовых культур и гречихи

Оригинальное и элитное семеноводство осуществляется методами индивидуального, массового и других отборов по соответствующим схемам.

При использовании индивидуального отбора схема включает:

* 1. Отбор родоначальных растений.
  2. Питомник испытания потомств 1-го года (П-1).
  3. Питомник испытания потомств 2-го года (П-2).
  4. Питомник размножения 1-го года (Р-1).
  5. Питомник размножения 2-го года (Р-2).
  6. Суперэлита.
  7. Элита.

При применении массового отбора в схему включены:

* 1. Отбор родоночальных растений.
  2. Питомник размножения 1-го года (Р-1).
  3. Питомник размножения 2-го года (Р-2).
  4. Суперэлита.
  5. Элита.

Производители оригинальных и элитных семян сельскохозяйственных растений подлежат учету в *Государственном реестре производителей семян сельскохозяйственных растений*. Организации и предприятия, внесенные в реестр, имеют право реализации посевного и посадочного материала полевых, овощных, плодово-ягодных, цветочных, лекарственных, декоративных культур и древесно-кустарниковых пород.

Ведение Государственного реестра производителей семян, осуществление государственного сортового и семенного контроля поручено *Главной государственной инспекции по семеноводству, карантину и защите растений* при Министерстве сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь.

Научное обеспечение семеноводства осуществляет *Национальная академия наук Беларуси* и другие научные организации в соответствии с законодательством о научной деятельности.

*Главная государственная инспекция по семеноводству*, *карантину и защите растений* проводит мероприятия по определению сортовых и посевных качеств семян сельскохозяйственных растений.

*Сортовые качества* семян сельскохозяйственных растений определяются при проведении сортового контроля (апробации) и подтверждаются актом апробации. *Посевные качества* семян растений определяются при анализе семян и подтверждаются удостоверением о качестве семян растений.

В соответствии с государственными стандартами семена подразделяются на категории (оригинальные, элитные, репродукционные) в зависимости от звена оригинального и элитного семеноводства и репродукции.

К каждой категории предъявляются определенные требования по показателям:

* сортовая чистота посева;
* чистота семян;
* зараженность посевов и семян головней и спорыньей;
* лабораторная всхожесть;
* влажность семян.

**20.2. Понятие об оригинальных, элитных  
и репродукционных семенах**

Согласно государственным стандартам, сортовые семена подразделяются на следующие категории:

* оригинальные семена (ОС);
* элитные семена (ЭС);
* репродукционные семена (РС);
* гибридные семена (F1);
* сортовые семена древесно-кустарниковых пород (СС);
* улучшенные семена (УС);
* нормальные семена древесно-кустарниковых пород (НС);
* семена питомника размножения нового нерайонированного сорта (РННС).

*Оригинальные семена* получают селекционно-семеноводческие учреждения-оригинаторы сортов в питомниках испытания потомств первого и второго года, питомниках размножения первого года.

*Элитные семена* производят экспериментальные базы НИУ, учхозы вузов, элитхозы в питомниках размножения второго года, на участках суперэлиты и элиты.

*Репродукционные семена* выращивают в сельскохозяйственных предприятиях, коммерческих и фермерских хозяйствах путем пересева семян элиты 1–3 лет и более на семенных участках.

Оригинальное и элитное семеноводство заканчивается выпуском оригинальных и элитных семян. После пересева элиты получают первую, вторую и последующие репродукции.

*Элита*, или *элитные семена*, представляют собой потомство лучших типичных растений определенного сорта, наиболее полно передающих его морфологические, биологические качества, урожайные и другие хозяйственно полезные свойства. Следовательно, элита представляет собой лучшие по всем качествам сортовые семена, поступающие для производственного семеноводства с целью их размножения и использования в товарных посевах.

*Суперэлита* предшествует элите и обладает еще более высокими урожайными, сортовыми и посевными качествами. Семена суперэлиты получают на семенных участках, засеянных семенами питомника размножения второго года.

*Репродукциями* называются семена, полученные при последующем размножении (пересеве) семян элиты. Урожай семян с участка, засеянного элитой, будет относиться к первой репродукции. Второй пересев дает вторую репродукцию и т. д.

**20.3. Ухудшение сортов в процессе производственного  
использования и меры по его предупреждению**

Основными объектами семеноводства являются сорта, гибриды и клоны сельскохозяйственных культур с их биологическими особенностями генотипов.

В процессе возделывания сорт любого происхождения испытывает влияние неблагоприятных факторов внешней среды, появление мутаций, проявляющихся в израстании, карликовости, частичной или полной стерильности, открытом цветении у самоопылителей. В результате этого сорт постепенно ухудшается и вырождается.

Негативное влияние на долговечность сорта оказывают:

* биологическое засорение;
* механическое засорение;
* снижение устойчивости растений к болезням и вредителям;
* интенсивность действия мутационного процесса.

*Механическое засорение* является результатом нарушения технологии возделывания сельскохозяйственных культур:

* несоблюдение чередования культур в севообороте (посев зерновых по зерновым);
* невыполнение требований по очистке посевных и уборочных машин, семяочистительных линий, сушилок, складских помещений.

Механическое засорение может быть:

* *родовым*, когда сорта одного рода засоряются семенами других родов;
* *видовым*, когда в посевах одного вида растений встречаются растения другого вида;
* *сортовым*, когда в посевах одного сорта культуры имеются растения других сортов того же вида.

