

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

**Учебно-методическое пособие по практическим занятиям
для студентов специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство»
очной и заочной форм обучения**

Минск 2012

УДК 630*165(076.5)(075.8)

ББК 43.4я73

Г34

Рассмотрены и рекомендованы к изданию редакционно-издательским советом университета.

Составители:

Л. Ф. Поплавская, П. В. Тупик, С. В. Ребко

Рецензенты:

кандидат биологических наук,

доцент кафедры генетики биологического факультета

Белорусского государственного университета

Е. А. Храмцова;

заведующий сектором воспроизводства леса и лесомелиорации

Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь

М. В. Герасименко

Генетика и селекция : учеб.-метод. пособие по практическим занятиям для студентов специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство» очной и заочной форм обучения / сост. : Л. Ф. Поплавская, П. В. Тупик, С. В. Ребко. – Минск : БГТУ, 2012. – 66 с.

В учебно-методическом пособии рассмотрены учение о наследственности Г. Менделя, закономерности наследования и хромосомная теория наследственности, генетика популяций, основные направления лесного семеноводства страны. Приведены примеры решения задач на моногибридное, дигибридное и полигибридное скрещивание, на сцепленное наследование и взаимодействие генов, по генетике популяций, а также по формированию постоянных лесосеменных участков.

УДК 630*165(076.5)(075.8)

ББК 43.4я73

© УО «Белорусский государственный
технологический университет», 2012

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аллели – формы состояния одного и того же гена, находящиеся в гомологичных (парных) участках (локусах) гомологичных хромосом и контролируемые альтернативные (противоположные) признаки.

Взаимодействие генов – взаимное действие генов независимо от того, являются эти гены аллельными или неаллельными.

Гамета – половая клетка.

Ген – участок хромосомы, способный к редупликации и изменению, контролирующей развитие определенного признака.

Геном – гаплоидный набор хромосом.

Генотип – сумма всех генов организма; генетическая структура индивидуума.

Генофонд – совокупность всех генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

Гетерозис – увеличение размеров и мощности гибридов по сравнению с родительскими формами.

Гибрид – особь, полученная в результате скрещивания между генетически различающимися родительскими типами.

Группа сцепления – совокупность всех генов, которые локализованы в одной хромосоме, вследствие чего наследуются совместно или сцеплено.

Дигибрид – гибрид, гетерозиготный по двум парам аллелей.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – материальный носитель наследственности.

Доминирование – явление, при котором один из аллелей гетерозиготы (доминантный аллель) оказывает более сильное влияние на соответствующий признак особи, чем другой аллель (рецессивный).

Локус – место в хромосоме, где расположен ген.

Панмиксия – случайное скрещивание без отбора в популяции.

Полусибсы – особи, происходящие от одной матери и разных отцов и наоборот.

Сибсы – потомки одних и тех же родителей, происходящие из одной или разных зигот.

Соматические гибриды – продукт слияния неполовых клеток.

Соматический – относящийся к клеткам тела.

Фенотип – сумма свойств (внешних и внутренних) какой-либо особи на определенной стадии развития.

Хромосомы – самовоспроизводящиеся элементы клеточного ядра, окрашивающиеся основными красителями и несущие генетическую информацию [1].

ВВЕДЕНИЕ

Генетика (от греч. *genesis* – происхождение) – наука о закономерностях наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими. В наши дни генетика стала одним из важнейших разделов биологии. Благодаря ей получены соматические и трансгенные гибриды, создана карта генома человека, проведены работы по клонированию животных организмов и многое другое. Одно из направлений генетики – исследование лесных древесных пород, благодаря которому ведутся работы по изучению формового разнообразия древесных пород, генотипической и генетической структуры лесных популяций, явления гетерозиса при гибридизации и др. [1].

Генетика является теоретической основой **селекции** (от лат. *selectio* – выбор, отбор) – науки о методах создания сортов и гибридов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. **Селекцией** также еще называют отрасль производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов растений, животных.

Н. И. Вавилов называл селекцию наукой об эволюции растений и животных, управляемой человеком. Он выделил следующие теоретические разделы селекции: учение об основных направлениях селекционной работы; учение об исходном материале (его разнообразии, изменчивости, происхождении и т. п.); учение о наследственной изменчивости; учение о роли среды в выявлении сортовых признаков и свойств; теория гибридизации; теория селекционного процесса; частная селекция отдельных видов и культур [2].

Лесная селекция разрабатывает пути и методы получения новых, более ценных и продуктивных сортов деревьев и кустарников, способствуя в настоящее время повышению уровня лесокультурного дела и продуктивности лесов при проведении различных лесоводственных мероприятий. Основной задачей лесной селекции можно назвать улучшение качества и повышение продуктивности лесов путем управления наследственностью и изменчивостью древесных растений. Данная наука тесно связана с лесным семеноводством, конечной целью которого является перевод лесовосстановления на генетико-селекционную основу и создание высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений.

1. УЧЕНИЕ О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ Г. МЕНДЕЛЯ

В широком смысле слова *наследственность* – это свойство организма воспроизводить себе подобных. В более узком понимании *наследственность* – это свойство генов направлять по определенному типу построение специфической белковой молекулы, развитие признака и план строения организма. Благодаря наследственности каждый вид животных и растений в ряду сменяющих друг друга поколений сохраняет не только характерные для него признаки, но и особенности развития.

Кроме наследственности в генетике различают также понятие *наследования*, под которым подразумевают наличие процесса передачи генетической информации от одного поколения к другому, и понятие *наследуемости*, т. е. генетической обусловленности изменчивости признака для группы организмов.

Материальной основой наследственности, связывающей поколения, являются хромосомы, содержащие элементарные частицы – гены, которые несут в себе не признаки и свойства будущих организмов, а лишь задатки, дающие возможность развития этих признаков и свойств.

Одним из ученых, занимавшихся характером наследования признаков, отличающих родителей друг от друга, являлся Г. Мендель. Проведенные им исследования позволили выявить ряд закономерностей, имеющих большое значение для генетики [1].

1.1. Моногибридное скрещивание

Основным методом генетики является *гибридологический*, представляющий собой систему скрещиваний, дающую возможность проследить закономерности наследования и изменения признаков в ряду поколений. В генетических исследованиях используют различные типы скрещиваний. *Моногибридным* называют такое, при котором анализируется наследование одной пары альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

Проведя анализ скрещивания гомозиготных растений гороха с желтыми и зелеными семенами, Мендель пришел к выводу, что у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй – не развивается, как бы исчезает (рис. 1, 1). Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал *доминантным*, а подавляемый – *рецессивным*. Само же явление преобладания у гибридов признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием*.

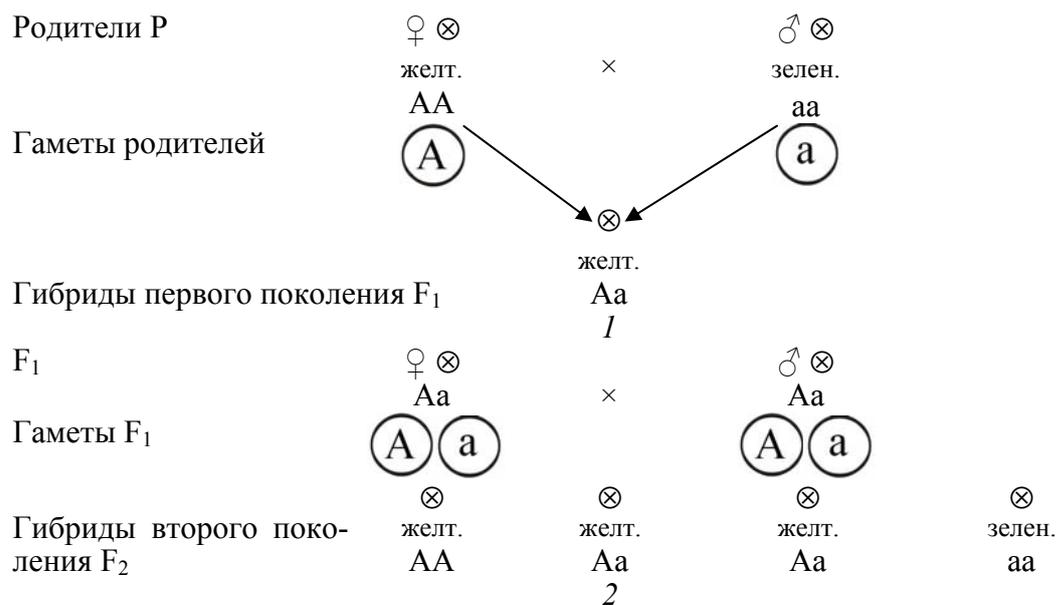


Рис. 1. Моногибридное скрещивание растений гороха с желтыми и зелеными семенами:
1 – первое поколение; 2 – второе поколение

При составлении подобных схем или решении задач символом P обозначаются родительские особи, символом F_n – гибриды n-го поколения. Доминантные аллели обозначаются большими буквами русского алфавита, рецессивные – маленькими. Организмы, имеющие одинаковые аллели одного гена, называются *гомозиготными*. Они могут быть гомозиготными по доминантным (AA) или по рецессивным (aa) генам. Организмы, имеющие разные аллели одного гена, называются *гетерозиготными* (Aa).

Позже выявленная закономерность была названа законом единообразия гибридов первого поколения, или первым законом Менделя.

Первый закон Менделя: при моногибридном скрещивании гомозиготных организмов, имеющих разные фенотипические проявления альтернативных признаков, гибриды первого поколения F₁ единообразны по генотипу и фенотипу.

Второй закон наследственности был сформулирован Менделем при изучении гибридов, полученных от скрещивания между собой потомков первого поколения (рис. 1, 2).

Анализ результатов скрещивания позволяет сделать ряд *выводов*:

1) единообразие гибридов во втором поколении не наблюдается – часть гибридов несет один (доминантный), часть – другой (рецессивный) признак из альтернативной пары;

2) количество гибридов, несущих доминантный признак, приблизительно в 3 раза больше, чем гибридов, несущих рецессивный при-

знак. Это соотношение наблюдается как по каждой отдельно взятой паре, так и по всей совокупности растений;

3) рецессивный признак не исчезает, а лишь подавляется и проявляется во втором гибридном поколении;

4) наследуются не сами признаки, а наследственные задатки или факторы (в современной терминологии – гены), их определяющие.

Явление, при котором часть гибридов второго поколения несет доминантный признак, а часть – рецессивный, называют **расщеплением**. Причем наблюдающееся у гибридов расщепление неслучайное, оно подчиняется определенным количественным закономерностям.

Второй закон Г. Менделя: при моногибридном скрещивании гетерозиготных организмов в потомстве наблюдается расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1, по генотипу 1 : 2 : 1.

Для объяснения явления доминирования и расщепления гибридов второго поколения Бэтсоном была предложена гипотеза чистоты гамет. Он предположил, что развитие признака определяется соответствующим ему наследственным фактором. Один наследственный фактор гибриды получают от отца, другой – от матери. У гибридов F₁ проявляется лишь один из факторов – доминантный. Однако среди гибридов F₂ появляются особи с признаками исходных родительских форм. Это значит:

– у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде;

– половые клетки содержат только один наследственный фактор.

Каждый организм один задаток (ген) получает от материнского организма, а другой – от отцовского, следовательно, они являются парами. Каждый ген пары называют **аллелем**. Например, желтая и зеленая окраска семян гороха являются двумя аллелями (соответственно доминантным и рецессивным аллелем) одного гена.

В настоящее время известно, что существуют гены, имеющие не два, а большее количество аллелей. Наличие у гена большого количества аллелей называют **множественным аллелизмом**. Он является следствием возникновения нескольких мутаций одного и того же гена.

Цитологическими основами явлений доминирования и расщепления признаков, наблюдаемых Менделем, являются парность хромосом, расхождение их во время мейоза и объединение во время оплодотворения [3, 4].

Пример решения задачи

У гороха желтая окраска семян доминантна по отношению к зеленой. От скрещивания гомозиготных желтосеменного и зеленосе-

менного растений получено 158 семян в первом поколении и 3256 семян во втором поколении.

1. Сколько семян в F_1 гомозиготны?
2. Сколько разных генотипов имеют семена в F_1 ?
3. Сколько разных фенотипов имеют семена в F_2 ?
4. Сколько семян F_2 могут быть гомозиготными?
5. Сколько зеленых семян может быть в F_2 ?

Дано:

A – желтая окраска;

a – зеленая окраска;

P – ♀ AA × ♂ aa;
желт. зелен.

F_1 – 158 семян;

F_2 – 3256 семян.

1. Сколько семян F_1 гомозиготны?
2. Сколько разных генотипов имеют семена в F_1 ?
3. Сколько разных фенотипов имеют семена в F_2 ?
4. Сколько семян F_2 могут быть гомозиготными?
5. Сколько зеленых семян может быть в F_2 ?

Решение:

1. Записываем схему скрещивания. По условию скрещиваемые растения гомозиготны, значит генотип желто-семенного растения AA, зеленосеменного aa.

P ♀ AA × ♂ aa
 желт. зелен.

2. Определяем типы гамет скрещиваемых особей.

P ♀ AA × ♂ aa
 желт. зелен.

Типы гамет ♂ A ♂ a

3. Определяем генотипы и фенотипы потомков F_1 . Для этого удобно использовать решетку Пеннета, которая представляет собой таблицу, где записываются гаметы материнской и отцовской особей, а в соответствующих ячейках – генотипы получаемых потомков.

P ♀ AA × ♂ aa
 желт. зелен.

♀	♂	A
a		Aa

Aa – желтые семена 100%.

4. Записываем скрещивание потомков F_1 .

P ♀ Aa × ♂ Aa
 желт. желт.

5. Определяем типы гамет. Потомки F_1 гетерозиготны, поэтому они образуют по два типа гамет.

Р $\text{♀ Aa} \times \text{♂ Aa}$
 желт. желт.
 Типы гамет $\text{A} \text{ a} \text{ A} \text{ a}$

6. Получаем потомков F_2 , используя решетку Пеннета.

Р $\text{♀ Aa} \times \text{♂ Aa}$
 желт. желт.
 F_2

$\text{♀} \backslash \text{♂}$	A	a
A	AA желт.	Aa желт.
a	Aa желт.	aa зелен.

7. Проводим анализ скрещивания. В F_2 произошло расщепление: по генотипу 1 (AA) : 2 (Aa) : 1 (aa); по фенотипу 3/4 (желтосеменные растения) : 1/4 (зеленосеменные растения).

8. Ответы.

1. Количество гомозиготных семян в F_1 – 0.
2. Количество генотипов в F_1 – 1.
3. В F_2 количество разных фенотипов – 2.
4. В F_2 количество гомозиготных семян – $1/2 \cdot 3256 = 1628$ шт.
5. Количество зеленых семян в F_2 – $1/4 \cdot 3256 = 814$ шт.

1.2. Дигибридное скрещивание

Дигибридным называют скрещивание, при котором анализируется наследование двух пар альтернативных признаков.

Скрещивая гомозиготное растение с желтыми и гладкими семенами (доминантные признаки) с гомозиготным растением с зелеными и морщинистыми семенами (рецессивные признаки), Мендель получил единообразное гибридное поколение F_1 с желтыми и гладкими семенами.

