

# **ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ**

**Учебно-методическое пособие  
для студентов заочной формы обучения  
специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство»**

Минск БГТУ 2006

Учреждение образования  
«БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

# **ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ**

**Учебно-методическое пособие  
для студентов заочной формы обучения  
специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство»**

Минск 2006

УДК 630\*165(075.8)  
ББК 28.04я73  
Г 34

Рассмотрено и рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом университета

Составитель *Л. Ф. Поплавская*

Рецензенты:

доцент кафедры генетики биологического факультета  
Белорусского государственного университета,  
кандидат биологических наук *В. С. Анохина*;  
доцент кафедры лесозащиты и садово-паркового строительства  
Белорусского государственного технологического университета,  
кандидат биологических наук *Т. М. Бурганская*

**Генетика и селекция** : учеб.-метод. пособие для студентов  
Г 34 заочной формы обучения специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство» / Сост. Л. Ф. Поплавская. – Минск : БГТУ, 2006. – 56 с.

ISBN 985-434-679-X.

В издании приведены основные теоретические сведения дисциплины «Генетика и селекция», включающие вопросы классической генетики, сохранения и передачи наследственности в ряду поколений, изменчивости организмов. Изложены основные методы селекции и сортового семеноводства лесных древесных пород, методы сохранения генофонда, включены задания для выполнения контрольной работы по дисциплине. Пособие позволит студентам самостоятельно ориентироваться в вопросах генетики и селекции лесных древесных пород, а также изучить приемы и методы селекции и сортового семеноводства.

**УДК 630\*165(075.8)**  
**ББК 28.04я73**

**ISBN 985-434-679-X**

© УО «Белорусский государственный технологический университет», 2006

Учебное издание

## **ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ**

Учебно-методическое пособие

Составитель

**Поплавская** Лилия Францевна

Редактор Е. С. Ватеичкина

Подписано в печать 12.10.2006. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага офсетная. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 3,4. Уч.-изд. л. 3,5.

Тираж 100 экз. Заказ .

Учреждение образования

«Белорусский государственный технологический университет».

220050. Минск, Свердлова, 13а.

ЛИ № 02330/0133255 от 30.04.2004.

Отпечатано в лаборатории полиграфии учреждения образования

«Белорусский государственный технологический университет».

220050. Минск, Свердлова, 13.

ЛП № 02330/0056739 от 22.01.2004.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебная дисциплина «Генетика и селекция» является одной из основных в подготовке инженеров лесного хозяйства, поскольку применение селекционно-генетических методов позволяет наиболее эффективно решать вопросы повышения продуктивности лесных насаждений, улучшения их качества и увеличения жизнестойкости. В Лесном кодексе указано, что основными направлениями для повышения продуктивности и устойчивости лесных насаждений являются развитие лесосеменной базы и перевод лесокультурного производства на селекционную основу.

Селекция, по определению Н. И. Вавилова, представляет собой эволюцию, направляемую волей человека. Улучшение форм, сортов растений и пород животных, придание им новых черт и особенностей развития с наследованием этих особенностей в ряду поколений всегда предусматривает изменение наследственности организма.

Эффективная и целенаправленная селекционная работа требует знаний о материальной сущности наследственности, ее преемственности в ряду поколений, изменчивости организмов и закономерностях наследования. Наука, изучающая наследственность и изменчивость организмов, называется генетикой. Закономерности наследственности и изменчивости растений, установленные генетикой, лежат в основе селекционной работы.

Главные лесообразующие породы размножаются семенным путем, поэтому потребность в семенах для производства лесных культур весьма велика. Семена должны не только отличаться высокими посевными качествами, но и иметь хорошие наследственные свойства. Получением семян в массовом количестве занимается лесное семеноводство, опирающееся на генетико-селекционные принципы.

Настоящее методическое пособие ставит своей задачей обратить внимание студентов на наиболее важные принципиальные вопросы генетики, лесной селекции и семеноводства, помочь разобраться и правильно понять основные генетико-селекционные положения.

## 1. ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ

**Введение.** Селекция как научная дисциплина. Генетика – теоретическая основа селекции. Специфика лесной селекции. Значение лесной селекции и генетики в создании сортового семеноводства лесных пород. Роль лесной селекции в охране окружающей среды.