*Биологическое засорение* подразумевает переопыление между различными репродукциями внутри сорта, между сортами внутри вида и даже между видами и родами.

Биологическое засорение особенно опасно для сортов перекрестноопыляющихся культур (рожь, гречиха, кукуруза, сахарная свекла, клевер). В результате переопыления диплоидных и тетраплоидных сортов наблюдается высокая череззерница в год переопыления и при последующем пересеве. Появляющиеся гибридные формы ускоренно размножаются с последующим выщеплением нежелательных генотипов худшего качества.

*Снижение устойчивости растений к заболеваниям* происходит по мере репродуцирования сорта любой культуры. Он постепенно утрачивает способность противостоять вирусным, бактериальным, грибным и другим болезням. Появление новых сортов культурных растений сопровождается усиленным расообразованием патогенов универсального действия.

Если семена в год их выращивания поражались пыльной головней на 1 %, то в пересеве этот показатель возрастает до 7 % со всеми вытекающими последствиями.

*Естественный мутационный процесс* протекает в посевах любой возделываемой культуры. В зависимости от его интенсивности могут возникать различные наследственные изменения, что также приводит сорт к вырождению.

Мутации, имеющие плейотропное действие, выражаются в одновременном проявлении у растений склонности к полеганию, осыпанию, прорастанию семян на корню и открытому цветению. Эти мутантные формы приведут относительно чистолинейный сорт к популяции, а затем и к его вырождению, поскольку гомозиготность будет резко сокращаться.

Устранение причин, вызывающих ухудшение сортов, необходимо осуществлять с учетом биологических особенностей культуры:

1. Для перекрестников основным условием сохранения типичности сорта является обязательное соблюдение пространственной изоляции между сортами и репродукциями одного сорта.
2. На семенных посевах перекрестников, самоопылителей и вегетативно размножающихся культур с целью повышения сортовой чистоты проводятся видовые и сортовые прополки, при которых удаляются все отличающиеся от сорта растения видовой и сортовой принадлежности.
3. В случае выявления при апробации сверхдопустимого количества видовых или сортовых примесей, а также растений, зараженных пыльной, твердой головней и спорыньей, необходимо выбраковывать посевы из числа сортовых.
4. Соблюдение высокого уровня технологии возделывания сортов на семенных посевах способствует получению модификационно улучшенных семян с высокими урожайными свойствами.

**20.4. Сортосмена и сортообновление**

Основной задачей семеноводства является проведение своевременной, систематической сортосмены и сортообновления.

***Сортосменой*** называется замена старых, возделываемых в производстве сортов новыми, занесенными в Государственный реестр сортами, обладающими более высокой урожайностью, улучшенными качествами продукции или другими хозяйственно полезными признаками и свойствами.

Каждая смена сортов представляет качественно новый этап совершенствования сельскохозяйственной культуры.

Так, в семеноводстве озимой ржи на смену наиболее распространенного сорта Беняконская пришел новый районированный в 1973 г. сорт тетраплоидной озимой ржи Белта, средняя и максимальная урожайность которого за годы испытания равнялась 43,0 и 48,4 ц/га соответственно. У районированного второго сорта этой группы Пуховчанка урожайность составила 46,3 и 63,0 ц/га соответственно. Тетраплоидный, более короткостебельный сорт интенсивного типа Верасень, районированный в 1988 г., характеризовался максимальной урожайностью в 82,2 ц/га при средней урожайности 47,4 ц/га. Затем появились сорта Игуменская и Сяброука (рис. 76).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Беняконская | → | Белта | → | Пуховчанка | → | Верасень | → | Игуменская | → | Сяброука |

Рис. 76. Сортосмена на примере озимой ржи

На смену единственного, находящегося в районировании свыше  
20 лет сорта Мироновская 808 (37,2 ц/га) пришли сорта белорусской селекции Березина (1985), Надзея (1987), Сузорье (1992), Капылянка и Пошук (1995), Каравай (1998). Средняя урожайность, полученная по сорту Березина, составила 39,6 ц/га, по сорту Сузорье – 43,6 ц/га, по сорту Капылянка – 48,6 ц/га (рис. 77).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Мироновская 808 | → | Березина | → | Надзея | → | Сузорье | → | Капылянка | → | Пошук | → | Каравай |

Рис. 77. Сортосмена на примере озимой пшеницы

На смену сорту Ленинградка (42,1 ц/га) районирован сорт Белорусская 80 (43,7 ц/га), а затем сорт Иволга (49,6 ц/га), средние и максимальные показатели урожайности у которых имеют возрастающий характер. Дальнейшую перспективу имеют сорта белорусской селекции Дарья и Рассвет, а также польские сорта Банти и Мунк с более высокой потенциальной урожайностью (рис. 78).

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Ленинградка | → | Белорусская 80 | → | Иволга | → | Дарья | → | Рассвет | → | Банти | → | Мунк |

Рис. 78. Сортосмена у яровой пшеницы

Периодичность сортосмены может быть различной, но более частое проведение этого мероприятия приводит к наибольшему эффекту.  
По зерновым культурам сортосмену желательно проводить через каждые 4–5 лет при условии четкой работы системы семеноводства и выполнения планов производства оригинальных, элитных и репродукционных семян высокого качества, сохраняя дефицитность сорта до полного внедрения его на всей запланированной площади.

Для ускорения распространения дефицитных сортов по всей зоне районирования высевают их семена любой репродукции. На семенных участках проводятся тщательные видовые, сортовые прочистки и негативный отбор, принимаются меры по недопущению механического засорения. В дальнейшем улучшение сортовых качеств распространяемого сорта осуществляется путем систематического обновления семенного материала в процессе сортообновления.