Анализируя полученное потомство в F_2 , Мендель обратил внимание на то, что, наряду с сочетаниями признаков исходных сортов (желтые гладкие и зеленые морщинистые семена), при дигибридном скрещивании появляются и новые сочетания признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена), причем расщепление по каждому отдельно взятому признаку соответствовало расщеплению при моногибридном скрещивании. Зависит ли расщепление одной пары признаков (гладкие и морщинистые семена) от расщепления другой (желтая окраска семян и зеленая), или эти пары тесно связаны между собой?

Потомки F_1 дигетерозиготны, поэтому образуют по четыре типа гамет.



6. Получаем потомков F_2 , используя решетку Пеннета.

$\text{♀} \backslash \text{♂}$	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB желт. гладк.	AABb желт. гладк.	AaBB желт. гладк.	AaBb желт. гладк.
Ab	AABb желт. гладк.	AAbb желт. морщинист.	AaBb желт. гладк.	Aabb желт. морщинист.
aB	AaBB желт. гладк.	AaBb желт. гладк.	aaBB зелен. гладк.	aaBb зелен. гладк.
ab	AaBb желт. гладк.	Aabb желт. морщинист.	aaBb зелен. гладк.	aabb зелен. морщинист.

7. Проводим анализ скрещивания.

В F_2 произошло расщепление: по генотипу 1 (AABB) : 2 (AABb) : 1 (Aabb) : 2 (AaBB) : 4 (AaBb) : 2 (Aabb) : 1 (aaBB) : 2 (aaBb) : 1 (aabb); по фенотипу 9 (желтые гладкие) : 3 (желтые морщинистые) : 3 (зеленые гладкие) : 1 (зеленые морщинистые).

8. Ответы.

1. Количество разных генотипов в F_1 – 1.
2. Количество типов гамет растений F_1 – 4.
3. Количество желтых гладких семян – $9/16 \cdot 1717 = 966$ шт.
4. Количество зеленых гладких семян F_2 – $3/16 \cdot 1717 = 322$ шт.
5. Количество фенотипов в F_2 – 4.

1.3. Полигибридное скрещивание

Полигибридным называется скрещивание организмов, отличающихся друг от друга по трем и более альтернативным признакам.

Задачи на полигибридное скрещивание решаются так же, как и на дигибридное, но при этом следует учитывать:

- гены, локализованные в разных парах гомологичных хромосом, наследуются независимо друг от друга;
- количество типов гамет можно вычислить по формуле

$$N = 2^n, \quad (1)$$

где N – количество типов гамет, шт.; n – число генов, находящихся в гетерозиготном состоянии.

Пример решения задачи

У морских свинок всклокоченная шерсть A доминирует над гладкой a , черная окраска B – над белой b , а длинная шерсть C – над короткой c . Какое потомство можно получить от скрещивания ♀ $AABbcc$ × ♂ $Aabbcc$?

Дано:

A – всклокоченная шерсть;
 a – гладкая шерсть;
 B – черная окраска;
 b – белая окраска;
 C – длинная шерсть;
 c – короткая шерсть;
 P – ♀ $AABbcc$ × ♂ $Aabbcc$.
 вскл. черн. коротк. вскл. бел. коротк.

F_1 ?

Решение:

1. Записываем схему скрещивания.
 P ♀ $AABbcc$ × ♂ $Aabbcc$
 вскл. черн. коротк. вскл. бел. коротк.
2. Определяем число типов гамет скрещиваемых особей. Число типов гамет устанавливаем по формуле (1). У скрещиваемых организмов один ген находится в гетерозиготном состоянии, следовательно $2^1 = 2$, т. е. каждый организм образует 2 типа гамет.

3. Определяем типы гамет скрещиваемых особей.

P $AABbcc$ × ♂ $Aabbcc$

Типы гамет (ABc) (Abc) (Abc) (abc)

4. Получаем потомков F_1 , используя решетку Пеннета.

♂ \ ♀	♀	ABc	Abc
Abc		$AABbcc$ вскл. черн. коротк.	$AAbbcc$ вскл. бел. коротк.
abc		$AaBbcc$ вскл. черн. коротк.	$Aabbcc$ вскл. бел. коротк.

5. Анализируем потомство F_1 .
6. Ответ: в потомстве произошло расщепление по генотипу 1 ($AABbcc$) : 1 ($AaBbcc$) : 1 ($AAbbcc$) : 1 ($Aabbcc$); по фенотипу черный всклокоченный короткошерстный и белый всклокоченный короткошерстный в соотношении 1 : 1.

2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

2.1. Сцепленное наследование

Каждый организм имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, одна хромосома несет не один, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков.

Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Т. Морган.

Явление совместного наследования признаков называют **сцепленным наследованием**. Материальная основа сцепления генов – хромосомы. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления. Количество таких групп равно гаплоидному набору хромосом. Следовательно, сцепленное наследование – это явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме.

Различают два варианта локализации доминантных и рецессивных аллелей генов, относящихся к одной группе: 1) **цис-положение**, при котором доминантные аллели находятся в одной из пар гомологичных хромосом, а рецессивные – в другой; 2) **транс-положение**, при котором доминантные и рецессивные аллели гена находятся в разных гомологичных хромосомах (рис. 3).

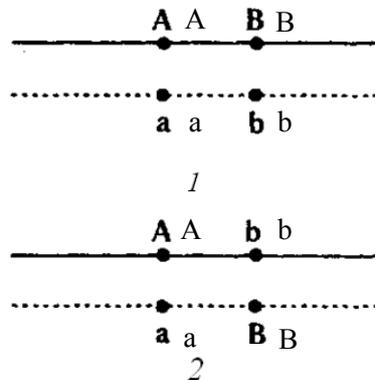


Рис. 3. Расположение аллелей гена в хромосомах:
1 – цис-положение; 2 – транс-положение

Гены в хромосомах имеют разную силу сцепления. Сцепление может быть: а) **полным**, если гены, относящиеся к одной группе сцепления, всегда наследуются вместе; б) **неполным**, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, возможна рекомбинация.

Сцепление генов может нарушаться в процессе **кроссинговера** (явления обмена участками гомологичных хромосом), что приводит к образованию рекомбинантов.

В зависимости от особенностей образования гамет различают:

- **кроссоверные гаметы**, т. е. претерпевшие кроссинговер;
- **некроссоверные гаметы**, т. е. гаметы, образованные без кроссинговера (рис. 4).

Кроссинговер может быть одинарным, двойным, тройным, множественным.

При сцепленном наследовании признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, соотношение фенотипических классов потомства, полученного от скрещивания, часто отличается от классического менделевского. Это связано с тем, что часть гамет родительских особей является кроссоверной, а часть – некроссоверной.

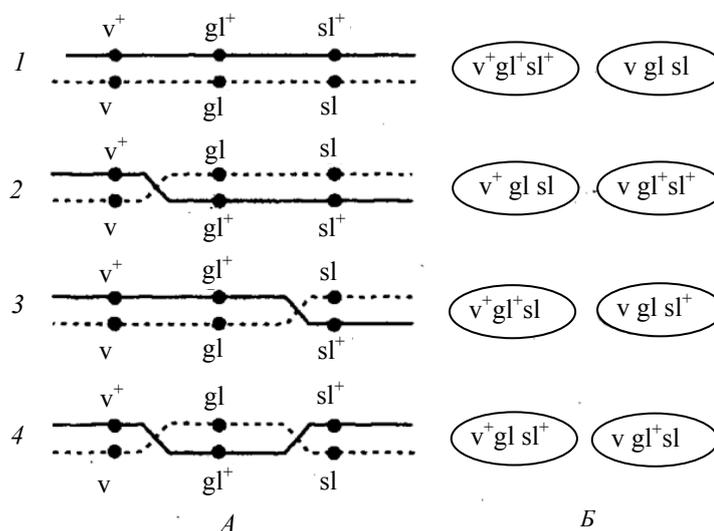


Рис. 4. Рекомбинация сцепленных генов. А. Хромосомы: 1 – некроссоверные; 2, 3 – одинарный кроссинговер между генами v и gl, gl и sl соответственно; 4 – двойной кроссинговер. Б. Гаметы: 1 – некроссоверные; 2, 3, 4 – кроссоверные

Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от расстояния, на котором они расположены в хромосоме: чем дальше друг от друга, тем выше вероятность перекреста. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1 сантиморган (сМ), который соответствует 1% кроссинговера. Его величина зависит от силы сцепления между генами и соответствует проценту **рекомбинантных особей** (особей, образованных с участием кроссоверных гамет) от

общего числа потомков, полученных при скрещивании. В честь Т. Моргана единица расстояния между генами названа *морганидой*.

Процент кроссинговера между генами вычисляют по формуле

$$x = \frac{(a + b)}{n \cdot 100}, \%, \quad (2)$$

где x – процент кроссинговера; a – число кроссоверных особей одного класса, шт.; b – число кроссоверных особей другого класса, шт.; n – общее число особей, полученных от анализируемого скрещивания, шт.

Величина кроссинговера не превышает 50%, если же она выше, то наблюдается свободное комбинирование между аллелями, не отличающееся от независимого наследования.

Согласно хромосомной теории наследственности, гены в хромосомах располагаются линейно. *Генетическая карта хромосомы* – схематическое изображение относительного положения генов, входящих в одну группу сцепления [3].

О положении гена в группе сцепления судят по проценту кроссинговера (количеству кроссоверных особей): чем больше процент, тем дальше будут расположены анализируемые гены.

Если известны величины частот кроссинговера, то расстояние между генами равно либо сумме, либо разности этих величин. Например, гены в хромосоме расположены в следующем порядке: АВС. Расстояние между генами А и С: $A/C = A/B + B/C$, а расстояние между генами А и В: $A/B = A/C - B/C$.

Если между генами происходит одинарный кроссинговер и известно количество кроссоверных особей, то расстояние между генами можно вычислить по формуле (2).

Если известно расстояние между генами, то количество кроссоверных (некроссоверных) гамет определенного типа можно вычислить по формуле

$$n = \frac{\% \text{ кроссинговера}}{2}, \quad (3)$$

где n – количество кроссоверных (некроссоверных) гамет определенного типа [5].

Пример решения задачи

Какое количество некроссоверных гамет будет образовываться у растения гороха, если гены, определяющие цвет и форму горошин, локализованы в одной хромосоме, а расстояние между ними составляет 7% кроссинговера.

Дано:	Решение:
$A/C - 7\%$ кроссинговера n (некрссоверных)?	<p>1. Поскольку между генами происходит кроссинговер, то у растения будет образовываться 4 типа гамет (2 типа некрссоверных и 2 типа кроссоверных гамет).</p> <p>2. Известно, что количество кроссоверных гамет равно расстоянию между генами (% кроссинговера). Следовательно, общее количество некрссоверных гамет будет равно</p> $100 - 7 = 93\%.$ <p>3. Количество некрссоверных гамет каждого типа можно определить по формуле (3):</p> $n = \frac{93}{2} = 46,5\%.$ <p>4. Ответ: общее количество некрссоверных гамет – 93%; количество некрссоверных гамет каждого типа – 46,5%.</p>

2.2. Взаимодействие генов

Взаимоотношение между генами и признаками часто носит сложный характер: а) один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков; б) один и тот же признак может развиваться под влиянием многих генов.

Как правило, взаимодействие генов имеет биохимическую природу, то есть основано на совместном действии белков, синтез которых контролируется определенными генами. Взаимодействовать друг с другом могут как аллельные, так и неаллельные гены.

2.2.1. Взаимодействие аллельных генов. *Аллельные гены* – гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и ответственные за один и тот же признак. Различают следующие *типы взаимодействия аллельных генов*:

1) **полное доминирование** – это вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот не отличается от фенотипа гомозигот по доминанте, то есть в фенотипе гетерозигот присутствует продукт доминантного гена;

2) **неполное (промежуточное) доминирование** – взаимодействие, при котором фенотип гетерозигот отличается от фенотипа гомозигот как по доминантному, так и по рецессивному признаку, и имеет среднее (промежуточное) значение между ними. При неполном

доминировании расщепление по генотипу соответствует расщеплению по фенотипу. Например, при скрещивании красноплодного и белоплодного сортов земляники все первое поколение гибридов получается розовоплодным (рис. 5).

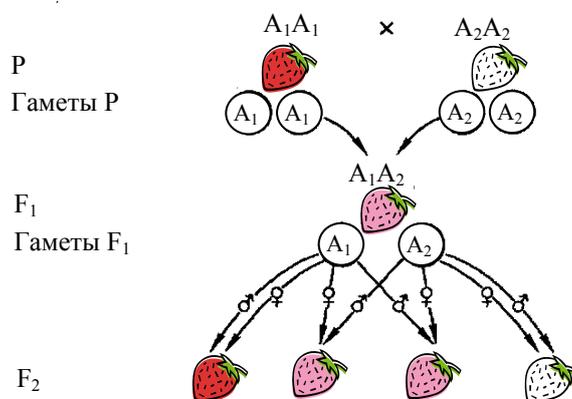


Рис. 5. Наследование окраски плода у земляники при явлении неполного доминирования

Так как ни один из аллелей гена не является ни доминантным, ни рецессивным, их лучше обозначать одинаковой буквой, но с разными индексами (например, A_1 – красная окраска плода, A_2 – белая окраска плода);

3) **кодоминирование** – взаимодействие аллельных генов, при котором у гетерозигот в фенотипе присутствует продукт обоих генов. Примером кодоминирования является наследование у человека IV группы крови систем АВО. Группа крови контролируется серией множественных аллелей одного гена: i^0 , I^A и I^B . Три аллеля формируют шесть генотипов: i^0i^0 – первая, I^AI^A или I^AI^0 – вторая, I^BI^B или I^BI^0 – третья, I^AI^B – четвертая группа крови.

Пример решения задачи

От скрещивания гомозиготных усатого растения земляники с красными ягодами с безусым, имеющим белые ягоды, в F₁ все растения усатые с розовыми ягодами. В F₂ произошло расщепление: 16 растений усатых красноплодных, 5 безусых красноплодных, 32 усатых розовоплодных, 11 безусых розовоплодных, 14 усатых белоплодных и 4 безусых белоплодных. Необходимо определить:

- 1) характер наследования окраски ягод и усатости;
- 2) генотипы всех фенотипических групп F₂.

При решении задач подобного типа сначала необходимо определить характер наследования признаков, затем ввести обозначение генов и только потом сделать запись условия задачи и ее решения.

1. Определяем характер наследования признаков: в F₁ все растения единообразны – усатые с розовыми плодами. Потомство F₁ имеет признак, отличный от признаков родительских форм. Следовательно, наличие усов наследуется по типу полного доминирования, а окраска ягод – промежуточного. Проверим правильность решения по расщеплению гибридов второго поколения. Проанализируем наследование каждого признака по отдельности. В F₂ 62 усатых растения и 20 безусых, что соответствует расщеплению в соотношении 3 : 1. Имеется 21 красноплодное растение, 43 розовоплодных, 18 белоплодных, что соответствует расщеплению в соотношении 1 : 2 : 1. Это доказывает правильность рассуждений о характере наследования признаков.