**История генетики и селекции растений.** Зарождение селекции в процессе окультуривания растений. Додарвиновский период практической селекции. Учение Ч. Дарвина об эволюционных факторах и творческом характере искусственного и естественного отбора. Последарвиновский период развития научной и промышленной селекции. Значение работ Г. Менделя в развитии генетики. Значение молекулярной биологии в развитии генетики. Современный генетический период развития селекции. Роль лесной селекции в создании сортового семеноводства лесных древесных пород.

### 1.1. Генетические основы селекции

**Наследственность и методы ее изучения.** Понятие о наследственности и наследовании. История определения наследственности в связи с этапами развития генетики. Эволюционное учение Ч. Дарвина. Г. Мендель – основатель генетики. Законы наследственности Г. Менделя. Методы изучения наследственности.

**Цитологические основы наследственности.** Материальные основы наследственности. Структура клетки. Роль отдельных органоидов клетки (ядра, цитоплазмы, пластид, митохондрий) в передаче наследственной информации. Хромосомы – носители наследственной информации, их морфология и структура. Генетический код. ДНК хромосом и принцип записи наследственной программы. Ген и генотип организма. Норма реакции и фенотип. Механизм регуляции синтеза белков в клетке. Цитоплазматическая наследственность.

**Преемственность наследственности в ряду поколений.** Передача наследственной программы при различных способах размножения. Митоз и его роль при вегетативном размножении.

Мейоз и его роль при половом размножении. Спорофиты и гаметофиты. Передача наследственной информации через соматические и половые клетки. Апомиксис. Эволюционное значение оплодотворения голосеменных и покрытосеменных растений.

**Изменчивость и методы ее изучения.** Понятие об изменчивости в качестве фактора отбора. История изучения изменчивости в связи с этапами учения о биологическом виде. Типы изменчивости по Ч. Дарвину, К. А. Тимирязеву. Внутривидовая изменчивость и формы ее проявления. Методы изучения изменчивости растений.

**Изменчивость и наследственность.** Фенотипическая (модификационная) ненаследственная изменчивость. Типы наследственной изменчивости. Мутационная изменчивость: генная, геномная и хромосомная. Комбинационная изменчивость. Значение наследственной изменчивости в эволюции. Учение Н. И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости.

**Закономерности наследования при доминировании признаков.** Особенности методики работы Г. Менделя по изучению наследования признаков в ряду поколений. Явление доминирования первого поколения и правило расщепления гибридов второго поколения при моногибридном скрещивании. Полигибридное скрещивание. Статистический характер расщепления. Методика гибридологического анализа.

**Наследование при взаимодействии генов.** Основные типы неаллельного взаимодействия генов: модифицирующее, комплементарное, эпистатическое и полимерное. Полимерия при наследовании количественных признаков. Непрерывная изменчивость при полимерном наследовании.

**Сцепленное наследование и хромосомная теория наследственности.** Сцепленное наследование и кроссинговер. Генетическое доказательство кроссинговера. Механизм кроссинговера. Генетические карты хромосом. Инбридинг.

**Внеядерная наследственность.** Цитоплазматическая наследственность. Методы изучения цитоплазматического наследования. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений. Значение ядра и цитоплазмы в наследовании признаков.

**Генетика популяций.** Популяция в качестве элементарной единицы эволюции. Основные черты популяции, определяющие генетический резерв вида. Воздействие на структуру популяций. Закон Харди – Вайнберга (генотипического равновесия популяций). Генофонд популяций.

## 1.2. Селекция лесных растений

**Сортоводство лесных древесных пород.** Основные направления развития лесной селекции. Сорт лесных пород в качестве средства производства. Методы оценки селекционного материала. Сортоиспытание лесных пород. Клоновое сортоводство. Популяционное сортоводство. Гибридное сортоводство. Методы оценки селекционного материала.

**Учение об исходном материале для селекции древесных растений.** Типы исходного материала. Учение Н. И. Вавилова об исходном материале для селекции. Понятие о генофонде вида. Методы сохранения генофонда. Обогащение исходного материала для селекции растений с учетом интродукции. Принципы подбора исходного материала для селекции древесных растений.