***Сортообновлением*** называется замена семян низших репродукций, ухудшивших свои сортовые и урожайные свойства в процессе размножения, на семена элиты или высших репродукций, прошедших весь цикл оригинального и элитного семеноводства.

Периодичность сортообновления зависит от условий выращивания, уровня проведения мероприятий, предотвращающих биологическое и механическое засорение сортовых посевов, предупреждающих заражение сортов болезнями и вредителями, которые приводят к ухудшению сортовых, посевных, урожайных и других хозяйственно-биологических признаков и свойств.

При несоблюдении пространственной изоляции новые сорта перекрестноопыляющихся культур уже на второй год подлежат выбраковке из числа сортовых.

Семенной картофель, производимый для сортосмены и сортообновления, как правило, проходит процесс оздоровления от вирусных заболеваний биотехнологическим методом выращивания растений на искусственной среде из верхушечных меристем.

Сортосмена и сортообновление неразрывно связаны между собой. Они проводятся параллельно или последовательно сменяют друг друга.

Предпочтение при проведении сортосмены и сортообновления следует отдавать сортам, обладающим более широкой нормой реакции, урожайные свойства семян у которых в меньшей степени зависят от почвенно-климатических условий и зоны выращивания.

Главные принципы семеноводства сводятся к следующим требованиям:

* обеспечению оптимальных условий выращивания семенных посевов для получения семян с *высокими урожайными свойствами*;
* недопущению биологического и механического засорения, заражения болезнями и вредителями, что влияет на *сортовые качества посевов*;
* строгому выполнению технологических мероприятий по обработке семян, влияющих на *посевные качества семян*.

При соблюдении принципов семеноводства можно обеспечить урожайность на уровне элиты до 8−10 репродукций.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Автополиплоид – организм, возникший в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом.

Аллельные гены (аллели) – гены одной пары признаков, находящиеся в одинаковых точках гомологичных хромосом.

Аллополиплоид – полиплоидный организм, развивающийся в результате объединения наборов хромосом различных форм.

Амфидиплоид – полиплоидный организм, возникший в результате удвоения хромосомных наборов двух разных видов или родов.

Анафаза − стадия митоза и мейоза, следующая за метафазой, во время которой дочерние хромосомы отходят по направлению к разным полюсам клетки.

Анеуплоид (гетероплоид) – растение, имеющее уменьшенное или увеличенное число хромосом одной или нескольких гомологических пар.

Антимутаген – вещество, предупреждающее или снимающее действие мутагенов.

Апомиксис – развитие организма без слияния половых клеток; из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из вегетативной клетки зародышевого мешка (апогамия) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (апоспория).

Апробация (сортовой контроль) – определение пригодности сортовых и гибридных посевов для использования урожая на семенные цели.

Аутбридинг – скрещивание между неродственными особями.

Аутосомы – обычные, не половые хромосомы.

Бактериальная трансформация – перенос с помощью ДНК наследственных признаков от одного штамма бактерий к другому.

Бивалент – две гомологичные хромосомы, конъюгирующие между собой в мейозе.

Биологическое засорение сорта – засорение сорта другими сортами и культурами путем естественного переопыления и возникновения мутаций.

Биотехнологические методы – совокупность методов производства продукции, основанных на использовании генетических структур живой клетки и происходящих в ней процессов.

Вегетативное размножение – размножение растений вегетативными органами: кусочками стебля, листа, луковицами, клубнями, корневищами и т. д.

Возвратные скрещивания (беккроссы) – скрещивания, при которых гибрид повторно (однократно или многократно) скрещивается с одной из родительских форм.

Восстановители фертильности – формы, восстанавливающие при скрещивании плодовитость линий и сортов, обладающих ЦМС.

Вид – репродуктивно изолированная совокупность скрещивающихся популяций.

Гаметы – зрелые мужские и женские половые клетки, содержащие гаплоидное (половинное) число хромосом по сравнению с остальными клетками тела.

Гаплоид – организм, в клетках которого содержится в 2 раза меньше хромосом, чем у исходных форм.

Ген − основной материальный элемент наследственности, участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосом. Контролирует определенную степень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков.

Генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов.

Генетический анализ – основной метод изучения характера действия и числа генов, определяющих наследование данного признака. Включает гибридологический, мутационный и популяционный методы.

Генетический (наследственный) код – последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая расположение аминокислот в синтезируемом белке.

Геном – основной гаплоидный набор хромосом; совокупность качественно различных хромосом, содержащих полный одинарный набор хромосом.

Генотип – совокупность всех генов, определяющих развитие признаков и свойств растений.

Генофонд – совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

Генотипическая изменчивость – изменчивость генотипа, наследственной информации организма.

Гетерозиготный организм – особь, содержащая в клетках тела разные гены данной аллельной пары (Аа). При размножении такой особи происходит расщепление признаков.

Гетерозис – увеличение мощности, повышение жизнеспособности, возрастание продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

Гибрид – организм, сочетающий в себе признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

Гибридизация – процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

Гомозиготный организм – особь, содержащая в клетках тела одинаковые гены данной аллельной пары (АА, аа). При размножении такой особи расщепления по этим признакам быть не может.

Гомологические хромосомы – парные, подобные по форме и размеру хромосомы, нормально конъюгирующие между собой в мейозе.