2. Вводим обозначение генов: А – наличие усов; а – отсутствие усов; В₁ – красная окраска ягод; В₂ – белая окраска ягод; В₁В₂ – розовая окраска ягод.

3. Делаем запись условия задачи и ее решения.

Дано:	Решение:
<p>А – наличие усов; а – отсутствие усов; В₁ – красная окраска ягод; В₂ – белая окраска ягод; В₁В₂ – розовая окраска ягод; F₁ – усатые с розовыми ягодами; F₂ – 16 усатых красноплодных, 5 безусых красноплодных, 32 усатых розовоплодных, 11 безусых розовоплодных, 14 усатых белоплодных, 4 безусых белоплодных.</p>	<p>1. Записываем схему скрещивания. По условию задачи растения гомозиготны. P ♀ ААВ₁В₁ × ♂ ааВ₂В₂ усат. крас. безус. бел.</p> <p>2. Определяем типы гамет скрещиваемых особей. P ♀ ААВ₁В₁ × ♂ ааВ₂В₂ усат. крас. безус. бел.</p> <p>Типы гамет AB_1 aB_2</p> <p>3. Определяем генотипы и фенотипы потомков F₁. F₁ АаВ₁В₂ 100%. усат. розов.</p>

4. Записываем схему скрещивания потомков F₁.

P ♀ АаВ₁В₂ × ♂ АаВ₁В₂

5. Определяем типы гамет. Потомки F₁ дигетерозиготны, поэтому они образуют по четыре типа гамет.

P ♀ АаВ₁В₂ × ♂ АаВ₁В₂
 усат. розов. усат. розов.

Типы гамет AB_1 AB_2 AB_1 AB_2
 aB_1 aB_2 aB_1 aB_2

6. Получаем потомков F_2 , используя решетку Пеннета.

♂ \ ♀	AB_1	AB_2	aB_1	aB_2
AB_1	$AA B_1 B_1$ усат. красн.	$AA B_1 B_2$ усат. розов.	$Aa B_1 B_1$ усат. красн.	$Aa B_1 B_2$ усат. розов.
AB_2	$AA B_1 B_2$ усат. розов.	$AA B_2 B_2$ усат. бел.	$Aa B_1 B_2$ усат. розов.	$Aa B_2 B_2$ усат. бел.
aB_1	$Aa B_1 B_1$ усат. красн.	$Aa B_1 B_2$ усат. розов.	$aa B_1 B_1$ безус. красн.	$aa B_1 B_2$ безус. розов.
aB_2	$Aa B_1 B_2$ усат. розов.	$Aa B_2 B_2$ усат. бел.	$aa B_1 B_2$ безус. розов.	$aa B_2 B_2$ безус. бел.

7. Проводим анализ скрещивания. В F_2 генотип усатых красноплодных растений $A_B_1B_1$ (запись $A_$ означает, что вместо прочерка может находиться либо доминантный A , либо рецессивный a аллели), усатых розовоплодных $A_B_1B_2$, усатых белоплодных $A_B_2B_2$, безусых красноплодных aaB_1B_1 , безусых розовоплодных aaB_1B_2 , безусых белоплодных aaB_2B_2 .

8. Ответы.

1. Наличие усов наследуется по типу полного доминирования, окраска ягод – промежуточного доминирования.

2. Генотипы F_2 : усатые красноплодные $AA B_1 B_1$, $Aa B_1 B_1$; усатые розовоплодные $AA B_1 B_2$, $Aa B_1 B_2$; усатые белоплодные $AA B_2 B_2$, $Aa B_2 B_2$; безусые красноплодные $aa B_1 B_1$; безусые розовоплодные $aa B_1 B_2$; безусые белоплодные $aa B_2 B_2$.

2.2.2. Взаимодействие неаллельных генов. Неаллельные гены – гены, локализованные в различных локусах гомологичных хромосом и ответственные за один и тот же признак.

1. **Комплементарность** – форма взаимодействия неаллельных генов, при котором одновременное действие нескольких доминантных генов дает новый признак. Особенности расщепления потомства от скрещивания при комплементарном взаимодействии зависят от того, имеют ли эти гены самостоятельное фенотипическое проявление:

а) $9 : 3 : 3 : 1$ – каждый доминантный ген имеет самостоятельное фенотипическое проявление, сочетание в генотипе двух этих генов обуславливает развитие нового фенотипического проявления, а их отсутствие не дает развития признака. Например, ген A обуславливает развитие голубой окраски оперения волнистых попугайчиков, ген B – желтой, попугайчики с генотипом $A_B_$ имеют зеленую окраску, а с генотипом $aabb$ – белую;

б) 9 : 7 – доминантные и рецессивные аллели комплементарных генов не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Например, пурпурная окраска венчика цветка у душистого горошка развивается только при совместном сочетании в генотипе доминантных генов $A_$ и $B_$, во всех остальных случаях окраска отсутствует и венчик оказывается белым (рис. 6);

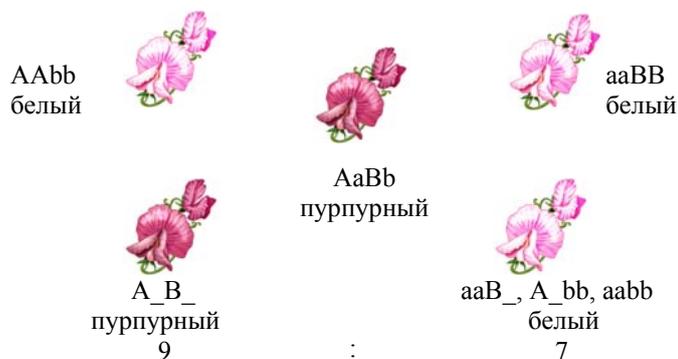


Рис. 6. Наследование окраски венчика цветка душистого горошка при комплементарном взаимодействии генов

в) 9 : 3 : 4 – доминантные и рецессивные аллели комплементарных генов имеют самостоятельное фенотипическое проявление. Например, окраска у кроликов определяется двумя комплементарными генами: A – наличие окраски, a – отсутствие, B – черная окраска, b – голубая;

г) 9 : 6 : 1 – сочетание доминантных аллелей комплементарных генов обеспечивает формирование одного признака, сочетание рецессивных аллелей этих генов – другого, а наличие в генотипе только одного из доминантных генов – третьего. Например, тыквы с генотипом $A_B_$ имеют дисковидную форму плода, с генотипом $aabb$ – удлиненную, а с генотипами A_bb и $aaB_$ – сферическую.

2. Эпистаз. *Эпистатичное* – такое взаимодействие неаллельных генов, при котором один из них подавляет действие другого. Ген, подавляющий действие другого неаллельного, называется *супрессором*, или *ингибитором*, и обозначается буквами I или S . Подавляемый ген – *гипостатичный*. Эпистаз может быть доминантным и рецессивным. *Доминантным эпистазом* называют подавление действия гена доминантным аллелем другого гена. Расщепление потомков F_2 при доминантном эпистазе может быть различным:

а) 13 : 3 – расщепление наблюдается в том случае, если эпистатичный ген не имеет своего фенотипического проявления, а лишь

подавляет действие другого. Например, у некоторых пород кур наличие доминантного эпистатического гена подавляет развитие окраски оперения, при его отсутствии куры окрашены (рис. 7);

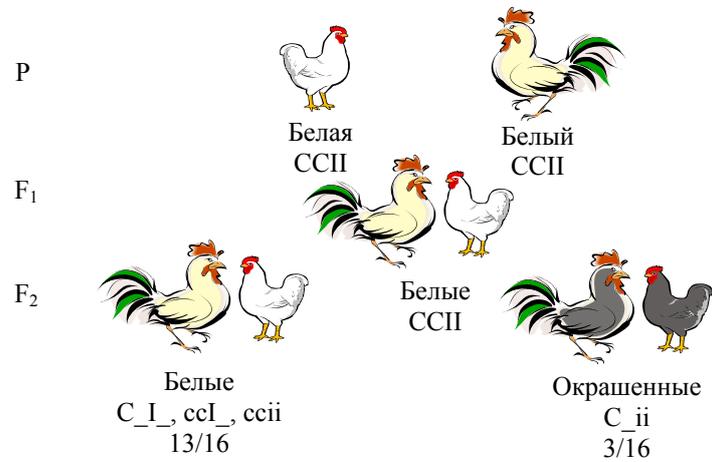


Рис. 7. Наследование окраски оперения при эпистатическом взаимодействии генов

б) 12 : 3 : 1 – расщепление, наблюдающееся в том случае, если гомозиготная по рецессивным признакам особь имеет особый фенотип. Например, в потомстве от скрещивания двух дигетерозиготных собак щенки с генотипом I_aa имеют белую окраску, с генотипом $iiA_$ – черную, а с генотипом $ii aa$ – коричневую.

Рецессивным эпистазом называют такое взаимодействие неаллельных генов, при котором рецессивный аллель эпистатического гена в гомозиготном состоянии подавляет действие другого гена. При одностороннем рецессивном эпистазе рецессивный аллель одного гена подавляет действие другого (aa подавляет $B_$). При двойном рецессивном эпистазе рецессивный аллель каждого гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного аллеля другого (aa подавляет $B_$, bb подавляет $A_$). При рецессивном эпистазе в потомстве может наблюдаться расщепление 9 : 3 : 4 или 9 : 7. 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.

3. Полимерия. **Полимерным** называют взаимодействие неаллельных генов, однозначно влияющих на развитие одного и того же признака. Такие гены называются **полимерными**, или **множественными**, и обозначаются одинаковыми буквами с соответствующим индексом

(например A_1 , A_2). Как правило, полимерные гены контролируют количественные признаки: высота растений, масса животных, длина волокон у льна, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы и т. д. (рис. 8).

Полимерия может быть кумулятивной (аддитивной, суммирующей) и некумулятивной.



Рис. 8. Наследование окраски зерновки пшеницы при полимерном взаимодействии генов

При кумулятивной полимерии степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей соответствующих полимерных генов, содержащихся в генотипе особи. Например, чем больше доминантных аллелей генов, отвечающих за цвет кожи, содержится в генотипе человека, тем его кожа темнее.

При некумулятивной полимерии степень развития признака зависит не от количества доминантных аллелей соответствующих полимерных генов, а лишь от их наличия в генотипе. Например, куры с генотипом $a_1a_1a_2a_2$ имеют неоперенные ноги, во всех остальных случаях ноги оперены, причем степень оперенности одинакова при любом числе доминантных аллелей в генотипе [6].

Пример решения задачи

При скрещивании двух зеленых растений кукурузы получено потомство, в котором примерно $9/16$ растений имеют зеленый цвет, а $7/16$ не окрашены. Как можно объяснить этот результат? Определите генотипы исходных растений.

При решении задач подобного типа сначала необходимо определить характер наследования признаков, затем ввести обозначение генотипов скрещиваемых особей и только потом сделать запись условия задачи и ее решения.

1. Определяем характер наследования признаков: при скрещивании двух зеленых растений в F_1 получено расщепление $9 : 7$, что характерно

7. В этом варианте получено расщепление в соотношении 3 : 1, что также не соответствует условию задачи.

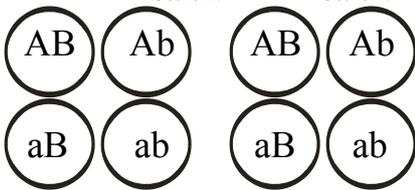
8. Предположим, что родители имели генотип AaBb, тогда

P $\text{♀ AaBb} \times \text{♂ AaBb}$
зелен. зелен.

9. Определяем типы гамет скрещиваемых особей.

P $\text{♀ AaBb} \times \text{♂ AaBb}$
зелен. зелен.

Типы гамет



10. Получаем потомков F₁, используя решетку Пеннета.

$\text{♀} \backslash \text{♂}$	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB <small>зелен.</small>	AABb <small>зелен.</small>	AaBB <small>зелен.</small>	AaBb <small>зелен.</small>
Ab	AABb <small>зелен.</small>	AAbb <small>не окраш.</small>	AaBb <small>зелен.</small>	Aabb <small>не окраш.</small>
aB	AaBB <small>зелен.</small>	AaBb <small>зелен.</small>	aaBB <small>не окраш.</small>	aaBb <small>не окраш.</small>
ab	AaBb <small>зелен.</small>	Aabb <small>не окраш.</small>	aaBb <small>не окраш.</small>	aabb <small>не окраш.</small>

В данном варианте расщепление происходит в соотношении 9 : 7 (9 растений из 16 зеленого цвета и 7 из 16 без окраски), что соответствует условию задачи.

11. Ответы.

1. Характер наследования окраски растений соответствует ком-плементарному взаимодействию генов.

2. Генотип родителей AaBb.

3. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Популяцией называется совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или иной степени изолированных от других таких же совокупностей.

Каждая популяция имеет определенный генофонд и генетическую структуру. **Генофондом** популяции называют совокупность генотипов всех особей популяции. Под **генетической структурой** популяции понимают соотношение в ней различных генотипов и аллелей.

Изучением закономерностей наследования признаков, генетической структуры и динамики популяций занимается особый раздел генетики – **популяционная генетика**. Одним из основных понятий популяционной генетики является частота генотипа (частота аллеля). Под **частотой генотипа** (или аллеля) понимают его долю, отнесенную к общему количеству генотипов (или аллелей) в популяции. Частота генотипа, или аллеля, выражается либо в процентах, либо в долях единицы (если общее количество генотипов, или аллелей, популяции принимается за 100% или 1 соответственно). Так, если ген имеет две аллельные формы и доля рецессивного аллеля составляет $\frac{3}{4}$ (или 75%), то доля доминантного аллеля этого гена будет равна $\frac{1}{4}$ (или 25%) от общего числа аллелей данного гена в популяции.

Большое влияние на генетическую структуру популяций оказывает способ размножения. Например, популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений существенно отличаются друг от друга. В популяциях организмов с самооплодотворением наблюдается процесс гомозиготизации, т. е. в каждом последующем поколении число гомозиготных генотипов увеличивается, а число гетерозигот уменьшается. Это приводит к тому, что постепенно популяция распадается на две генотипически разнородные группы – чистые линии, представленные гомозиготными особями, причем соотношение гомозиготных доминантных и гомозиготных рецессивных генотипов остается неизменным. Количество потомков исходной гетерозиготной формы в разных поколениях рассчитывается по формуле

$$N = a \cdot b \cdot n, \quad (4)$$

где a – число исходных гетерозиготных форм, шт.; b – коэффициент размножения (число потомков одной особи за один цикл размножения); n – порядковый номер поколения.

Соотношение генотипов в разных поколениях находится по формуле

$$\frac{2^{n+1} - 2}{2} AA : 2Aa : \frac{2^{n+1} - 2}{2} aa, \quad (5)$$

где n – порядковый номер поколения.

В популяциях большинства растений и животных, размножающихся половым путем, осуществляется свободное скрещивание, обеспечивающее равновероятностную встречаемость гамет. Такие популяции называют **панмиктическими**.