**Отбор как основной метод селекции.** Содержание и теоретические основы отбора как метода селекции. Массовый, групповой и индивидуальный отбор. Методы селекционной инвентаризации лесных древесных пород в природных насаждениях. Методы отбора и последовательность их применения в селекции лесных растений. Отбор на общую и специфическую комбинационные способности. Клоновый отбор. Эффективность отбора.

**Гибридизация как метод селекции.** Содержание и последовательность работы по селекции методом гибридизации. Теоретические основы гибридизации. История гибридизации как метода селекции. Типы скрещиваний, используемые при гибридизации. Простые: парные, диаллельные и реципрокные скрещивания. Сложные: возвратные, множественные, ступенчатые и межгибридные скрещивания. Генетические принципы подбора родительских пар. Характер наследования признаков гибридным потомством. Гетерозис как итог гибридизации. Скрещивание и пути преодоления нескрещиваемости по И. В. Мичурину. Внутривидовая отдаленная гибридизация. Межвидовые и межродовые скрещивания.

Основные результаты гибридизации растений, практическая эффективность и перспективы использования.

**Полиплоидия как метод селекции.** Эволюционное и генетическое значение полиплоидии растений. Классификация полиплоидов. Закономерности наследования при полиплоидии. Распространенность полиплоидии в природе. Полиплоидия в селекции древесных растений. Теория и практическое использование.

**Мутагенез как метод селекции.** Классификация и свойства мутаций. Спонтанные и индуцированные мутации. Классификация мутагенных факторов. Практические результаты селекции методом мутагенеза. Применение новых методов селекции (генной инженерии) в комплексе с мутагенезом при создании устойчивых сортов растений.

**Интродукция как метод селекции.** Условия, определяющие необходимость интродукции. Натурализация и акклиматизация. Значение интродукции для обогащения видового состава лесных растений. Методы интродукции. Задачи и перспективы акклиматизации растений. История и результаты интродукции лесных растений в Республике Беларусь. Современные научные принципы и методы интродукции растений.

**Частная селекция лесных древесных пород.** Общая схема селекционного процесса. Особенности географической, экологической и индивидуальной изменчивости видов. Цели селекции, методы селекции и последовательность их применения. Наиболее ценные формы и экотипы лесных видов. Частная селекция основных лесообразующих хвойных пород: сосны обыкновенной и ели европейской. Частная селекция основных лесообразующих лиственных пород: дуба, березы и осины.

### **1.3. Селекционные основы сортового семеноводства лесных древесных пород**

**Задачи сортового семеноводства.** Современное состояние лесного семеноводства. Основные положения Республики Беларусь по лесному семеноводству. Система лесного семеноводства в Республике Беларусь. Создание постоянной лесосеменной базы.

**Методы организации сортового семеноводства лесных древесных пород.** Отбор плюсовых насаждений и деревьев, оценка их наследственных качеств по семенному и вегетативному потомству. Элитное семеноводство. Временные и постоянные лесосеменные

участки. Лесосеменные плантации (клоновые и генеративные). Опыт и перспективы создания клоновых плантаций в Республике Беларусь. Гибридно-семенные плантации. Популяционные плантации и плантации последующих поколений. Урожайность семенных объектов. Выделение лесных генетических резерватов для сохранения генетических ресурсов основных лесобразующих пород. Современное состояние постоянной лесосеменной базы Республики Беларусь.

## 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ ОСНОВНЫХ РАЗДЕЛОВ ДИСЦИПЛИНЫ

### 2.1. Селекция как научная дисциплина

**Селекция** – наука, которая рассматривает теоретические основы и практические приемы и методы улучшения существующих форм, сортов растений и пород животных и создания новых форм, сортов и пород.

Селекция как наука включает следующие теоретические разделы:

- учение об основных направлениях селекционной работы (селекция на иммунитет, селекция на урожайность и технические качества продукции и т. д.);
- учение об исходном материале;
- учение о наследственной изменчивости;
- учение о роли среды в выявлении сортовых признаков и свойств;
- теорию гибридизации;
- теорию селекционного процесса;
- частную селекцию отдельных культур (например, селекцию пшеницы, картофеля, сосны).

Литература: [1, с. 4–10]; [3, с. 3–17].