Группа сцепления – совокупность всех генов, локализованных в данной хромосоме, благодаря чему они наследуются совместно (сцепленно).

Двойные межлинейные гибриды – гибриды, полученные от скрещивания двух межлинейных гибридов.

Делеция (нехватка) – выпадение участка хромосомы, содержащего один или несколько генов.

Диаллельные скрещивания – скрещивания, применяемые для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий. При этом каждая линия скрещивается со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций.

Дигибридное скрещивание – скрещивание при различии родительских особей по двум парам аллелей.

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль. В состав отдельных нуклеотидов ДНК входят азотистые основания, сахар − дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

Доминантный ген – один из пары аллельных генов, подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) гена.

Доминирование – подавление у гибридных организмов одних признаков другими. Может быть полным, когда гетерозигота Аа фенотипически не отличается от гомозиготы АА, и неполным, когда доминантный ген не полностью подавляет проявление своего рецессивного аллеля.

Дупликация – удвоение какого-либо участка хромосомы.

Естественные популяции – популяции, сформировавшиеся под действием естественных, природных факторов.

Закрепители стерильности – самоопыленные линии, которые при скрещивании с формами, обладающими ЦМС, не восстанавливают их фертильность.

Зигота – оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма, имеет диплоидное число хромосом.

Изменчивость – процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав) и их функций. Может быть наследственной и модификационной.

Инбредная линия (инцухт-линия) – потомство одного перекрестноопыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.

Инбредный минимум (инцухт-минимум) – состояние инбредного потомства, когда депрессия достигла наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих поколениях не происходит, а потомство становится однородным.

Инбридинг (инцухт) – принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получаются инбредные линии, называемые также самоопыленными линиями.

Инверсия – хромосомная мутация, возникающая в результате двух разрывов и перевертывания участка хромосомы на 180о.

Индивидуальный отбор – отбор, основанный на оценке отобранных растений по фенотипу и проверке генотипа в потомстве при индивидуальном посеве их семян.

Интродукция – перенос в какую-либо страну или область видов и сортов растений, ранее здесь не произраставших.

Инфекционный фон – специальный питомник, в котором в условиях искусственного заражения определенной болезнью проводят оценку селекционного материала.

Информационная РНК (и-РНК) – РНК, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам. Состав оснований в молекуле и-РНК аналогичен ДНК, только вместо тимина содержится урацил.  
На и-РНК, как на матрице, происходит синтез белка из аминокислот.

Кариотип – совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной, формой.

Кастрация цветков – предшествующий опылению прием удаления незрелых пыльников в цветках материнских форм.

Клон – генетически однородное потомство вегетативно размноженного растения.

Клоновый отбор – индивидуальный или массовый отбор у вегетативно размножаемых культур.

Кодон – единица наследственной информации, состоящая из трех расположенных в определенной последовательности азотистых оснований и контролирующая положение конкретной аминокислоты в полипептидной цепи.

Комбинационная изменчивость – наследственная изменчивость, возникающая в результате сочетания и взаимодействия генов при скрещивании.

Кондиционные семена – семена, сортовые и посевные качества которых соответствуют требованиям государственного стандарта.

Константные формы – устойчивые, нерасщепляющиеся в дальнейших поколениях формы гибридов.

Конъюгация хромосом – сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен обмен отдельными участками.

Косвенные признаки оценки – биохимические и технологические показатели, корреляционно связанные с основным изучаемым у сорта свойством.

Кроссинговер – перекрест хромосом, в результате которого между ними может происходить обмен гомологичными (одинаковыми) участками.

Летальный ген – ген, вызывающий в гомозиготном состоянии гибель организма.

Линейный сорт – сорт, самоопыляющейся культуры, выведенный путем индивидуального отбора из искусственной или естественной популяции и являющийся размноженным потомством одного элитного растения.

Линия – потомство одной гомозиготной особи у самоопыляющихся культур.

Локус хромосомы – участок хромосомы, в котором локализован ген.

Массовый отбор – отбор, при котором из исходной популяции отбирают большое число растений, семена которых объединяют и высевают на следующий год на одной делянке без проверки качества потомства.

Межлинейные гибриды – гибриды, получающиеся от скрещивания двух самоопыленных линий.

Межсортовые гибриды – гибриды, получающиеся от скрещивания двух сортов.

Мейоз – особый тип клеточного деления, происходящего при развитии половых клеток или спор, приводящего к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое. В процессе мейоза происходит два последовательных деления ядра, а удваиваются хромосомы только один раз. В мейозе конъюгируют гомологичные хромосомы.

Местный сорт – сорт, созданный в результате длительного действия естественного и простейших приемов искусственного отбора при возделывании той или иной культуры в определенной местности.

Метафаза – вторая фаза митоза или мейоза, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя ядерную пластинку.

Метод резервов (половинок) – прием использования многократного индивидуального отбора у перекрестноопыляющихся культур, при котором урожай каждого элитного растения делят на две части: одну часть семян высевают в селекционном питомнике, а другую − сохраняют в резерве. На следующий год высевают лучшие семьи из резерва при соблюдении пространственной изоляции.

Механическое засорение сорта – засорение семенами других сортов и культур, происходящее во время посева, обмолота, очистки и других процессов.

Митоз – деление клетки, в результате которого сначала происходит  
удвоение хромосом, а затем равномерное их распределение между двумя вновь возникающими клетками.

Многолинейный сорт – сорт, состоящий из смеси линий, одинаковых по морфологическим и хозяйственно полезным признакам и свойствам, но различающихся по устойчивости к различным расам возбудителя болезни.