Генетическая структура панмиктической популяции подчиняется **закону Харди – Вайнберга**: в неограниченно большой популяции при отсутствии факторов, изменяющих концентрацию генов, при свободном скрещивании особей, отсутствии отбора, мутирования данных генов и миграции численные соотношения аллелей A и a , а также генотипов AA , Aa и aa остаются постоянными из поколения в поколение.

Частоту встречаемости гамет с доминантным аллелем A обозначают p (pA), а частоту встречаемости гамет с рецессивным аллелем a – q (qa). Частоты этих аллелей в популяции выражаются формулой

$$p + q = 1. \quad (6)$$

Частоту встречаемости аллеля (например A) pA вычисляют по формуле

$$pA = \frac{\text{количество аллелей } A}{\text{общее количество аллелей}}. \quad (7)$$

Частоты генотипов в панмиктической популяции рассчитываются по формуле

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1. \quad (8)$$

Используя данные формулы, можно рассчитать частоты аллелей и генотипов в конкретной панмиктической популяции [3, 7].

Пример решения задачи

Вычислите частоту p доминантного аллеля и частоту q рецессивного аллеля в популяции, которую составляют особи со следующими генотипами: AA – 36%, Aa – 48%, aa – 16%.

Дано:	Решение:
AA – 36%; Aa – 48%; aa – 16%.	1. Выражаем частоту встречаемости генотипов в долях единицы: AA – 0,36, Aa – 0,48, aa – 0,16. 2. Согласно закону Харди – Вайнберга, $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Из формулы выражаем pA и qa : $p = (p^2)^{0,5}$; $q = (q^2)^{0,5}$.
$p, q?$	3. Вычисляем частоту встречаемости доминантного аллеля: $p = (0,36)^{0,5} = 0,6$; рецессивного аллеля: $q = (0,16)^{0,5} = 0,4$. 4. Ответ: $p = 0,6$; $q = 0,4$.

4. ЛЕСНОЕ СЕМЕНОВОДСТВО

4.1. Цели, задачи и основные принципы лесного семеноводства

Лесное семеноводство – деятельность по производству, заготовке, переработке, хранению, реализации, транспортировке и использованию семян древесно-кустарниковых пород с ценными наследственными свойствами, а также сортовой и семенной контроль.

Целью лесного семеноводства является реализация достижений лесной селекции, обеспечивающих перевод лесовосстановления на генетико-селекционную основу и создание высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений.

Задачи лесного семеноводства включают:

- 1) массовое производство семян с ценными наследственными свойствами и высокими посевными качествами, их заготовку, переработку, хранение, реализацию, транспортирование и использование;
- 2) сортовой и семенной контроль;
- 3) сохранение и изучение ценного генетического фонда лесных древесно-кустарниковых растений.

При организации лесного семеноводства используют следующие основные *принципы*:

– приоритет мероприятий по сохранению генетического фонда лесных древесно-кустарниковых растений путем выделения лесных генетических резерватов и заказников, ограничения вырубки особо ценных видов и насаждений, уменьшения техногенных воздействий на лесные экосистемы и их генофонд;

– максимальное использование ценного генофонда местных популяций при организации постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) на генетико-селекционной основе;

– строгое соблюдение лесосеменного районирования при формировании инфраструктуры лесосеменной базы и использовании семян;

– введение инорайонных видов древесных растений для обогащения породного состава лесов и получения других эффектов, базирующееся на достаточно надежных экспериментальных исследованиях, сводящих к минимуму риск интродукции;

– ограничение использования интродуцентов, а также растений инорайонных происхождений, спонтанная гибридизация с которыми может ухудшить потомство местных популяций и селекционных объектов вследствие заноса и фиксации нежелательных генов;

- использование гибридов и сортов с узкой генетической основой для выращивания целевых насаждений (особенно с коротким оборотом ротации);
- ориентация на выведение разнообразных сортов лесных древесных растений как гарантия выбора лучших из них для получения максимального селекционно-лесоводственного эффекта [8].

4.2. Структура и элементы постоянной лесосеменной базы на селекционной основе. Селекционные категории семян

В лесном хозяйстве семенной базой являются отобранные высокопродуктивные естественные насаждения и лесные культуры, а также специально сформированные и искусственно созданные лесосеменные участки и плантации, предназначенные для заготовки семян с целью лесовосстановления и лесоразведения. Организация лесного семеноводства на селекционной основе направлена на массовое получение лесных семян с ценными наследственными свойствами и высокими посевными качествами. Постоянная лесосеменная база должна быть организована с учетом обеспечения потребностей лесного хозяйства в семенах с высокими наследственными свойствами и посевными качествами, а также с учетом формирования страхового фонда семян.

ПЛСБ составляют аттестованные селекционно-семеноводческие объекты:

- лесосеменные плантации (ЛСП);
- постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ);
- плюсовые насаждения;
- плюсовые и элитные деревья;
- лесные генетические резерваты;
- хозяйственные семенные насаждения.

При организации ПЛСБ также создают специальные объекты:

- 1) архивы клонов плюсовых деревьев;
- 2) маточные плантации;
- 3) испытательные культуры;
- 4) географические культуры;
- 5) популяционно-экологические культуры.

Организация ПЛСБ включает:

- селекционную оценку местных насаждений, в том числе перспективных интродуцентов, с выделением плюсовых насаждений и деревьев;

– генетическую оценку плюсовых деревьев или их клонов по семенному потомству с выделением элиты – растений, потомство которых обладает высоким уровнем проявления и наследования хозяйственно ценных признаков и свойств;

– реализацию мероприятий по сохранению генетических ресурсов путем выделения лесных генетических резерватов, создания архивов клонов и коллекционных культур, генетических банков лесных семян;

– создание ЛСП, закладку или формирование ПЛСУ.

При создании лесосеменных объектов используют методы лесной селекции, основанные на групповом (популяционном) и индивидуальном отборе. Плюсовые насаждения, ПЛСУ и хозяйственные семенные насаждения представляют популяционное направление лесного семеноводства, а ЛСП – плантационное.

ЛСП – специально создаваемые насаждения, предназначенные для массового получения в течение длительного времени ценных по наследственным свойствам семян. Основными критериями их эффективности являются наследственные свойства семян и их посевные качества, а также урожайность самих плантаций. Все ЛСП делят на категории по следующим показателям (рис. 9):

– целевому назначению;

– генетическому уровню;

– способу закладки;

– способу размножения исходного материала.

ПЛСУ – высокопродуктивные и высококачественные для данных лесорастительных условий участки естественных насаждений или лесных культур известного происхождения, специально созданные (сформированные) для получения нормальных и улучшенных семян в течение длительного периода.

Плюсовые насаждения – самые высокопродуктивные и высококачественные для данных лесорастительных условий насаждения.

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

Элитные деревья – плюсовые деревья, прошедшие генетическую оценку в испытательных культурах.

Лесной генетический резерват – участок леса, типичный по своим фитоценотическим, лесоводственным и лесорастительным показателям для данного природно-климатического региона, выделяемый в целях сохранения генофонда конкретного вида.

Хозяйственные семенные насаждения – участки приспевающих и спелых насаждений нормальной селекционной категории, выделенные и специально подготовленные для заготовки семян путем их вырубki в спелом возрасте и в урожайный год.



Рис. 9. Классификация ЛСП

Архивы клонов плюсовых деревьев – специально создаваемые вегетативным путем насаждения для сохранения генофонда и изучения наследственных свойств плюсовых деревьев.

Маточные плантации – насаждения, создаваемые с использованием вегетативного потомства плюсовых деревьев в целях их массового вегетативного размножения.

Испытательные культуры – опытные культуры, создаваемые по специальным методикам семенным потомством плюсовых деревьев, плюсовых насаждений, лесосеменных плантаций и постоянных лесосеменных участков с целью их генетической оценки.

Географические культуры – опытные культуры, создаваемые по специальным методикам семенным потомством наиболее характерных популяций нескольких экотипов (климатипов) с целью их испытания в новых условиях.

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

Селекционная ценность семян, заготавливаемых на различных объектах, неодинакова. В связи с этим выделяют следующие *категории семян*:

– **нормальные** – семена, заготовленные на ПЛСУ с нормальных деревьев в насаждениях нормальной селекционной категории (хозяйственные семенные насаждения, лесные генетические резерваты, лесосеки главного пользования);

– **улучшенные** – семена, полученные на лесосеменных объектах, созданных или выделенных на основе фенотипического отбора, но не испытанные по потомству (ЛСП-I, плюсовые насаждения);

– **генетически улучшенные** – семена, полученные на лесосеменных объектах, созданных или выделенных на основе предварительной генетической оценки по потомству;

– **сортовые** – семена, заготовленные на объектах ПЛСБ, прошедших окончательную генетическую оценку (ЛСП-II);

– **гибридные** – семена, получаемые на гибридно-семенных плантациях от скрещивания разных видов и экотипов и обеспечивающие гетерозисный эффект в потомстве.

Отнесение семян к определенной категории может быть осуществлено при условии, что используемые для их заготовки лесосеменные объекты должным образом оформлены, аттестованы и включены в состав ПЛСБ. Применение в целях лесовосстановления и лесоразведения семян, не имеющих документов, подтверждающих их происхождение, а также заготовка семян в минусовых насаждениях и с минусовых деревьев не допускается [8].

4.3. Организация селекционного фонда. Генетическая оценка плюсовых деревьев

4.3.1. Выделение селекционного фонда. Базой для организации лесного селекционного семеноводства являются лучшие насаждения, выделяемые при селекционной инвентаризации. Ее проводят в спелых, приспевающих и средневозрастных естественных насаждениях определенных групп типов леса, в лесных культурах тех же групп возраста, созданных из семян известного происхождения, в высокопродуктивных культурах интродуцированных видов, генофонд которых подлежит охране и использованию в целях селекции, а также на селекционно-семеноводческих объектах.

При проведении селекционной оценки насаждений последние делят на три селекционные категории: плюсовые, нормальные и минусовые. Главными критериями отбора плюсовых насаждений являются высокие показатели продуктивности, качества ствола и устойчивости к болезням и вредителям в данных условиях местопроизрастания.

Плюсовые насаждения – насаждения, имеющие максимальный генетический потенциал по скорости роста, продуктивности, качеству стволов и древесины (рис. 10). К ним относятся семенные насаждения Ia, I или II классов бонитета, в составе которых при полноте 1,0–0,8 должно быть не менее 30% высокопродуктивных деревьев (плюсовых и лучших нормальных), а при полноте 0,7–0,6 – не менее 25%. Доля участия минусовых деревьев в плюсовых насаждениях при полноте 1,0–0,7 не должна превышать 15%, а при полноте 0,6–0,5 – 10%. Очищаемость стволов от сучьев в насаждениях IV–V классов возраста должна быть: у сосны – не менее 1/3, у ели и дуба – не менее 1/5 высоты дерева. Данные насаждения сохраняются для генетического изучения и размножения на лесосеменных плантациях. В расчетную лесосеку они не включаются и рубке не подлежат.



Рис. 10. Плюсовое насаждение
сосны обыкновенной

Нормальные насаждения – средние по продуктивности насаждения I–III классов бонитета, которые по каким-либо причинам не вошли в категорию плюсовых. В них обычно закладывают постоянные лесосеменные участки дуба черешчатого или используют в качестве хозяйственных семенных насаждений.

Минусовые насаждения – насаждения низкой продуктивности (IV и V класс бонитета) либо более высокопродуктивные насаждения, но с участием деревьев плохого качества 40% и более.

В плюсовых (реже нормальных) насаждениях проводится селекционная инвентаризация, в результате которой все деревья подразделяют на три категории: плюсовые, нормальные, минусовые. При отнесении каждого дерева к той или иной категории в первую очередь учету подлежат следующие признаки: быстрота роста по высоте и диаметру, полнодревесность и прямизна ствола, устойчивость к болезням и вредителям, обилие плодоношения.

Плюсовые деревья – деревья, которые по комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств значительно превосходят деревья того же возраста, растущие в тех же условиях (рис. 11). В плюсовых насаждениях плюсовые деревья по интенсивности роста должны превышать средние показатели насаждения по высоте не менее чем на 10%, по диаметру не менее чем на 30%. При выделении плюсовых деревьев наиболее важными являются качественные признаки, так как они в большей степени контролируются генотипом дерева. Поэтому если дерево, будучи высококачественным, имеет размеры несколько меньше указанных, его можно отнести к категории плюсовых. Напротив, даже очень крупное дерево, но хотя бы с одним явным пороком ствола или кроны, не может быть отнесено к категории плюсовых.



Рис. 11. Плюсовое дерево сосны обыкновенной

Нормальные – деревья, составляющие основную часть насаждения. Эти деревья не должны иметь явных повреждений, а их диаметр должен находиться в пределах $\pm 20\%$ от среднего диаметра насаждения. Нормальные деревья, имеющие диаметр не менее чем на 15–20% больше среднего, а высоту – равную или чуть больше средней высоты насаждения и по отдельным признакам и свойствам приближающиеся к плюсовым, называются **лучшими нормальными**. Плюсовые и лучшие нормальные деревья объединяют в отдельную категорию – **высокопродуктивные**.

Минусовые деревья – отстающие в росте, суковатые, искривленные деревья с механическими повреждениями ствола и кроны. К минусовым также следует относить деревья слабого роста, у которых диаметр меньше среднего диаметра насаждения на 20% и более.

Селекционная оценка насаждений и деревьев осуществляется предприятием «Белгослес» при проведении лесоустроительных работ, а также научно-исследовательскими учреждениями при проработке ими соответствующих научно-исследовательских тем.

На каждое выделенное плюсовое насаждение и плюсовое дерево составляется карточка предварительного отбора. Окончательную аттестацию плюсовых насаждений и плюсовых деревьев делает комиссия в составе представителя Республиканского лесного селекционно-семеноводческого центра (РЛССЦ), главного лесничего Государственного производственного лесохозяйственного объединения (ГПЛХО), главного лесничего лесхоза и лесничего того лесничества, в котором были выделены плюсовые насаждения и деревья. Выделение аттестованных плюсовых насаждений оформляется приказом по Министерству лесного хозяйства республики с исключением их из лесосечного фонда.

На каждое аттестованное плюсовое насаждение и плюсовое дерево комиссией по лесосеменному делу заполняется паспорт в трех экземплярах: один – Республиканскому лесному селекционно-семеноводческому центру, второй – лесохозяйственному объединению, третий – лесхозу, в котором находятся плюсовые насаждения и деревья. Все плюсовые деревья заносятся в государственный реестр плюсовых насаждений, а плюсовые насаждения – в сводные ведомости плюсовых насаждений по каждой области отдельно. По данным областей составляются республиканские реестры плюсовых деревьев и республиканские сводные ведомости плюсовых насаждений. Эта работа выполняется РЛССЦ.

Плюсовые деревья в натуре огораживаются и на высоте 1,5 м на стволе наносится белой масляной краской поясok шириной 10 см, на котором с южной стороны черной краской пишется двойной номер в виде простой дроби: в числителе – номер дерева по предприятию, в

знаменателе – номер по республиканскому реестру. Если по результатам проведенных испытаний данное плюсовое дерево было переведено в категорию элитного, то ниже белого наносят дополнительный поясok красного цвета.