### 2.2. Генетика – теоретическая основа селекции

**Генетика** – наука, изучающая наследственность и изменчивость организмов.

Важный вклад в выяснение сущности наследственности внес Грегор Мендель (1822–1884), опыты которого по скрещиванию растений лежат в основе большинства современных исследований по наследственности. Он изучил характер наследования отдельных признаков и открыл законы, по которым отдельные наследственные признаки передаются от родителей к детям и их более далеким потомкам.

#### **Законы Г. Менделя:**

1. У гибридов первого поколения из каждой пары контрастирующих признаков развивается только один, а второй не проявляется, как бы исчезает. Проявляющийся признак был назван доминантным, а подавляемый – рецессивным. Это явление получило название доминирования, а позднее – первого закона Менделя, или

закона единообразия гибридов первого поколения.

2. При самоопылении во втором гибридном поколении возникают особи как с доминантными, так и с рецессивными признаками. Причем отношение первых ко вторым в среднем равно 3 : 1. Это явление было названо законом расщепления, или вторым законом Менделя.

При последующем самоопылении гибридов растения с рецессивными признаками дают константное потомство, устойчиво сохраняющее признак родителя, а среди растений с доминантным признаком  $\frac{2}{3}$  вновь расщепляются в соотношении 1 : 3 и лишь  $\frac{1}{3}$  остается константной. Отсюда следует, что хотя все растения с доминантным признаком внешне были однородными, содержащиеся в них наследственные задатки оказались различными.

Таким образом, анализ потомства во втором гибридном поколении выявил следующие два типа расщепления:

1) по внешнему проявлению признака, которое выражается отношением 3 : 1;

2) по наследственным задаткам, выраженным отношением 1 : 2 : 1.

Позже первый тип расщепления был назван расщеплением по фенотипу, т. е. по внешнему расщеплению признака, второй – по генотипу, т. е. по наследственным задаткам.

3. На основании одновременного анализа наследование нескольких пар контрастирующих признаков у скрещиваемых горохов (цветки белые и красные, горошины желтые и зеленые, морщинистые и гладкие) Мендель установил, что каждая пара признаков ведет себя независимо от другой. Независимое расщепление и случайное комбинирование признаков в тех случаях, когда родители разнятся по двум и более парам контрастирующих наследственных особенностей, было названо третьим законом Менделя.

Открытие Менделя позволило установить два принципиально важных явления:

- признаки организма определяются отдельными наследственными факторами, которые передаются через половые клетки;

- отдельные признаки организмов при скрещивании не исчезают, не разбавляются и не смешиваются, а сохраняются в

потомстве в том же виде, в каком они были у родительских организмов.

Открытие этих явлений относится к закономерностям наследования.

Литература: [2, с. 3–9]; [1, с. 4–10]; [4, с. 38–49].

### **2.3. Материальная сущность наследственности**

Под *наследственностью* понимается свойство родителей передавать свои признаки и особенности развития следующему поколению. Благодаря этому из зиготы (исходной клетки) при половом размножении или из группы соматических клеток при бесполом размножении возникает новый организм с комплексом признаков, свойств и особенностей развития, присущим его родителям. Такое сходство обусловлено тем, что с самого начала и на протяжении всей жизни дочерний организм развивается в основном так же, как и родители. Но для этого необходима вполне определенная четкая программа. Связь между поколениями осуществляется через клетку, следовательно, эта программа заключена в клетках.

Растительная клетка состоит из клеточной оболочки и протопласта. Протопласт состоит из цитоплазмы и ядра. В цитоплазме находятся органеллы (рибосомы, митохондрии, пластиды) и мембранные системы.

Все основные жизненно важные процессы происходят в цитоплазме. Для жизнедеятельности клетки необходима энергия. Ее доставляют в клетку некоторые соединения, в частности глюкоза. В специальных структурах, которые называются митохондриями, энергия, заключенная в химических связях этих соединений, извлекается и преобразуется так, чтобы клетки могли ее использовать. В процессе обмена в клетку проникают различные сложные вещества. Чтобы быть использованными клеткой, они должны расщепиться на более простые составные элементы. Эти процессы происходят в особых тельцах, называемых лизосомами. Лизосомы – это своеобразные химические цеха клетки.

Наряду с расщеплением в клетках идут процессы синтеза различных соединений и в первую очередь белков. Синтез осуществляется в мельчайших тельцах – рибосомах, которыми усеяна эндоплазматическая сеть. На рибосомах идет сборка белковых молекул, и поэтому их называют «фабриками» белка, или «сборочными станками». В цитоплазме растительных клеток имеются

также пластиды, которые осуществляют фотосинтез (хлоропласты), синтез крахмала и пигментов (лейкопласты и хромопласты).