Модификация − различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

Моногибридное скрещивание – скрещивание организмов, различающихся по одной паре аллелей.

Мутагенез – процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием естественных и искусственных факторов.

Мутагены – факторы, вызывающие мутации. Подразделяются на физические, химические и биологические.

Мутационная изменчивость – структурные изменения генов и хромосом, ведущие к возникновению новых наследственных признаков и свойств организма.

Мутация – новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

Наследование – процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов к другому.

Наследственность – процесс воспроизведения организмами в ряду

последовательных поколений сходного типа обмена веществ, признаков и свойств.

Наследуемость – доля генотипически обусловленной изменчивости (генетический компонент) в общей фенотипической изменчивости организмов.

Насыщающие скрещивания – многократное скрещивание гибридов в какой-либо комбинации с отцовской исходной формой. При этом происходит насыщение материнской формы ядерным материалом отцовской формы.

Негативный отбор – разновидность массового отбора, при котором не отбирают лучшие растения, а из посева удаляют худшие особи.

Норма реакции – способность реагирования организма на изменение окружающих условий. Определяется генотипом и проявляется в форме модификаций.

Нуклеиновые кислоты – высокомолекулярные вещества, биополимеры, хранящие и передающие у всех организмов наследственную информацию. Состоят из нуклеотидов. Представлены двумя видами: ДНК и РНК.

Нуклеотид – сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара − рибозы или дезоксирибозы и остатка фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав молекул РНК и ДНК.

Общая комбинационная способность – средняя ценность самоопыленных линий в гибридных комбинациях. Определяется в результате скрещивания линий с каким-либо сортом или гибридом (тестером).

Онтогенез – индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Отдаленная гибридизация – скрещивание организмов, относящихся к разным видам или родам.

Панмиксия – свободное, основанное на случайности скрещивание особей в пределах популяции.

Партеногенез – развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

Периодический отбор – отбор в популяциях перекрестноопыляющихся культур, обеспечивающий последовательное повышение концентрации нужных комплексов наследственных факторов. Предусматривает периодическое чередование приемов по выделению лучших генотипов путем инцухта и скрещивания их для получения рекомбинаций.

Питомник размножения потомств 1-го года – первое звено схемы семеноводства зерновых культур, в котором проводится оценка по потомству родоначальных элитных растений и отбор лучших линий (семей) для закладки питомника испытания потомств 2-го года.

Питомник размножения потомств 2-го года – второе звено схемы семеноводства зерновых культур, в котором дается окончательная оценка размноженным линиям (семьям), отобранным в питомнике испытания потомств 1-го года.

Повторение – часть площади сортоиспытания, включающая полный набор испытываемых сортов.

Повторность – число делянок каждого сорта в сортоиспытании.

Полиплоидия – наследственные изменения, связанные с увеличением числа хромосом.

Половые хромосомы – хромосомы, различающиеся по структуре и функциям у разных полов и определяющие развитие пола.

Популяция – совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей.

Питомник размножения – третье звено схемы семеноводства зерновых культур, в котором высевают семена, полученные в результате объединения урожая лучших семей питомника испытания потомств  
2-го года.

Провокационный фон – искусственно создаваемый фон для ускорения оценки селекционного материала на устойчивость к тому или иному неблагоприятному фактору.

Производственное испытание – испытание в производственных условиях для хозяйственной оценки перспективных сортов.

Прокариоты – организмы, у которых генетический материал представлен молекулой ДНК, прямо включенной в цитоплазму.

Пространственная изоляция – расстояние между посевами разных сортов и культур для предотвращения переопыления между ними и механического засорения.

Простые (парные) скрещивания – однократные скрещивания между двумя родительскими формами.

Профаза – первая стадия митоза (мейоза), во время которой хромосомы благодаря спирализации становятся видимыми (происходит конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между ними).

Прямые признаки оценки – признаки, по которым оценка сортов и селекционных номеров дается путем непосредственно подсчета, взвешивания, измерения и т. д.

Районирование – установление района возделывания новых сортов по результатам государственного сортоиспытания, занесение сорта в реестр.

Расщепление – появление разнообразных форм в гибридных поколениях в результате рекомбинации аллельных и неаллельных генов в процессе мейоза.

Рекомбинация – перегруппировка родительских генов при мейозе в результате кроссинговера.

Репарация – самовосстановление первичной структуры ДНК, следующее после нарушения ее физическими или химическими мутагенами.

Репликация ДНК – удвоение молекулы ДНК. Двойная цепь ее сначала разделяется на две, и на каждой из них достраиваются новые комплементарные дочерние цепи нуклеотидов под действием фермента ДНК-полимеразы.

Репродукция – воспроизведение, следующее за элитой звено размножения (пересев) элитных семян.

Рецессивный признак – признак, подавляемый в гибридном организме действием доминантного гена той же аллельной пары.

Реципрокные (взаимные) скрещивания – скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнской, а в другом – в качестве отцовской формы.

РНК – рибонуклеиновая кислота, биологический полимер, участвующий в биосинтезе белка. Состоит из нуклеотидов, соединенных в виде спиралевидной цепочки.

Сверхдоминирование – большая мощность и жизнеспособность гетерозиготы по сравнению с обеими гомозиготами по данной паре аллелей.

Селекционный сорт – сорт, выведенный в научно-исследо-  
вательском учреждении на основе научных методов селекции.