Плюсовые насаждения в натуре ограничиваются визирами с постановкой на углах столбов, на видном месте устанавливается аншлаг с соответствующей надписью. Нумерация плюсовых насаждений ведется в пределах предприятия. Непосредственная ответственность за сохранность плюсовых насаждений и деревьев возлагается на лесхоз. В случае гибели от стихийных бедствий или по другим объективным причинам исключение плюсовых деревьев из государственного реестра и плюсовых насаждений из сводных ведомостей производится РЛССЦ по материалам производственных лесохозяйственных объединений с разрешения Минлесхоза республики [9].

4.3.2. Испытательные культуры плюсовых деревьев. Согласно действующему СТБ 1709–2006 [8], отобранные по фенотипическим признакам плюсовые деревья подлежат обязательной генетической оценке по продуктивности, качеству ствола, устойчивости и другим селективируемым признакам их семенных потомств в испытательных культурах. Оценку по потомству популяций климатипов и эдафотипов проводят в географических и популяционно-экологических культурах.

Генетическая ценность плюсовых деревьев определяется по их комбинационной способности, т. е. способности того или иного дерева при скрещивании с другими давать гетерозисное потомство. Проверка по семенному потомству является основным способом выявления генетически ценных особей среди отобранных по фенотипу плюсовых деревьев. Для закладки испытательных культур плюсовых деревьев используют семенной материал, полученный от свободного опыления (полусибсы). Плюсовые деревья, семенные потомства которых по результатам окончательной оценки имеют лучшие показатели по селективируемым признакам и свойствам по сравнению с контролем, переводят в элиту.

Заготовка семян для создания испытательных культур производится только в урожайные годы после их созревания. Каждый образец семян упаковывается отдельно и закладывается на хранение. Количество заготовленных семян с одного дерева сосны должно быть не менее 250 шт., ели – 500, дуба черешчатого – 250. В качестве контроля используются семена (смесь) не менее чем с 30 случайных деревьев того насаждения, в котором отобраны испытываемые плюсовые деревья. Плюсовые и контрольные деревья должны принадлежать одной фенологической форме.

Посадочный материал выращивается из собранных семян в питомниках тех предприятий, где будут создаваться испытательные культуры. Посев семян производится вручную в трех повторностях.

Участок, на котором предполагается проводить закладку испытательных культур, должен быть достаточно однородным по почвенному плодородию, благоприятным для произрастания данной породы и в определенной мере аналогичным почвенным условиям насаждения, где найдено испытываемое плюсовое дерево.

Для закладки испытательных культур пригодны как земли из-под сельскохозяйственного пользования, так и вырубки с обязательным обследованием почвы на зараженность вредителями. Применяя не занятые лесом площади, проводят сплошную обработку почвы, на вырубках – сплошную или частичную обработку по принятой в производственных условиях технологии с предварительным понижением пней. Подготовку почвы следует производить не позже чем за год до посадки культур.

Непосредственно перед посадкой растений при необходимости проводят мероприятия по борьбе с почвенными вредителями, после чего происходит разметка площади с обозначением посадочных мест и границ делянок. Посадка культур должна вестись в лучшие агротехнические сроки. Опытные растения – сеянцы 1–2-летнего возраста – высаживаются рядами с размещением 3×1 м вручную под меч Колесова (рис. 12). На одну делянку высаживается сеянцев сосны – 50 шт., ели – 100, дуба – 50. Потомство каждого дерева испытывается, как минимум, в трех повторностях; следовательно, всего высаживается сеянцев от одного дерева сосны 150 шт., ели – 300, дуба черешчатого – 150. Разрывы (дорожки) между опытными делянками устанавливаются 3 м.



Рис. 12. Испытательные культуры сосны обыкновенной

На каждый участок испытательных культур составляется схема размещения опытных делянок, обязательно сюда же включают делянки (в той же трехкратной повторности) с сеянцами контрольных деревьев.

Для размещения делянок в повторностях применяют, как правило, рендомизированный метод, т. е. метод случайного распределения.

Все участки испытательных культур подлежат огораживанию. Заложенные испытательные культуры необходимо точно и достаточно полно картировать. На каждый участок испытательных культур после их закладки составляется паспорт в трех экземплярах, один из которых хранится в лесничестве, второй – в лесхозе, третий – в Республиканском лесном селекционно-семеноводческом центре. К паспорту прилагается план участка и другая информация.

Предварительная генетическая оценка испытуемых объектов проводится по достижении их семенными потомствами II класса возраста, а окончательная – 1/2 возраста рубки главного пользования или возраста спелости, принятого для данного вида. При этом выделяемые в элитную категорию деревья должны превышать контроль по селективируемым признакам на 15–20%. По результатам предварительной генетической оценки отбирают деревья – кандидаты в элиту и насаждения – кандидаты в сорта-популяции. Семена, получаемые на данных селекционно-семеноводческих объектах, относят к категории генетически улучшенных.

Плюсовые деревья, семенные потомства которых по результатам окончательной оценки имеют лучшие показатели по селективируемым признакам (рост, устойчивость, качество ствола и др.) по сравнению с контролем, переводят в элиту. При равенстве показателей испытуемых потомств и контроля лесосеменные объекты оставляют в составе ПЛСБ, но заготавливаемые на них семена относят к категории нормальных, при этом ЛСП списывают и переводят в ПЛСУ. Лесосеменные объекты, семенные потомства которых достоверно уступают по оцениваемым показателям контроля, исключают из состава ПЛСБ. Заключение по результатам генетической оценки испытуемых объектов выдают организации, проводящие испытания [10].

4.4. Клоновые лесосеменные плантации

Клон – совокупность всех потомков, полученных от одной исходной особи путем вегетативного размножения или апомиктического образования семян и имеющих идентичный генотип.

Особенностью вегетативного размножения является то, что новые особи появляются либо из специальных образований на вегетативных

частях растения, либо из вегетативных органов и их частей. К существенным *отличиям вегетативного способа размножения* от полового относятся:

- развитие нового организма с того этапа, на котором остановилось развитие органа или его части, взятой для размножения [11];
- воспроизведение в новой особи всех признаков материнского растения;
- сохранение ценных хозяйственно-биологических признаков отселектированных и сортовых древесных и кустарниковых растений;
- возможность использовать для хозяйственных целей стерильные особи, гетерозисные формы, прививочные химеры, а также двудомные растения, у которых хозяйственный интерес представляет один из полов [2].

Вегетативное размножение плюсовых деревьев, в частности прививка, позволяет полностью сохранить их наследственную основу. Поскольку привойные черенки берутся со взрослых плюсовых и элитных деревьев, привитые растения не начинают свое развитие сначала, а продолжают этап развития того дерева, с которого они были заготовлены. Вследствие этого они уже через 3–5 лет после прививки вступают в пору цветения и плодоношения.

Так как прививка делается на 2–5-летние саженцы-подвои, а плодоношение после прививки наступает раньше, семенные деревья на прививочной (клоновой) семенной плантации будут невысокими, что облегчит заготовку семян.

Каждое привитое деревце на плантации имеет наследственную основу того плюсового дерева, с которого был заготовлен привойный черенок. Следовательно, образование семян здесь идет главным образом за счет переопыления между клонами (вегетативным потомством) плюсовых деревьев. А это обеспечивает высокие наследственные качества семян.

Перечисленные особенности клоновых семенных плантаций являются весьма ценными для лесного семеноводства. Поэтому они считаются основным типом семенных насаждений, слагающих постоянную семенную базу.

Основным недостатком клоновых плантаций можно назвать их низкое генетическое разнообразие, что приводит к обеднению генофонда и в конечном итоге к снижению устойчивости насаждений, выращенных из семян этих плантаций.

Ранее было отмечено, что в зависимости от селекционного происхождения привоя различают прививочные плантации следующих ти-

пов: ЛСП-I, ЛСП-II, гибридно-семенные, маточные и архивы клонов плюсовых деревьев. Их закладка в настоящее время осуществляется двумя способами:

- 1) посадкой привитых саженцев (садовый способ);
- 2) прививкой черенков плюсовых и элитных деревьев на специально созданные подвойные культуры.

Основным способом создания лесосеменных плантаций является садовый, т. е. с использованием привитых сеянцев и саженцев (прививка черенков и формирование растений осуществляются в теплице). Посадка таких растений облегчает соблюдение схемы размещения клонов на площади плантации, дает 100% приживаемости привитых растений при их посадке с закрытой корневой системой и сокращает время по созданию плантации. Однако этот способ требует наличия в хозяйстве теплицы.

При отсутствии теплицы создание прививочных семенных плантаций можно осуществлять вторым способом – прививкой черенков плюсовых или элитных деревьев на специальные подвойные культуры. Последние закладываются двухлетними саженцами сосны и трехлетними саженцами ели, выращенными в питомнике из семян плюсовых или элитных деревьев. Использование этих семян дает возможность за более короткое время получать крупные, хорошо развитые подвои, обеспечивающие высокую приживаемость и хороший рост привоя в первые годы.

Семена высеваются в питомнике в открытый грунт в посевном отделении. Одно-, двухлетние сеянцы при пересадке на доращивание в школьное отделение питомника подвергаются искусственному отбору. Вторичный отбор производится при сортировке саженцев перед их посадкой на постоянное место. Для посадки на плантацию используются только хорошие экземпляры с хорошим приростом в высоту. Подвойные культуры готовы к прививке в южных и западных районах в 3–6 лет, в более северных – в 7–10 лет, когда их средняя высота достигает 0,5–0,7 м.

Число клонов вегетативных потомств плюсовых деревьев, вводимых на семенную плантацию, должно быть по возможности большим. Чем больше клонов, тем разнообразнее в генетическом отношении будет потомство, выращенное из семян плантации, выше жизнестойкость и шире приспособляемость создаваемых искусственных насаждений. Считают, что на ЛСП-I должно быть не менее 20 клонов от различных плюсовых деревьев, а на ЛСП-II – не менее 50.

При закладке семенной плантации приходится решать вопрос о размещении клонов. Смешение клонов производится согласно специально составленным схемам, основанным на принципах регулярно повторяющегося систематического или рендомизированного размещения потомств. При их составлении следует руководствоваться общим положением: во всех направлениях между растениями одного клона должно быть не менее трех растений других клонов. Схема смешения клонов имеет большое значение: строгое соблюдение схемы улучшает условия для перекрестного опыления, дает возможность в любом возрасте плантации установить происхождение клона и вести многолетние наблюдения с целью подбора пар (партнеров) для перекрестного опыления, т. е. определять общую комбинационную способность каждой прививки.

Схемы смешения клонов на ЛСП составляются в виде блоков. В пределах блока выдерживается указанный выше принцип размещения.

Важным вопросом при закладке клоновых плантаций является выбор первоначальной густоты посадки. Расстояния между деревьями в рядах и междурядьях должны обеспечивать свободный проход машин и механизмов и составляют в зависимости от лесорастительных условий и биологических особенностей древесной породы 4–10 м (рис. 13).



Рис. 13. Лесосеменные плантации:
а – сосна обыкновенная; *б* – лиственница европейская

Решение этого вопроса при использовании готовых прививок может быть следующим:

– создание несколько загущенных плантаций с последующим изреживанием деревьев по мере смыкания крон: схема посадки 5×5 м (400 посадочных мест на 1 га), 4×6 м (300 посадочных мест на 1 га) и т. д.;

– с редким первоначальным размещением саженцев, исключая необходимость изреживаний в течение всего времени эксплуатации плантации: схемы посадки 10×10 м (100 посадочных мест на 1 га), 8×10 м (125 посадочных мест на 1 га), 8×8 м (160 посадочных мест на 1 га) и т. д.

В первом случае имеется возможность получать большее количество высококачественных семян в начале эксплуатации семенной плантации. Но зато стоимость закладки и последующего формирования плантации здесь будет выше, чем во втором случае.

Если плантация закладывается из подвойных культур с последующей прививкой, культуры сосны высаживают рядами по схеме 8×1,5 м (630 подвоев на 1 га), ели – с размещением рядов 6×2 м (630 подвоев на 1 га) или посадкой в площадки размером 1×1 м (расстояние между центрами площадок 5×5 м). В каждую площадку высаживают 2 сеянца-подвоя на расстоянии 0,5 м друг от друга (800 подвоев на 1 га).

Прививку сосны и ели производят на третий год после посадки. В первую очередь прививают лучшие по росту экземпляры. Прививочные работы на участке должны быть полностью закончены в течение двух лет.

Как показывают опыты, привитые черенки под влиянием неблагоприятных погодных условий и других причин нередко усыхают и задерживаются в росте. Поэтому количество привитых растений ежегодно убывает (особенно в первые годы после прививки) на 10–15% и более от числа прижившихся черенков. Кроме того, некоторые привитые деревья, не показавшие хорошего роста и плодоношения, вырубаются. Вот почему количество прижившихся прививок при равномерном распределении их по площади должно быть не менее 400 шт. на 1 га. По завершении формирования клоновых семенных плантаций на 1 га должно оставаться 100–200 высококачественных семенников.

Закладка вегетативных плантаций из укорененных черенков плюсовых и элитных деревьев, так называемых корнесобственных семенных плантаций, производится садовым способом в полном соответствии с требованиями [12, 13].

4.5. Генеративные и гибридно-семенные плантации

Прививочные семенные плантации, как уже отмечалось выше, имеют ряд достоинств, благодаря которым они считаются основным типом семенных насаждений постоянной семенной базы. Однако на-

ряду с достоинствами им присущи и некоторые недостатки. Даже в том случае, когда на семенной плантации введено значительное число клонов плюсовых деревьев (40–50 шт.), мы фактически используем для массового размножения очень небольшую часть генотипов из того их огромного разнообразия, которое характерно для естественных насаждений. Вследствие этого генофонд искусственных насаждений, выращиваемых из семян прививочных плантаций, будет обеднен, а разнообразие генотипов заметно сокращено.

Этого недостатка лишены лесосеменные плантации второго типа, так называемые *семейственные (генеративные)*, или *плантации семенного происхождения*. Они создаются посадкой сеянцев и саженцев, выращенных из семян плюсовых или элитных деревьев.

Благодаря комбинационной изменчивости при половом размножении каждая особь, введенная на семенную плантацию, имеет свой, присущий только ей генотип. А это значит, что на семенной плантации будет столько различных генотипов, сколько высажено растений. Вполне понятно, что такая плантация может дать во много раз большее генетическое разнообразие потомства по сравнению с прививочной.

Имея эту положительную особенность, генеративные плантации в селекционном и семеноводческом отношении уступают прививочным. Хотя семена для выращивания сеянцев и саженцев, которыми закладываются генеративные плантации, заготавливаются с плюсовых и даже элитных деревьев, они в силу комбинационной изменчивости будут нести уже измененные генотипы, нередко ухудшенные. Поэтому многие семенные деревья на плантации также будут отличаться несколько пониженными наследственными свойствами. В этом случае не приходится ожидать получения семян такого же высокого качества, как и на прививочных семенных плантациях.

Семенные деревья на генеративных плантациях позже, чем привитые, вступают в пору репродукции, так как они должны пройти перед этим все предшествующие стадии развития.