Ядро составляет примерно одну треть массы клетки и занимает 10–20% от общего ее объема. Ядро имеет зернистый сетчатый вид благодаря нитям хроматина. Кроме хроматина, в ядре содержится одно или несколько ядрышек. Ядро отделяется от цитоплазмы оболочкой с многочисленными порами, через которые осуществляется взаимообмен различными веществами между ядром и цитоплазмой.

Биохимическую основу ядра составляют белки, нуклеиновые кислоты, липоиды. Присутствуют также различные минеральные соли, в основном соли кальция и магния.

Ядро играет активную роль в метаболизме клетки, в стимуляции синтеза белков, и, самое главное, ядро является носителем наследственности. Почти вся наследственная информация хранится в особых хроматиновых нитях, которые при делении клетки превращаются в хромосомы. Именно на хромосомах записана та наследственная программа, по которой должно идти развитие нового организма.

Каждая хромосома имеет сложную структуру, в основе которой лежат нуклеиновые кислоты и белки.

Растительные клетки подразделяются на соматические и половые. В соматических клетках каждого вида организмов имеется свой, типичный для данного вида набор хромосом, называемый кариотипом. В соматических клетках число хромосом в два раза больше, чем в зрелых половых клетках. Это объясняется тем, что *зигота* – исходная соматическая клетка, из которой в результате многократного деления формируется весь организм, образуется в результате слияния мужской и женской половых клеток и объединения их наборов хромосом. Набор хромосом в соматических клетках называется диплоидным и обозначается « $2n$ », в половых клетках – гаплоидным и имеет обозначение « $n$ ».

Хромосомы, входящие в состав клетки, также морфологически разнородны. Но поскольку диплоидный набор клетки является суммой двух гаплоидных наборов (один от отца, другой от матери), в нем всегда содержатся парные, совершенно одинаковые по своей морфологии хромосомы, которые называются гомологичными.

Хромосомы состоят из белков и дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). ДНК является материальным субстратом, на молекулах которого записана наследственная информация.

ДНК – биологический полимер со сложной линейной структурой и огромной молекулярной массой. Каждая молекула ДНК состоит из двух параллельных цепочек, включающих сахарную группу (дизоксирибозу) и фосфорную кислоту, которые чередуются в цепочках в строго однородной последовательности. Кроме того, в состав ДНК входят четыре азотистых основания: аденин, тимин, цитозин и гуанин. К каждой сахарной группе присоединено по одному азотистому основанию. Азотистые основания одной цепочки соединяются с азотистыми основаниями другой цепочки и образуют таким образом двухцепочную структуру. При этом аденин может соединяться только с тимином, а цитозин – только с гуанином. Такие пары азотистых оснований называются комплементарными. В каждой цепочке три рядом расположенных компонента – фосфорная кислота, сахарная группа и присоединенное к ней азотистое основание составляют нуклеотид. Поскольку во всех нуклеотидах фосфорная кислота и сахарная группа одинаковы, они различаются между собой лишь азотистыми основаниями. Нуклеотиды являются элементарными «кирпичиками», которые, располагаясь в два ряда, образуют молекулы ДНК.

В пространственном отношении молекулы ДНК представляют как бы винтовую «лестницу», закрученную в виде спирали, «ступеньками» которой являются пары азотистых оснований. По такому принципу построена ДНК у всех организмов, начиная от бактериальной клетки и заканчивая человеком. Различия заключаются в числе разных нуклеотидов и их взаимном расположении и сочетании в цепочках ДНК. Последнее обстоятельство и играет главную роль в наследственности.

Известно, что основным строительным веществом клеток, а следовательно, тканей, органов и организма в целом служат, прежде всего, белки. Дочерний организм имеет те же признаки и свойства потому, что с момента зарождения и в процессе развития у него синтезируются те же белки и в той же последовательности, что и у родителей (при половом размножении) или исходной особи (при бесполом размножении).