Семья – потомство одной особи у перекрестноопыляющихся культур.

Система семеноводства – группа взаимосвязанных производственных единиц, обеспечивающих в соответствии с государственным планом потребность страны в высококачественных сортовых семенах какой-либо культуры или нескольких культур.

Сложные скрещивания – скрещивания, в которых участвует более двух родительских форм поэтапно, либо повторное скрещивание гибридного потомства с одной из родительских форм.

Сорт – группа сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам культурных растений, отобранных и размноженных для возделывания в определенных природных и производственных условиях с целью повышения урожайности и качества продукции.

Сорт-клон – сорт, полученный путем отбора у вегетативно размножающихся культур и являющийся потомством одного растения – клона.

Сорт-контроль (стандарт) – сорт, с которым сравнивают по урожайности и другим хозяйственно-биологическим свойствам все другие испытываемые сорта или селекционные номера.

Сорт-популяция – сорт перекрестноопыляющейся или самоопыляющейся культуры, полученный путем массового отбора.

Сортолинейные гибриды – гибриды, получающиеся от скрещивания сорта с самоопыленной линией или от скрещивания простого межлинейного гибрида с сортом.

Сортообновление – замена семян, сортовые и биологические качества которых ухудшились при возделывании в производстве, лучшими семенами того же сорта.

Сортосмена – замена старых, возделываемых в производстве сортов новыми районированными сортами, более урожайными и ценными по технологическим качествам продукции.

Специфическая комбинационная изменчивость – повышенная ценность самоопыленной линии в какой-либо конкретной комбинации. Определяется путем скрещивания многих линий между собой.

Супермутагены – сверхмутагены, химические мутагенные вещества, вызывающие наибольшее число мутаций.

Стерильные аналоги – самоопыленные линии или сорта, сходные по всем признакам с исходными, но обладающие ЦМС. Создаются путем насыщающих скрещиваний.

Суперэлита – предшествующее элите звено размножения, потомство самых лучших отобранных растений, наиболее полно передающих все признаки и свойства возделываемого сорта.

Схема семеноводства – группа взаимосвязанных питомников и семенных посевов, в которых в определенной последовательности путем отбора и размножения происходит воспроизведение сорта.

Сцепление – совместная передача потомству генов в тех же комбинациях, в каких они были у родительских форм. Связана с локализацией генов в одной хромосоме (группе сцепления).

Телофаза – четвертая, последняя стадия митоза или мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом и образование дочерних ядер.

Тестер – сорт или гибрид, который в качестве отцовской формы используется для определения общей комбинационной способности самоопыленных линий.

Топкросс – метод определения общей комбинационной способности самоопыленных линий путем скрещивания их с тестером.

Трансдукция – перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую, осуществляемый ДНК фагов.

Транскрипция – перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на и-РНК.

Транслокация – один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

Трансляция – перевод информации о нуклеотидном строении  
и-РНК на аминокислотное строение белка. В этом процессе матрицей для биосинтеза белка служит и-РНК.

Транспортная РНК (т-РНК) – один из видов РНК, играющий роль переносчика аминокислот к рибосомам, где они связываются в полипептидную цепь.

Трехлинейные гибриды – гибриды, получающиеся от скрещиванияпростого межлинейного гибрида с самоопыленной линией.

Триплет – структурный элемент гена, состоящий из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований и кодирующий одну аминокислоту.

Униваленты – единичные, неконъюгирующие хромосомы в первом делении мейоза. Распределяются к полюсам клетки в анафазе мейоза случайно.

Участки гибридизации – участки, на которых в специальных семеноводческих хозяйствах выращивают семена гетерозисных гибридов.

Участки размножения – первое производственное звено схемы семеноводства зерновых и масличных культур, в котором семеноводческие хозяйства выращивают сортовые семена для семенных посевов.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

Фенотипическая изменчивость – ненаследственные изменения степени проявления признака под влиянием внешних условий среды.

Фенокопия – модификация фенотипа, напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией.

Формообразовательный процесс – возникновение в популяциях в результате гибридизации и мутаций разнообразных форм растений, на основе которых отбором создаются новые сорта.

Хроматиды – одна из двух продольных нитей, входящих в состав хромосом. Хроматиды хорошо видны во время профазы и метафазы, а в стадии анафазы они уже становятся самостоятельными хромосомами.

Хромосомные аберрации – различные изменения структуры хромосом (нехватки, транслокации, инверсии, дупликации).

Хромосомный набор – совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Известны два типа: гаплоидный – в зрелых половых клетках (n) и диплоидный – в соматических клетках (2n).

Хромосомы – окращивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоящие из ДНК и белков. Являются основными носителями наследственной информации организма.

ЦМС – цитоплазматическая мужская стерильность, наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии.

Чистая линия – потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

Элита – потомство лучших, отобранных растений данного сорта, наиболее полно передающих все признаки и свойства.

Элитные растения – лучшие родоначальные растения, отобранные для создания нового сорта.

Эукариоты – организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы. Для эукариотов характерен митоз и мейоз.

Х-хромосома – парная половая хромосома в клетках особей гомогаметного пола (ХХ).

У-хромосома – непарная половая хромосома в клетках особей гетерогаметного пола (ХУ).