Выбор участков под эти плантации и агротехника их закладки такие же, как и под прививочные семенные плантации. Заготовку семян для выращивания сеянцев и саженцев следует производить по возможности с большего числа плюсовых деревьев, вовлекая в заготовку плюсовые деревья разных лесорастительных районов, но в границах возможных перебросок семян, установленных лесосеменным районированием.

Сеянцы и особенно саженцы, выращиваемые в питомнике несколько лет, подвергаются многократному отбору. При этом могут быть использованы признаки ранней диагностики.

Генеративные семенные плантации можно создавать тремя *способами*:

- 1) квадратно-одиночной редкой посадкой;
- 2) площадками редкого размещения;
- 3) аллеями (рядами) редкого размещения.

Способ квадратно-одиночной редкой посадки целесообразно использовать для особо ценных пород, в частности экзотов. Он предполагает наиболее редкое размещение деревьев (8×8 м, 10×10 м и реже) с небольшим количеством посадочных мест, что имеет значение при дефиците семян. Для посадки используются крупномерные саженцы 8–12 лет, которые прошли многократный отбор при перешколивании в питомнике. Изреживание деревьев на таких плантациях не проводят. Широкие междурядья используют под посевы многолетних трав или под пропашные сельскохозяйственные культуры.

При закладке лесосеменной плантации площадками редкого размещения используются 1–2-летние сеянцы, прошедшие отбор. Размер площадок 1×1 м, размещение их 5×5 м (400 площадок на 1 га). Размер площадок и их количество на 1 га могут изменяться в зависимости от породы, зоны и условий произрастания. На площадке высаживаются 5–6 растений. В течение первого пятилетия на каждой площадке отбирается одно лучшее деревце, а остальные вырубаются. Этот способ предполагает в дальнейшем, по мере разрастания крон деревьев, изреживание на плантации. Для светолюбивых пород с быстро разрастающимися широкими кронами применяют сильное изреживание, вырубая все четные ряды площадок, а в остальных рядах – через одно дерево. Для медленно растущих теневыносливых пород с более узкими кронами изреживание проводится более слабое с образованием биогрупп или кулис. В первом случае вырубается каждый третий ряд в двух перекрестных направлениях – получаются биогруппы, состоящие из четырех деревьев; расстояние между биогруппами составляет 10 м. Во втором случае вырубается каждый третий ряд в одном направлении – образуются 2-рядные кулисы с 10-метровыми коридорами.

Закладка генеративной плантации аллеями или рядами редкого размещения производится посадкой 1–2-летних сеянцев, прошедших однократный отбор в посевном отделении питомника. Расстояние между рядами принимается 8–10 м, в ряду сеянцы высаживаются на расстоянии 1 м. В последующем до смыкания крон деревьев в рядах производится 2–3-кратный отбор лучших представителей с постоянным изреживанием. Широкие междурядья можно использовать под сельскохозяйственные культуры или под залужение.

Принципы формирования генеративных семенных плантаций такие же, как и прививочных семенных. Здесь также необходимо предусмотреть периодическое внесение минеральных удобрений и обрезку кроны деревьев для образования невысоких семенников с широкими низкоопущенными кронами.

Своеобразным типом лесосеменных плантаций являются *гибридно-семенные*. Эти плантации предназначены для систематического получения гибридных семян, дающих гетерозисное потомство в первом гибридном поколении (с усиленным ростом, повышенной продуктивностью, высокой жизнестойкостью и т. д.). На таких плантациях вводятся разные виды деревьев или разные экотипы одного вида, которые, переопыляясь между собой естественным путем, дают гибридные семена.

Не следует думать, что при любом сочетании видов и разновидностей на плантации возможна гибридизация и что гибридные семена всегда дают гетерозисное потомство. Как известно, межродовые скрещивания в силу генетического несоответствия партнеров в естественных условиях встречаются редко, а искусственно их получено немного. Поэтому на гибридно-семенные плантации вводятся виды, принадлежащие к одному роду, или же экотипы одного вида. Важно, чтобы сроки их цветения совпадали. В противном случае на естественное скрещивание рассчитывать не приходится. Однако совпадение сроков цветения разных видов или экотипов еще не является критерием целесообразности их введения на гибридно-семенную плантацию. Здесь необходимо использовать такие виды и экотипы, которые отличаются высокой комбинационной способностью, т. е. при взаимном переопылении могут дать гетерозисное потомство.

Поэтому прежде чем создавать гибридно-семенные плантации, необходимо провести проверку партнеров на их комбинационную способность путем контролируемых скрещиваний с последующим испытанием гибридного потомства.

Поскольку гибридизационный эффект зависит также и от индивидуальных наследственных особенностей скрещиваемых особей, наиболее целесообразно гибридно-семенные плантации закладывать прививкой черенков, взятых от этих особей, или другим вегетативным способом.

Клоны деревьев разных видов или разновидностей на площади плантации смешиваются рядами или в рядах для обеспечения лучшего взаимного переопыления.

Особенно удобно создавать гибридно-семенные плантации для видов двудомных. В этом случае мужские деревья одного вида играют

роль опылителей, а женские деревья другого вида служат семенниками (например тополь, ива, клен, ясень). У однодомных, начинающих рано плодоносить при небольшой высоте и образующих мужские сережки с осени года, предшествующего цветению (береза, ольха, лещина), на деревьях вида, подобранного в качестве материнского, заранее, до начала цветения, обрываются мужские сережки.

Но большая часть лесообразующих пород Беларуси являются однодомными, у которых мужские и женские цветки появляются только весной и почти одновременно (сосна, ель, лиственница, дуб). Создавая гибридно-семенные плантации из этих видов, приходится получать семена как гибридного, так и негибридного происхождения. Отбор гибридного гетерозисного потомства возможен только в питомнике. Правда, у сосны обыкновенной данная ситуация облегчается тем, что для нее свойствен половой диморфизм. Хотя этот вид однодомный, но среди деревьев сосны встречаются особи с явным преобладанием женских шишечек или мужских колосков. Деревья первого типа можно использовать в качестве семенников, второго – в качестве опылителей. При вегетативном размножении пол дерева сохраняется [12].

4.6. Выбор и подготовка участка под лесосеменные плантации

При создании семенных плантаций большое внимание обращается на выбор участка. Прежде всего, участок должен быть достаточно большим. Как свидетельствует опыт, создание мелких семенных плантаций по 5–10 га, разбросанных по многим лесхозам, ухудшает технологию и качество работ, повышает их стоимость, затрудняет применение машин и механизмов и в целом усложняет организацию постоянной семенной базы. Поэтому минимальная площадь участка под ЛСП должна составлять 10 га. Меньшая допускается только при ограниченной потребности в семенах конкретных видов растений.

Лесорастительные условия участка должны быть оптимальными для произрастания данной породы. Например, для сосны обыкновенной такими условиями могут быть свежая суборь В₂ со свежими супесчаными почвами, для ели – свежая и влажная сурамень С₂₋₃ с суглинистыми почвами.

С точки зрения категории лесокультурной площади предпочтительнее использовать свежие лесосеки (1–2 года). Здесь почва не потеряла свойств лесных почв, не задернела, в ней отсутствуют личинки пластинчатоусых. Конечно, более удобны участки из-под сельхозпользования, так как здесь нет пней, порубочных остатков и т. д., но

на землях из-под сельхозпользования возможно заражение будущих семенных деревьев коревой губкой, а также их повреждение хрущами.

Не допускается создание ЛСП в зоне воздействия крупных промышленных центров (в радиусе 10 км). На участках под ЛСП предварительно проводят лесопатологическое и почвенное обследования, а также агрохимический анализ почв.

Рельеф участка должен быть ровным. Это важно, во-первых, для применения машин, во-вторых, для равномерного увлажнения почвы всей площади и, в-третьих, исключает образование заморозков в понижениях рельефа. Последнее обстоятельство имеет значение для предохранения цветков семенных деревьев от поздних весенних заморозков.

Площадь ЛСП подразделяется на продуцирующую и вспомогательную (грунтовые дороги и разворотные полосы для тракторов и механизмов, изгородь, при необходимости фильтрующая полоса и хозяйственный участок с производственными зданиями и сооружениями, площадь для теплицы и др.).

Продуцирующую площадь разделяют на поля. Между полями плантации и по периметру участка должны быть устроены грунтовые дороги и разворотные полосы для механизмов.

Участок под ЛСП должен быть прямоугольной или квадратной формы по ширине не менее 100 м.

Важной является биологическая изоляция будущей семенной плантации. Участок ее должен располагаться от насаждений той же породы, по крайней мере, на расстоянии 1,5–2 км, что значительно снизит вероятность попадания на семенную плантацию пыльцы из соседних насаждений. Такая изоляция особенно необходима, когда соседние насаждения низкокачественные, с большим участием минусовых деревьев, а семенная плантация элитная. В непосредственной близости участок семенной плантации может находиться лишь от плюсового или приближающегося к плюсовому насаждения при условии, что в нем на расстоянии не менее 300 м от участка ЛСП удалены все минусовые деревья.

Если пространственную изоляцию выдержать не удастся, то по периметру участка под закладку ЛСП создают биологический фильтр шириной 25–30 м из быстрорастущих и густокронных пород, не являющихся кормовыми растениями и промежуточными хозяевами опасных вредителей и грибных заболеваний деревьев на плантации.

Надежной защитой от приноса нежелательной пыльцы является также размещение семенных плантаций хвойных пород среди лиственных насаждений и наоборот.

Семенные плантации являются высокоинтенсивным хозяйством. Поэтому их следует располагать вблизи населенных пунктов, к ним должны быть проложены хорошие подъездные пути. Агротехника закладки семенных плантаций должна быть высокой, поскольку от нее во многом зависят рост и особенно плодоношение семенных деревьев.

При закладке ЛСП применяются следующие *способы подготовки участков*:

- сплошная обработка почвы;
- предварительное понижение пней до 5–7 см с обязательной их окоркой и последующей обработкой тяжелыми дисковыми орудиями;
- обработка почвы полосами или площадками.

При подготовке участка обязательным является внесение удобрений. В качестве органического удобрения применяют торф с низинных болот в виде торфокрошки, которую заготавливают за год до внесения и хранят в буртах на месте заготовки. Доза внесения – 20–40 т на 1 га, лучшее время внесения – осень. Для снижения кислотности почвы добавляют известь. Фосфорные и калийные удобрения, а также известь следует вносить осенью перед весенней посадкой и обязательно перемешивать с верхним слоем почвы культивацией, а азотные – весной перед посадкой. Дозы внесения органических и минеральных удобрений определяются на основе агрохимического анализа почв участка плантации. В среднем они составляют $N_{60}P_{120}K_{120}$ кг действующего вещества на 1 га. Более точно дозы необходимого удобрения определяются с помощью листового анализа.

Описанные выше принципы подбора участков и агротехники закладки являются общими для всех видов лесосеменных плантаций.

Перед посадкой выращенных в теплице привитых саженцев на участке производят маркировку площади, т. е. отмечают колышками места посадки согласно принятой схеме. По отметкам готовят ямки глубиной 0,4 м и диаметром 0,3 м. Привитые саженцы освобождают от полиэтиленового цилиндра, в который была заключена корневая система прививки. При посадке следует строго следить за номерами клонов, чтобы не отступить от принятой схемы их смешения. На каждое деревце крепится бирка с номером. Посадка производится вручную.

В случае закладки плантации методом прививки на подвойные культуры посадка последних может производиться лесопосадочной машиной или вручную, что предпочтительнее.

Сроки посадки плантаций – ранняя весна, как только оттаял грунт. Почву лучше готовить с осени. В первые два-три года после закладки плантации междурядья содержат в черном пару, прополку и рыхление

делают также вокруг саженцев, оставляя защитные зоны вокруг растений порядка 1 м². Затем вносят удобрения при средней норме N₅₀₋₆₀P₇₅₋₉₀K₆₀₋₉₀ кг действующего вещества на 1 га в сроки, позволяющие растениям максимально использовать питательные вещества. На тяжелые почвы осенью вносят слабоподвижные элементы – фосфор и калий, весной – азот. На легкие песчаные и супесчаные почвы, а также в районы избыточного увлажнения основное удобрение дают весной.

После достижения растениями высоты 1 м в междурядьях высевают однолетние и многолетние почвоулучшающие травы либо оставляют их под естественное залужение. Часто широкие междурядья используются для введения кустарников, которые не угнетают и не заглушают прививки (смородина, облепиха, черноплодная рябина и пр.). Посадка их производится на 3–4-й год после закладки плантации.

В процессе эксплуатации семенной плантации периодически в почву вносятся минеральные удобрения в повышенных дозах. Средние дозы составляют N₁₀₀P₂₀₀K₁₀₀ кг/га действующего вещества. Действие удобрений обычно проявляется на 2–3-й год. На тяжелые почвы их вносят через 5–6 лет, на легкие – через 2–3 года. Внесение удобрений является очень важным агротехническим мероприятием, в несколько раз повышающим семенную продуктивность плантаций.

На 5–6-м году роста семенных растений, когда их высота достигнет 2 м, на плантации необходимо начинать формирование крон периодической (через 2–3 года) обрезкой. Это делается для того, чтобы задержать рост деревьев в высоту, расширить нижнюю часть кроны и уменьшить число побегов внутри нее. Крона должна быть низкой и широкой, по периферии иметь большое количество однолетних побегов и хорошо пронизываться солнечными лучами. В конечном итоге формирование крон создает благоприятные условия для обильного плодоношения (урожайность сосны повышается примерно в три раза) и облегчает сбор шишек.

Если семенная плантация была заложена прививкой на подвойные культуры, то одновременно с формированием кроны привоя или несколько раньше необходимо постепенно (за 2–3 приема) удалять ветви подвоя.

Полную освещенность семенных деревьев и свободное развитие их крон на протяжении всего периода существования плантации должны обеспечить лесоводственные уходы. С уменьшением ширины технологических коридоров для прохода машин и механизмов до 1 м проводится постепенное (за 2–3 приема) изреживание самой плантации. В итоге в зависимости от лесорастительных условий и биологических особенностей древесной породы на 1 га плантации остается не более

200 деревьев. Семенная плантация должна быть огорожена достаточно плотной изгородью высотой 2,5 м для защиты от потрав копытными.

Особенности плодоношения прививочных семенных плантаций. Поскольку для прививок используются черенки с физиологически зрелых плодоносящих деревьев, привитые черенки сохраняют репродуктивную способность, присущую их маточным деревьям, и начинают цветение на 2–3-й год после прививки. Однако в этом возрасте цветут лишь единичные экземпляры, зато наблюдаются интенсивный рост побегов привоя и резкое увеличение размеров хвои. Обильный прирост органической массы, направленный на восстановление нарушенного обрезкой равновесия между корневой системой подвоя и кроной прививки, тормозит закладку генеративных почек. Происходит некоторое физиологическое омолаживание привоя. Лишь на 5–7-м году рост привоя в высоту замедляется и цветение становится более обильным и регулярным. У сосны в этом возрасте цветет не менее 60% прививок, а количество шишек на одном дереве составляет 40–60 шт.