Таким образом, сущность наследственности состоит в том, что синтез белков в возникающем и развивающемся организме идет по той же программе, что и в родительских организмах (или в организме исходной особи при бесполом размножении). Следовательно,

программа синтеза белков в клетке записана на цепочках ДНК хромосом различным сочетанием четырех разных нуклеотидов.

Роль переносчика наследственной программы из клеточного ядра в цитоплазму на рибосомы выполняет информационная рибонуклеиновая кислота (иРНК). иРНК синтезируется на ДНК как на матрице и в отличие от ДНК имеет одноцепочечную структуру и содержит лишь часть наследственной информации. После своего синтеза иРНК переходит из клеточного ядра в цитоплазму и попадает на рибосомы. Здесь на рибосоме в соответствии с наследственной программой и с помощью третьего вида нуклеиновых кислот – транспортных РНК, которые подтягивают к рибосомам необходимые аминокислоты, и происходит синтез белковых молекул. Таким образом, в клетках организма возникают определенные белковые комплексы, которые обуславливают его наследственные признаки и свойства.

Единицей наследственности принято считать ген. *Ген* – единица наследственной информации; структурно это участок молекулы ДНК (и некоторых видов РНК) или последовательность нуклеотидов, которой может быть приписана определенная функция в организме. Гены располагаются в хромосомах в линейном порядке. Каждый ген содержит информацию об определенном белке.

Различают генотип и фенотип особи. Совокупность всех генов организма составляет генотип, т. е. его наследственную основу. *Генотип* любого организма обладает известной широтой, выражающейся в том, что в организме сразу никогда не реализуется вся его наследственная основа, всегда имеется запас возможностей, позволяющий организму проявлять нормальную жизнедеятельность при известных колебаниях внешних факторов, приспосабливаться к новым условиям среды. Способность генотипа обеспечивать в определенных пределах изменчивость организма в зависимости от меняющихся условий среды называется нормой реакции. Отсюда следует, что *фенотип* – это наблюдаемые признаки особи, проявляющиеся в результате реализации генотипа в определенных условиях среды.

Литература: [2, с. 10–25]; [1, с. 45–48, 50–56, 72–81]; [4, с. 63–65, 108–116, 123].

#### 2.4. Генетический код

Единица генетической информации, определяющая, какая из аминокислот будет встраиваться в синтезирующуюся молекулу белка, названа **кодоном**. Всего кодонов 64, из них 61 кодируют аминокислоты, и три кодона – УАА, УАГ и УГА – служат стоп-сигналами, обозначающими конец трансляции.

Поскольку каждый кодон состоит из трех нуклеотидов, генетический код триплетен, является вырожденным, неперекрывающимся и универсальным. Вырожденным он называется потому, что одной аминокислоте (за исключением метионина и триптофана) соответствует более одного кодона. В кодонах для одной аминокислоты первые два нуклеотида часто бывают одинаковыми, а третий может меняться. Кодоны не перекрываются, т. е. соседние триплеты не имеют общих оснований. Кроме того, они не содержат каких-то разделительных знаков, имеют линейный порядок считывания информации, а также характеризуются совпадением порядка их расположения в иРНК и порядком аминокислот в синтезирующемся белке. Универсальность кода заключается в том, что у животных, растений, бактерий и вирусов одинаковые кодоны кодируют одни и те же аминокислоты в молекуле белка.

Литература: [4, с. 119]; [1, с. 77–78].

## **2.5. Преемственность наследственности в ряду поколений**

Передача наследственной программы в ряду поколений осуществляется в процессе размножения организмов. В основе размножения лежит процесс деления клетки. Известны два способа размножения: бесполое и половое.

При **вегетативном размножении** из группы соматических клеток, составляющих какой-либо вегетативный орган или его часть, возникает и развивается новое растение, которое полностью походит на исходную особь. Это обеспечивается клеточным делением, главным в котором является митоз – непрямоe деление клеточного ядра. Различают четыре стадии митоза: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Между двумя митотическими делениями клетки ядро находится в стадии интерфазы.