литература

1. Абрамова, З. В. Генетика. Программированное обучение / З. В. Абрамова. –  
   М.: Агропромиздат, 1985. – 287 с.
2. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: учеб.-метод. комплекс /   
   Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2013. − 408 с.
3. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: учеб.-метод. комплекс /   
   Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2014. − 390 с.
4. Генетика / Г. В. Гуляев [и др.]. – М.: Колос, 1984. – 351 с.
5. Генетика / А. А. Жученко [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 480 с.
6. Гершензон, С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон. – Киев: Наук. думка, 1983. − 460 с.
7. Государственный реестр производителей, заготовителей семян / М-во с. х-ва и прод. Респ. Беларусь, Ком. по гос. контролю в семеноводстве. – Минск, 1999. – 298 с.
8. Государственный реестр районированных сортов и древесно-кустарниковых пород / М-во с. х-ва и прод. Респ. Беларусь, Гос. инспекция по испытанию и охране сортов растений. – Минск, 2015. – 275 с.
9. Гуляев, Г. В. Селекция и семеноводство полевых культур / Г. В. Гуляев,  
   Ю. Л. Гужов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 387 с.
10. О патентах на сорта растений: Закон Респ. Беларусь. – Минск, 1995. – 27 с.
11. О семеноводстве: Закон Респ. Беларусь. – Минск, 2013. – 25 с.
12. Таранухо, Г. И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур /  
    Г. И. Таранухо. – Минск: ИВЦ Минфина, 2009. – 420 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