В последующие годы интенсивность цветения прививок резко возрастает. Однако урожай на семенных плантациях зависит не только от обилия цветения, но и от сбалансированности количества мужских и женских цветков. Например, у сосны в первые годы на привоях преобладают женские цветки, мужских цветков почти нет. Это является главной причиной низкого выхода семян и их плохого качества на молодых плантациях сосны – сказывается нехватка опылителей.

На плантациях ели, лиственницы, кедра, напротив, в первые годы преобладает мужское цветение, женских цветков мало. Это тоже приводит к низким урожаям.

Отрицательное влияние на урожай семян на плантациях оказывают поздние весенние заморозки, а также фитофаги и фитопатогены. Поэтому защита от них должна обязательно планироваться и проводиться.

Отечественный опыт свидетельствует, что семенные прививочные плантации до 10-летнего возраста плодоносят слабо. Семенная плантация сосны, например, в возрасте 10 лет в среднем дает максимум 2–3 кг семян. Судя по зарубежному опыту, в дальнейшем урожайность заметно увеличивается.

4.7. Выращивание посадочного материала для создания лесосеменных плантаций в условиях контролируемой среды

Выращивание посадочного материала в теплицах с полиэтиленовым покрытием является в настоящее время одним из наиболее пер-

спективных направлений. В полиэтиленовых теплицах сеянцы сосны и ели за 2-летний срок выращивания достигают средней высоты 16–20 см, а сеянцы лиственницы – 40–50 см. В два и более раза увеличивается выход стандартного посадочного материала с единицы полезной площади в сравнении с выращиванием в питомниках. Посев проводится на 10–20 дней раньше, чем в открытом грунте, сокращается расход семян, в 1,5–2 раза увеличивается их грунтовая всхожесть.

Выращивание высококачественного посадочного материала в теплицах достигается за счет создания наиболее благоприятных условий для роста: температурного режима, влагообеспеченности, минерального и углекислотного питания, активной жизнедеятельности микроорганизмов в субстрате. Весьма существенное положительное влияние оказывает тепличный режим и на выращивание привитого посадочного материала: повышается приживаемость привоя на подвое, сокращаются сроки выращивания прививок, обеспечиваются хороший рост и развитие прививок, их укореняемость на площади плантации.

Участок для закладки теплицы должен быть ровным, горизонтальным, с почвами легкого механического состава (песчаными, супесчаными или легкосуглинистыми), так как даже незначительные понижения рельефа при интенсивных поливах приводят к застою влаги и вымоканию сеянцев. Подстилающий слой почвы должен иметь хороший дренаж и полностью поглощать излишки влаги. Если нет участка с необходимым механическим составом почвы, то под теплицы нужно укладывать дренажную подушку из песка или гравия толщиной 15–20 см. Необходимое условие организации теплицы – наличие источников водоснабжения. Обязательна ветрозащита, так как полиэтиленовая пленка не отличается высокой прочностью, поэтому теплицы следует располагать под защитой стен леса или предусматривать посадку ветрозащитных насаждений (полос). Перед закладкой проводят тщательную планировку поверхности со снятием верхнего слоя. Поскольку в теплице используют насыпной грунт, предварительная вспашка почвы не требуется.

Для теплиц целесообразно использовать легкий каркас из брусьев. Форма каркаса и его размеры могут быть различными. Непременными условиями при выборе каркаса являются: возможность быстрого и прочного крепления полиэтиленовой пленки, герметичность, возможность использования в теплицах машин и механизмов. Объем воздуха на 1 м² площади теплицы должен быть не менее 2 м³. При объеме воздуха менее 2 м³ создаются неблагоприятные микроклиматические условия: увеличиваются количество и сила заморозков, наблюдаются

очень высокие температуры в дневное время. При слишком больших объемах увеличиваются затраты на устройство теплиц и снижается эффективность микроклимата.

Теплицы должны быть герметичными. Не рекомендуется крыши закрывать рамами с натянутой полиэтиленовой пленкой, так как в этом случае не создается надлежащей герметичности, в теплицы проникает дождевая вода, а теплый воздух улетучивается через кровлю. Следует избегать также закрытия боковых стен рамами, иначе в ветреную прохладную погоду теплицы будут быстро остывать, снизится влажность воздуха и содержание углекислого газа. Хорошая герметичность обеспечивается при полотнообразном покрытии пленкой.

Для проветривания в крыше теплиц устраиваются фрамуги или вентиляционные окна. Так как используемые теплицы холодные, т. е. без применения искусственного подогрева, температурный режим в них поддерживается только за счет герметизации.

Температура воздуха в теплице должна быть в пределах $+10-30^{\circ}\text{C}$. Для ее повышения весной теплицы герметизируют. При достижении температуры воздуха выше $+30^{\circ}\text{C}$ ее снижают проветриванием или кратковременным включением поливной системы.

Конструкции применяемых холодных теплиц весьма разнообразны. Чаще используются стационарные теплицы блочного типа (рис. 14, *а*), состоящие из отдельных блоков размером $(2,2-4,1)\times 6\times 4,8$ м, высота в карнизе – 2,2 м, в коньке – 4,1 м. Перегородок между блоками нет. Арочные теплицы (рис. 14, *б*), в отличие от блочных, имеют несущие конструкции в виде арок. В такой теплице больше света, она наиболее экономична.



Рис. 14. Типы теплиц:
а – блочный; *б* – арочный

Каркасы теплицы и гряды в них устраивают осенью, а весной в период обильного снеготаяния покрывают пленкой. Снимают пленку постепенно. В середине августа поднимают боковые покрытия, верх открывают в первой половине сентября. При таких условиях до наступления ранних осенних заморозков посадочный материал успевает хорошо одревеснеть и сформировать верхушечную почку. В тот же период демонтируют оросительную сеть.

Поливная система в теплицах представляет собой комплект водопроводных труб с разбрызгивающими насадками. Полив осуществляется дождеванием в виде мелких капель (тумана).

В качестве субстрата используется верховой торф фрезерной заготовки слабой степени разложения. Он не уплотняется и не требует рыхления, мало засорен сорняками, обладает высокой гигроскопичностью и антисептическими свойствами.

Для минерального питания сеянцев вносятся основные и микроудобрения. Оптимальная кислотность (для сосны и ели $\text{pH} = 4\text{--}6$) достигается известкованием. Известь, фосфорные, калийные и часть азотных удобрений вносятся в торф до посева семян. Остальная часть добавляется в виде подкормки в период роста. На 1 м^3 фрезерного торфа необходимо 2,5 кг суперфосфата, 1 кг сульфата калия, 0,5 кг мочевины, 10 г борной кислоты, 16 г сульфата меди, 15 г сульфата марганца, 6 кг мела или известковой муки. Торф завозится в теплицы и разравнивается слоем 15–18 см. Минеральные удобрения рассеиваются по поверхности туковой сеялкой и заделываются в торф дисковой бороной в 4–5 следов. Планировка субстрата производится брусом, а грядки делаются самоходным шасси за счет уплотнения торфа колесами. Созданные таким способом гряды опрыскиваются 0,2%-ным раствором микроудобрений. Посев семян производится сеялкой в возможно ранние сроки, когда температура субстрата на глубине 5 см достигает $+6^\circ\text{C}$, и должен заканчиваться не позднее 30 апреля. Сроком сева определяется продолжительность роста сеянцев под пленочным покрытием.

Оптимальная густота выращивания сеянцев для подвоев сосны – 500 шт./ м^2 , ели – 700 шт./ м^2 . После посева производится обильный полив. Средняя дневная норма полива 2–2,5 л воды на 1 м^2 посева. В первой половине вегетации полив производится ежедневно, затем – реже. Полив в течение дня проводят многократно с экспозицией в 0,5 мин, но так, чтобы норма полива в сумме не превысила среднедневную. Оптимальной считается влажность субстрата 70–80% от полной его влагоемкости. Относительная влажность воздуха поддерживается в норме (60–90%).

В течение вегетационного периода осуществляются внекорневые подкормки сеянцев растворами азотных и калийных удобрений с помощью опрыскивателей. Первую подкормку карбамидом проводят после массового появления всходов, вторую и третью – с интервалом в 10 дней. За один прием на 1 м² расходуется 4–4,5 л раствора концентрацией 0,2%. Подкормка азотными удобрениями должна быть закончена не позже 15 июля.

Подкормка калийными удобрениями проводится трехкратно, начиная с середины июня, с промежутками в 10 дней и нормой расхода 3,5–4,5 л/м² (концентрация раствора 0,5%).

Саженцы для подвоев выращиваются в цилиндрах из полиэтиленовой пленки диаметром 10 см и высотой 20 см или в рулонах диаметром 30 см и высотой 20 см. При выращивании саженцев применяются такие же субстраты и нормы минеральных удобрений, создаются аналогичные микроклиматические условия, как и при выращивании сеянцев.

В каждом цилиндре выращивается по одному саженцу, в рулоне – 10. Высаживают в цилиндры и рулоны однолетние сеянцы сосны и двухлетние сеянцы ели, выращенные здесь же, в теплице. Годными к прививке считаются саженцы ели высотой 25–35 см и диаметром у корневой шейки 4–6 мм, саженцы сосны высотой 20–25 см и диаметром 5–7 мм. Этих размеров они достигают за один вегетационный период выращивания в цилиндре.

Можно подвойный материал получать и по следующей технологии. В подготовленные цилиндры высевают вручную 3–5 шт. семян и заделывают их промытым речным песком на глубину 1 см. Сеянцы выращиваются в том же режиме, что и посева на грядках. По достижении сеянцами (в цилиндре оставляют один лучший) возраста 2-х лет для сосны и 3-х лет для ели производится прививка. К этому времени сеянцы достигают требуемых размеров. Данный способ выращивания подвойного материала более экономичен.

Прививка в теплице проводится весной – с начала апреля до конца мая – и летом – с июля до половины августа. Для прививки используются черенки, которые заготавливаются из концов ветвей (прироста последнего года) плюсовых деревьев. Заготовка привойного материала для весенних прививок проводится с января до начала вегетационного периода, а для летних – за 1–3 дня до прививки. С верхней или средней части кроны плюсовых или элитных деревьев нарезаются ветви длиной 0,5–1 м, укладываются в полиэтиленовые мешки, которые помещаются в холодильник с температурой 0–+1°С или в снеж-

ные бурты. С одного дерева можно в среднем получить до 100 привойных черенков через каждые три года.

Прививка производится методом «вприклад сердцевиной на камбий», когда диаметр стволика подвоя в месте прививки больше или равен диаметру черенка, или методом «вприклад камбием на камбий», если диаметр подвоя меньше диаметра черенка. На каждый привитый саженец прикрепляется этикетка с номером плюсового дерева. Это будет и номер клона.

Привитые растения находятся в теплице один год, после чего на второй год после прививки их выносят и выращивают на открытом воздухе еще один сезон. На постоянное место плантации прививки высаживают в двухлетнем возрасте (по возрасту привоя). Годными к пересадке считаются растения, имеющие высоту не менее 30 см и прирост привоя за последний год у сосны – 10 см, ели – 5 см.

4.8. Создание постоянных лесосеменных участков и выделение хозяйственных семенных насаждений

4.8.1. Постоянные лесосеменные участки. Семенные плантации не являются единственным источником семян при организации постоянной семенной базы на селекционной основе. В ее состав входят также постоянные лесосеменные участки и хозяйственные семенные насаждения. В селекционном отношении ПЛСУ менее эффективны, чем семенные плантации. Хотя в процессе изреживания и проводится многократный отбор деревьев, в молодом возрасте трудно дать их объективную селекционную оценку. Поэтому нельзя рассчитывать на достаточно высокие наследственные качества семян с ПЛСУ. Тем не менее они составляют большую долю семенных насаждений постоянной лесосеменной базы. Это объясняется относительной простотой и меньшей стоимостью создания ПЛСУ по сравнению с созданием, например, прививочной семенной плантации, заложенной садовым способом [8, 14].

Постоянные лесосеменные участки создают *двумя способами*:

– формированием путем изреживания высокопродуктивных и высококачественных для данных условий местопроизрастания естественных насаждений семенного происхождения или лесных культур известного происхождения;

– редкой первоначальной посадкой стандартных саженцев (сеянцев), выращенных из семян, заготовленных в лесных генетических резерватах, плюсовых насаждениях, с плюсовых деревьев, на ЛСП, а также посевом семян, заготовленных на этих лесосеменных объектах.

Для закладки ПЛСУ вторым способом используют смесь семян не менее чем с 50 деревьев. Подбор деревьев для размещения на ПЛСУ производят с учетом типов условий их местопроизрастания или с учетом группы типов леса, объединенных по одинаковому плодородию и влажности почв. Для видов, имеющих хорошо выраженные фенологические формы, закладку ПЛСУ осуществляют отдельно по каждой феноформе.

При создании ПЛСУ первым способом объект должен размещаться в наиболее распространенных оптимальных условиях произрастания с продуктивностью не ниже второго класса бонитета. Для хвойных пород это молодняки 5–10 лет в фазе смыкания или в первые годы после смыкания, у которых живая крона с хорошо развитыми ветвями начинается не выше 0,5–1 м от поверхности земли. Для дуба – насаждения семенного происхождения 40–60 лет, порослевого происхождения – 10–15 лет. Насаждения могут быть как чистыми, так и смешанными, но с преобладанием главной породы. Большинство деревьев в насаждении должны быть прямоствольными с хорошо и равномерно развитыми кронами, без следов каких-либо повреждений и заболеваний. Рельеф желателен ровный, допустимы некрутые склоны южной и юго-западной экспозиции, почва хорошо дренированная. Площадь, отводимая под ПЛСУ, должна быть не менее 10 га с хорошими подъездными путями.

Главным мероприятием по формированию ПЛСУ является *изреживание деревьев*. При этом решаются следующие задачи:

- улучшается качественный состав древостоя;
- обеспечиваются хороший рост, развитие и обильное плодоношение семенных деревьев;
- создаются благоприятные условия для заготовки плодов и семян.

Изреживание насаждений возможно равномерным или коридорным способом. При равномерном изреживании проводят в несколько приемов. При коридорном способе прорубают коридоры шириной от 6 до 10 м (на севере коридоры уже, на юге шире) и оставляют кулисы шириной до 4 м, в которых проводят равномерное изреживание.

В лесных культурах подлежащие удалению ряды в коридорах вырубать в один или два приема. Перед первым приемом изреживания производят отбор кандидатов в семенные деревья. Если насаждение представлено культурами, то сначала выделяют семенные ряды, а затем в этих рядах (при коридорном способе – в кулисах) отбирают семенные деревья, на которые масляной краской наносят букву «С». К ним относят деревья здоровые, лучшие по росту и форме ствола, строению и раз-

витию кроны, если возможно – плодоношению. Деревья, подлежащие вырубке, отмечают затесками.

Период повторяемости, число изреживаний и их интенсивность устанавливают с учетом лесорастительных условий, густоты, возраста и сомкнутости крон насаждений. *Периоды повторяемости и число приемов* изреживания в насаждениях ПЛСУ по породам следующие:

- сосна – повторяемость 3–5 лет, число приемов 2–5;
- ель – повторяемость 5–6 лет, число приемов 3–5;
- дуб – повторяемость 5–10 лет, число приемов 3–5;
- лиственница – повторяемость 3–4 года, число приемов 2–5.