|  |  |
| --- | --- |
| ПРЕДИСЛОВИЕ ..................................................................................................................  раздел 1. Генетика .......................................................................................................  1. Современные представления о наследственности и изменчивости .......................................................................................................  1.1. Цели и задачи изучения дисциплины ......................................................................  1.2. История развития дисциплины и ее методы ...........................................................  1.3. Наследственность. Изменчивость и ее формы .......................................................  1.4. Особенности передачи наследственной информации и ее механизмы при бесполом и половом размножении ...................................................................  2. Цитологические основы наследственности .......................................  2.1. Клеточные и неклеточные формы организации живого ........................................  2.2. Роль ядра и цитоплазмы в сохранении и передаче наследственной информации ................................................................................................................  2.3. Хромосомы – материальная основа наследственности. Кариотип .......................  2.4. Типы деления соматических и половых клеток .....................................................  3. Закономерности наследования ГЕНОВ в поколениях внутривидовых гибридов ..................................................................................  3.1. Исследования Г. Менделя. Метод гибридологического анализа ..........................  3.2. Моногибридное скрещивание и закон расщепления .............................................  3.3. Возвратное и анализирующее скрещивание ...........................................................  3.4. Дигибридное скрещивание и закон независимого наследования признаков .....  4. Наследование признаков при взаимодействии генов ...................  4.1. Аллельное и неаллельное взаимодействие генов ...................................................  4.2. Комплементарное взаимодействие генов ................................................................  4.3. Эпистатическое взаимодействие генов ...................................................................  4.4. Полимерное взаимодействие генов .........................................................................  5. Особенности наследования признаков при отдаленной гибридизации ............................................................................................................  5.1. Понятие об отдаленной гибридизации ....................................................................  5.2. Нескрещиваемость видов и бесплодие гибридов при отдаленной гибридизации. Причины и методы преодоления .....................................................................  5.3. Характер наследования признаков и особенности формообразования у отдаленных гибридов .............................................................................................  5.4. Значение отдаленной гибридизации в селекции. Синтез и ресинтез видов ........  6. Хромосомная теория наследственности ...............................................  6.1. Создание и основные положения хромосомной теории наследственности ........  6.2. Явление сцепленного наследования аутосомных генов. Генетическое картирование ..............................................................................................................  6.3. Кроссинговер и его значение ....................................................................................  6.4. Хромосомное определение пола. Наследование ограниченных полом и зависимых от пола признаков ...............................................................................  6.5. Наследование признаков, сцепленных с полом ......................................................  7. Нехромосомная наследственность ...........................................................  7.1. Понятие о нехромосомной наследственности ........................................................  7.2. Схема генетического материала клетки (по Дж. Джинксу) ..................................  7.3. Пластидная и митохондриальная наследственность. Особенности проявления .................................................................................................................  7.4. Цитоплазматическая мужская стерильность. Использование ЦМС для получения гибридных семян .............................................................................  8. Молекулярные основы наследственности ...........................................  8.1. Доказательства роли нуклеиновых кислот в наследственности ...........................  8.2. Характеристика нуклеиновых кислот .....................................................................  8.3. Репликация ДНК ........................................................................................................  8.4. Синтез белка в клетке. Процессы транскрипции и трансляции ............................  8.5. Ген. Генетический код и его свойства .....................................................................  9. Изменчивость ............................................................................................................  9.1. Понятие об изменчивости. Типы изменчивости ....................................................  9.2. Модификационная изменчивость ............................................................................  9.3. Мутационная изменчивость. Понятие о мутациях .................................................  9.3.1. Естественный мутагенез. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости .......................................................................................................  9.3.2. Индуцированный мутагенез. Мутагены, антимутагены и радио-протекторы ...........................................................................................................  9.4. Классификация мутаций ...........................................................................................  9.5. Репарационные системы клетки ...............................................................................  10. ПОЛИплоидия ...........................................................................................................  10.1. Классификация полиплоидов по Г. Винклеру ......................................................  10.2. Автополиплоидия. Причины возникновения в природе и методы получения в эксперименте .........................................................................................................  10.3. Аллополиплоидия. Амфидиплоиды и способы их получения ............................  10.4. Анеуплоидия. Причины возникновения и способы использования ...................  10.5. Гаплоидия. Способы получения и использования ...............................................  11. Инбридинг и гетерозис ......................................................................................  11.1. Генетическая сущность инбридинга ......................................................................  11.2. Гетерозис. Типы и виды гетерозиса. Теории гетерозиса .....................................  11.3. Особенности проявления и закрепления гетерозиса ............................................  11.4. Общая и специфическая комбинационная способность. Методы оценки ОКС и СКС ...............................................................................................................  12. Генетические процессы в популяциях. Генетика и индивидуальное развитие ...............................................................................................  12.1. Понятие о популяциях ............................................................................................  12.2. Особенности популяций самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся культур. Закон Харди − Вайнберга ........................................................................  12.3. Понятие об онтогенезе растений. Генетические основы онтогенеза .................  12.4. Методы изменения онтогенеза и пути управления им ........................................  раздел 2. Селекция сельскохозяйственных культур ............................  13. Достижения, проблемы и направления селекции ............................  13.1. Селекция как наука и отрасль сельскохозяйственного производства ................  13.2. Специфические методы селекции и объекты исследований ...............................  13.3. Основные этапы становления и развития селекции .............................................  13.4. Достижения селекции .............................................................................................  13.5. Направления селекции ............................................................................................  14. Учение о сорте и исходном материале. Аналитическая селекция ....................................................................................................................  14.1. Понятие о сорте и гетерозисном гибриде. Классификация сортов и гибридов по происхождению и способу выведения .........................................  14.2. Требования к сорту ..................................................................................................  14.3. Понятие об исходном материале. Виды исходного материала ...........................  14.4. Центры происхождения культурных растений и их диких сородичей ..............  14.5. Аналитическая селекция. Роль местных и селекционных сортов в аналитической селекции ......................................................................................  15. Методы создания нового исходного материала ............................  15.1. Внутривидовая гибридизация ................................................................................  15.1.1. Закономерности формообразовательного процесса. Комбинационная и трансгрессивная селекция .............................................................................  15.1.2. Принципы подбора родительских пар для скрещивания .............................  15.1.3. Типы скрещиваний ...........................................................................................  15.1.4. Методика и техника скрещиваний у самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся культур .....................................................................................  15.1.5. Методы работы с гибридными поколениями в зависимости от способов опыления и размножения растений ................................................................  15.2. Отдаленная гибридизация ......................................................................................  15.3. Экспериментальный мутагенез ..............................................................................  15.4. Полиплоидия ............................................................................................................  15.5. Инбридинг и гетерозис ............................................................................................  15.6. Биотехнологические методы и генетическая инженерия ....................................  16. Методы оценки селекционного материала в зависимости от направлений селекции ..............................................................................  16.1. Значение и классификация методов оценки селекционного материала ............  16.2. Оценка селекционного материала в обычных условиях и на провокацион-ных фонах .................................................................................................................  16.3. Оценка селекционного материала по прямым и косвенным признакам ...........  17. Методы отбора ........................................................................................................  17.1. Классификация методов отбора и их сущность ...................................................  17.2. Массовый отбор, схема и техника его использования .........................................  17.3. Индивидуальный отбор, схема и техника его использования при работе с самоопылителями .................................................................................................  17.4. Особенности применения методов отбора в зависимости от способов опыления и размножения растений .......................................................................  18. Организация и техника селекционного процесса .........................  18.1. Типичность и точность опыта. Принцип единственного различия ....................  18.2. Организация и техника закладки селекционных опытов ....................................  18.3. Схемы селекционного процесса .............................................................................  18.4. Методы ускорения селекционного процесса ........................................................  19. Государственное сортоиспытание ..........................................................  19.1. Задачи, методика и техника государственного сортоиспытания ........................  19.2. Виды испытаний ......................................................................................................  19.3. Порядок передачи сортов и гибридов в государственное сортоиспытание ......  19.4. Государственный реестр сортов.............................................................................  20. Реализация достижений селекции через систему семеноводства ......................................................................................................  20.1. Семеноводство как отрасль сельскохозяйственного производства ....................  20.2. Понятие об оригинальных, элитных и репродукционных семенах ....................  20.3. Ухудшение сортов в процессе производственного использования и меры по его предупреждению ..........................................................................................  20.4. Сортосмена и сортообновление .............................................................................  КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ ...................................................................................  ЛИТЕРАТУРА ...................................................................................................................... | 3  4  4  4  4  7  8  9  9  10  12  14  16  16  19  22  23  26  26  27  31  34  38  38  39  43  44  45  45  46  49  51  53  55  55  56  57  59  62  62  64  67  68  71  72  72  73  76  77  80  82  87  88  88  90  91  94  96  97  97  100  102  104  105  105  106  109  111  113  113  113  115  115  117  121  125  125  127  128  130  133  134  134  134  135  137  140  141  141  144  146  147  149  151  151  155  156  158  158  160  161  164  168  168  169  174  177  178  178  180  183  184  185  185  188  189  191  194  206 |

Учебное издание

**Витко** Галина Ивановна

**Равков** Евгений Викторович

**Таранухо** Григорий Иванович

**Петрова** Надежда Николаевна

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Курс лекций

Редактор *Е. В. Ширалиева*

Технический редактор *Н. Л. Якубовская*

Подписано в печать 30.06.2015. Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная.

Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 12,32. Уч.-изд. л. 11,34.

Тираж 75 экз. Заказ .

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».

Свидетельство о ГРИИРПИ № 1/52 от 09.10.2013.

Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».

Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.