Интенсивность каждого приема изреживания должна быть такой, чтобы не снизить жизнестойкость насаждения. Для сосны и ели сомкнутость полога поддерживается в пределах 0,5–0,6, дуба – 0,6–0,7 и лиственницы – 0,4–0,5. При первом наиболее интенсивном изреживании допускается выбирать от 50 до 70% деревьев в зависимости от густоты их стояния. Очередное изреживание назначают при разрастании крон более установленной сомкнутости. К окончанию формирования ПЛСУ на 1 га должно расти 150–300 деревьев в зависимости от древесной породы (для сосны – 150–200, ели – 200–300, дуба – 150–200).

Окончательное формирование ПЛСУ, зависящее от принятого периода повторяемости, числа изреживаний и возраста насаждения, при первом изреживании завершают у хвойных пород в возрасте 25–30 лет, у дуба – 35–85 лет.

При формировании ПЛСУ коридорным способом направление коридоров желательно выбирать с востока на запад. В этом случае южные опушки кулис будут хорошо освещаться солнцем, что вызовет усиление плодоношения деревьев.

Для обеспечения регулярного и обильного плодоношения и создания благоприятных условий для заготовки шишек и семян производят рыхление почвы, внесение минеральных удобрений, формирование (обрезку) крон семенников, уничтожение травянистой растительности, посев многолетнего люпина и других сидератов, известкование почвы, борьбу с вредителями и болезнями, охрану от потрав животными и от пожаров.

Зачисление ПЛСУ в постоянную лесосеменную базу производят после проведения второго приема изреживания. На каждый ПЛСУ, зачисленный в постоянную лесосеменную базу, составляют паспорт в двух экземплярах с занесением в сводную ведомость. Паспорта и сводные ведомости являются документами постоянного хранения.

ПЛСУ отграничивают в натуре противопожарными минерализованными полосами шириной 3–4 м. По углам границ участка устанавливают столбы, на которых черной краской делают надпись: ПЛСУ, порядковый номер участка в пределах предприятия, название породы, год закладки и площадь участка.

Пример решения задачи на создание ПЛСУ методом изреживания

Дано. Объект для создания ПЛСУ представлен лесными культурами ели европейской известного происхождения. Возраст объекта составляет 8 лет; схема смешения пород – ЕЕЕЕ; размещение посадочных мест – 3,3×1 м; сохранность культур составляет 94%; тип условий местопроизрастания – С₂; рельеф участка ровный.

Решение. Поскольку объект представлен лесными культурами известного происхождения, следовательно, для создания ПЛСУ необходимо применять метод изреживания. Изреживание будем проводить в несколько приемов до тех пор, пока на 1 га не останется 200–300 деревьев, но для этого сначала определяем исходную густоту посадки лесных культур по формуле

$$N = \frac{10\ 000}{a \cdot b}, \quad (9)$$

где N – исходная густота посадки лесных культур, шт./га; a – ширина междурядий, м; b – шаг посадки растений, м.

$$N = \frac{10\ 000}{3,3 \cdot 1} = 3030 \text{ шт./га.}$$

Зная исходную густоту посадки и сохранность лесных культур, определяем густоту стояния деревьев на 1 га:

$$N' = \frac{N \cdot S}{100}, \quad (10)$$

где S – сохранность лесных культур, %.

$$N' = \frac{3030 \cdot 94}{100} = 2848 \text{ шт./га.}$$

Создание ПЛСУ у ели должно быть закончено к 25–30 годам. Период повторяемости каждого приема принимаем 5 лет. Интенсивность приемов зависит от густоты стояния деревьев. При густоте свыше 5000 шт./га интенсивность первого приема составляет 70%, а при меньшей – 50%. В нашем случае интенсивность первого приема при-

нимаем 50%. Количество деревьев на 1 га после его проведения рассчитываем по формуле

$$N'_1 = \frac{N' \cdot (100 - I)}{100}, \quad (11)$$

где I – принимаемая интенсивность приема, %.

$$N'_1 = \frac{2848 \cdot (100 - 50)}{100} = 1424 \text{ шт./га.}$$

Интенсивность следующего приема устанавливаем также 50%. Тогда после его проведения на 1 га останется

$$N'_2 = \frac{1424 \cdot (100 - 50)}{100} = 712 \text{ шт./га.}$$

Интенсивность третьего приема – 50%. Количество деревьев после его проведения составит

$$N'_3 = \frac{712 \cdot (100 - 50)}{100} = 356 \text{ шт./га.}$$

В данном случае через 5 лет необходимо провести еще один прием по формированию ПЛСУ для обеспечения необходимой густоты. Интенсивность принимаем 20%. Тогда после его проведения на 1 га останется

$$N'_4 = \frac{356 \cdot (100 - 20)}{100} = 285 \text{ шт./га.}$$

Таким образом, необходимое количество приемов в нашем случае составляет 4. Первый прием проводим в возрасте насаждения 8 лет. Так как период повторяемости был принят 5 лет, тогда второй прием проводим в возрасте 13 лет, третий – в возрасте 18 лет, четвертый – в возрасте 23 лет.

4.8.2. Хозяйственные семенные насаждения. ПЛСУ начинают давать обильный урожай несколько позже, чем прививочные семенные плантации. Но интенсивная эксплуатация тех и других начинается в среднем через 10–12 лет после их закладки. До этого времени заготовка семян производится в хозяйственных семенных насаждениях.

Хозяйственные семенные насаждения отбирают в приспевающих и спелых древостоях нормальной селекционной категории. Площади

таких насаждений устанавливают на основании программ развития лесного семеноводства. Хозяйственные семенные насаждения хвойных видов выделяют для заготовки шишек со срубленных деревьев. Рубку главного пользования насаждений, выделенных в качестве хозяйственных семенных, производят в урожайный год в сроки, оптимальные для заготовки шишек с учетом особенностей древесного вида.

Семенные насаждения дуба эксплуатируются на корню. Для удобства сбора желудей дуба в семенных насаждениях вырубает подлесок, скашивают травянистую растительность, убирают сучья.

Перед началом эксплуатации в хозяйственных семенных насаждениях проводят отбор и отметку семенных деревьев. Для улучшения селекционной структуры и создания хороших условий для семеношения проводят изреживание (семеноводческую рубку), в результате чего вырубается деревья других пород и минусовые деревья данной породы с доведением полноты насаждения до 0,5–0,6. При этом улучшаются условия освещения крон оставленных деревьев и удаляются нежелательные опылители, что способствует повышению урожайности семян и улучшению их наследственных качеств. Кроме вышеуказанных применяют и другие методы повышения урожайности: внесение удобрений, рыхление почвы.

4.9. Семеноводческие центры

Создание и эксплуатация постоянной лесосеменной базы на селекционной основе показали, что здесь есть ряд сложностей, связанных со спецификой работ, не свойственных для производственной деятельности лесхозов. К ним относятся аттестация объектов ПЛСБ, заготовка привойного материала, выращивание привитых растений с точным соблюдением клоновой принадлежности, правильное размещение клонов на ЛСП, селекционная оценка клонов и многие другие. Отечественный и зарубежный опыт свидетельствует, что для успешного решения всех вопросов создания и эксплуатации ПЛСБ в лесном хозяйстве необходимы специальные производственные организации, которые получили название семеноводческих центров. В Республике Беларусь систему селекционно-семеноводческой службы возглавляет Республиканский лесной селекционно-семеноводческий центр (рис. 15).

Главной *целью деятельности РЛССЦ* является сохранение ценного генофонда древесных растений республики, повышение продуктивности, экологического и ресурсного потенциала лесов на основе развития и совершенствования постоянной лесосеменной базы.



Рис. 15. Республиканский лесной селекционно-семеноводческий центр

Основная задача РЛССЦ – высокопрофессиональная организация ведения лесного селекционного семеноводства. РЛССЦ выполняет следующие функции:

- ведение отбора, учета плюсовых деревьев и насаждений, генетических резерватов, документации на все объекты постоянной селекционной базы республики;

- выращивание лесного селекционного посадочного материала и обеспечение потребностей лесхозов в нем при закладке объектов постоянной лесосеменной базы;

- оказание методической помощи лесхозам в организации лесного селекционного семеноводства, питомнического хозяйства и лесовосстановления;

- организация работы постоянных комиссий по проведению аттестации объектов постоянной лесосеменной базы, постоянных лесных питомников лесхозов республики;

- изучение, обобщение, пропаганда и внедрение в практику лесного хозяйства научно-технических разработок, передового отечественного и зарубежного опыта в области лесного семеноводства, лесосеменного дела, питомнического хозяйства и лесовосстановления;

- осуществление контроля за качеством проводимых лесхозами работ по учету ожидаемого урожая семян лесных древесно-кустарниковых видов, за соблюдением лесхозами технологии заготовки, хранения и переработки лесосеменного сырья и лесных семян, за внедрением в производство научно-технических разработок в области лесного семеноводства, лесопитомнического хозяйства, лесовосстановления и лесоразведения;

– проведение анализов по определению посевных качеств семян древесно-кустарниковых видов, степени энтомологической и фитопатологической зараженности лесных семян, сеянцев, саженцев и почвы; оформление и выдача документов, подтверждающих качество лесных семян в соответствии с требованиями действующих стандартов;

– переработка и хранение семян древесно-кустарниковых видов;

– разработка рекомендаций, методик и наставлений, совершенствование действующих государственных стандартов и других нормативно-технических документов в области лесной селекции, лесного семеноводства, питомнического хозяйства и лесовосстановления;

– осуществление научно-технических связей с другими организациями по вопросам ведения лесного семеноводства, лесосеменного дела, питомнического хозяйства и лесовосстановления.

В настоящее время в РЛССЦ существуют *четыре отдела*:

– отдел лесного семеноводства и лесовосстановления;

– производственный отдел;

– центральная аналитическая лаборатория;

– научный отдел.

С созданием в 2002 году РЛССЦ была проведена реорганизация системы семенного контроля, усовершенствована схема организации и управления лесным семеноводством, внедрены современное оборудование и технология заготовки, переработки и хранения семян хвойных пород [15].

Кроме РЛССЦ в стране также организованы современные крупные семеноводческие центры на базе ГОЛХУ «Глубокский опытный лесхоз», ГЛХУ «Ивацевичский лесхоз», ГЛХУ «Горецкий лесхоз» и ГЛХУ «Щучинский лесхоз».

ЛИТЕРАТУРА

1. Царев, А. П. Генетика лесных древесных растений / А. П. Царев, С. П. Погиба, Н. В. Лаур. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. – 381 с.
2. Царев, А. П. Селекция и репродукция лесных древесных пород / А. П. Царев, С. П. Погиба, В. В. Тренин. – М.: Логос, 2003. – 520 с.
3. Гончаров, О. В. Генетика: задачи / О. В. Гончаров. – Саратов: Лицей, 2005. – 352 с.
4. Кочергин, Б. Н. Задачи по молекулярной биологии и генетике / Б. Н. Кочергин, Н. А. Кочергина. – Минск: Народная асвета, 1982. – 80 с.
5. Тихомирова, М. М. Генетический анализ: учеб. пособие / М. М. Тихомирова. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 280 с.
6. Абрамова, З. В. Практикум по генетике / З. В. Абрамова, О. А. Карлинский. – Л.: Колос, 1979. – 192 с.
7. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю. П. Алтухов [и др.]; под общ. ред. Ю. П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
8. Лесное семеноводство. Общие требования: СТБ 1709–2006. – Введ. 18.12.06. – Минск: Госстандарт, 2006. – 13 с.
9. Отбор плюсовых насаждений и деревьев лесообразующих пород БССР: утв. М-вом лесн. хоз-ва Респ. Беларусь 18.04.80. – Гомель: БелНИИЛХ, 1980. – 18 с.
10. Рекомендации по закладке испытательных культур и архивов клонов плюсовых деревьев главных лесообразующих пород: утв. М-вом лесн. хоз-ва Респ. Беларусь 08.03.92. – Гомель: БелНИИЛХ, 1992. – 20 с.
11. Методические рекомендации по созданию лесосеменных плантаций хвойных второго порядка: утв. М-вом лесн. хоз-ва Респ. Беларусь 20.10.94. – Гомель: БелНИИЛХ, 1994. – 29 с.
12. Вересин, М. М. Справочник по лесному селекционному семеноводству / М. М. Вересин, Ю. П. Ефимов, Ю. Ф. Ефимов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 245 с.
13. Рекомендации по созданию лесосеменных плантаций дуба черешчатого в БССР: утв. М-вом лесн. хоз-ва Респ. Беларусь 15.06.88. – Гомель: БелНИИЛХ, 1988. – 16 с.
14. Савченко, А. И. Создание семенных плантаций и постоянных участков основных лесообразующих пород в лесхозах Белорусской ССР: метод. указания / А. И. Савченко, Е. Г. Орленко, Л. С. Василевская. – Минск: Польша, 1977. – 51 с.
15. Республиканский лесной селекционно-семеноводческий центр [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://rlssc.by>. – Дата доступа: 01.11.2011.

ОГЛАВЛЕНИЕ

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ	3
ВВЕДЕНИЕ	4
1. УЧЕНИЕ О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ Г. МЕНДЕЛЯ	5
1.1. Моногибридное скрещивание	5
1.2. Дигибридное скрещивание	9
1.3. Полигибридное скрещивание	12
2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	14
2.1. Сцепленное наследование	14
2.2. Взаимодействие генов	17
2.2.1. Взаимодействие аллельных генов	17
2.2.2. Взаимодействие неаллельных генов	20
3. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ	26
4. ЛЕСНОЕ СЕМЕНОВОДСТВО	28
4.1. Цели, задачи и основные принципы лесного семеноводства	28
4.2. Структура и элементы постоянной лесосеменной базы на селекционной основе. Селекционные категории семян	29
4.3. Организация селекционного фонда. Генетическая оценка плюсовых деревьев	33
4.3.1. Выделение селекционного фонда	33
4.3.2. Испытательные культуры плюсовых деревьев	36
4.4. Клоновые лесосеменные плантации	38
4.5. Генеративные и гибридно-семенные плантации	42
4.6. Выбор и подготовка участка под лесосеменные плантации	46
4.7. Выращивание посадочного материала для создания лесосеменных плантаций в условиях контролируемой среды	50
4.8. Создание постоянных лесосеменных участков и выделение хозяйственных семенных насаждений	55
4.8.1. Постоянные лесосеменные участки	55
4.8.2. Хозяйственные семенные насаждения	59
4.9. Семеноводческие центры	60
ЛИТЕРАТУРА	63

Учебное издание

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Учебно-методическое пособие

Составители: **Поплавская** Лилия Францевна
Тупик Павел Валерьевич
Ребко Сергей Владимирович

Редактор *Ю. А. Ирхина*
Компьютерная верстка *Ю. А. Ирхина*
Корректор *Ю. А. Ирхина*

Издатель и полиграфическое исполнение:
УО «Белорусский государственный технологический университет».
ЛИ № 02330/0549423 от 08.04.2009.
ЛП № 02330/0150477 от 16.01.2009.
Ул. Свердлова, 13а, 220006, г. Минск.