На стадии **интерфазы** хромосомы находятся в виде слабоскрученных хроматиновых нитей. В этот период происходит накопление веществ, необходимых для синтеза ДНК и белков, и накопление энергии для процесса деления. Но самым главным

процессом, происходящим в интерфазе, который обуславливает наследственную равноценность всех клеток, является удвоение молекул ДНК, или редупликация ДНК. На стадии *профазы* хромосомы утолщены и переплетены, оболочки ядра и ядрышек не видны. На стадии *метафазы* хромосомы расположены в центре ядра клетки в виде звезды. В *анафазе* хромосомы расходятся к полюсам клетки. На стадии *телофазы* внутри клетки на двух полюсах видны вновь образовавшиеся ядра, у некоторых из клеток ядрышки, а также оболочка ядра восстанавливаются.

В результате митоза из одной клетки с диплоидным набором хромосом образуются две клетки с таким же (диплоидным) набором хромосом. Так, благодаря митозу при росте организма вновь образующиеся соматические клетки получают полный набор хромосом, содержащий всю наследственную программу, что и обеспечивает преемственность наследственности при вегетативном размножении.

**Половой процесс размножения** предусматривает, прежде всего, образование мужских и женских половых клеток. Это специализированные клетки, которые отличаются от соматических, имеющих диплоидный набор хромосом, тем, что содержат их в два раза меньше, т. е. имеют гаплоидный набор хромосом. Поэтому в общем цикле формирования половых клеток существенная роль принадлежит механизму, обеспечивающему уменьшение числа хромосом. Он заключается в особом типе клеточного деления, который называется мейозом. На определенной стадии созревания материнские клетки пыльцы и зародышевых мешков вступают в особый тип клеточного деления – мейоз, который включает два последовательных деления ядра. Первое заключается в уменьшении числа хромосом вдвое и называется редукционным, второе сходно с митозом и называется эквационным. И первое, и второе деления состоят из четырех фаз, которые имеют те же названия, как и в митозе, но в первом мейотическом делении они протекают несколько иначе.

В *профазе I* гомологичные хромосомы притягиваются друг к другу и соединяются по всей длине, образуя биваленты. Этот процесс называется **конъюгацией** гомологичных хромосом. Каждый бивалент состоит из четырех хроматид. Очень часто несестринские хроматиды перекрещиваются между собой. В местах их перекреста могут происходить обмены генами. Это явление носит название

**кроссинговера.** На стадии *метафазы I* видны хромосомы, образующие веретено деления; с полюса клетки можно рассмотреть биваленты и сосчитать их число. В *анафазе I* гомологичные хромосомы расходятся к противоположным полюсам, в результате чего их число в будущих дочерних ядрах уменьшается вдвое. При этом важно отметить, что отцовская и материнская хромосомы каждой гомологичной пары могут отходить к любому из двух полюсов. Каждая пара в этом отношении ведет себя независимо от других пар хромосом. Это обстоятельство играет важную роль в изменчивости организмов, так как приводит к образованию новых комбинаций генов в возникающих генотипах. В *телофазе I* внутри клетки видны два ядра, более мелкие по размеру, чем исходные. Обе клетки получают по одной хромосоме от бивалента, а в сумме – половинное число всех хромосом, бывших в профазе I, при этом каждая хромосома остается двойной: сестринские хроматиды все это время держатся вместе благодаря общей центромере. После первого редукционного деления почти сразу же следует второе, которое идет по схеме митоза.

Таким образом, в результате первого редукционного деления образуются два ядра с половинным гаплоидным набором хромосом. При втором делении каждое дочернее ядро вновь делится, но уже митотически, с сохранением во вновь образовавшихся дочерних ядрах гаплоидных наборов хромосом.

В результате мейоза из одной клетки с диплоидным набором хромосом образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом.

Восстановление диплоидного набора хромосом происходит в результате оплодотворения, т. е. соединения мужской и женской половых клеток и образования исходной для будущего организма клетки зиготы с диплоидным набором хромосом.

Литература: [2, с. 26–42]; [1, с. 48–68]; [4, с. 70–73].

## **2.6. Изменчивость организмов**

**Изменчивостью** называют различия между особями одного и разных видов, между предками и потомками, возникающие как под влиянием наследственности, так и под действием внешних условий.

Первую классификацию изменчивости дал Ч. Дарвин, выделив следующие категории: соотносительную (коррелятивную) и

параллельную, индивидуальную и групповую, определенную и неопределенную. *Коррелятивная изменчивость* – это взаимосвязь изменения одних признаков с одновременным изменением других. *Параллельная изменчивость* – это проявление сходных признаков у различных видов и разновидностей.

Н. И. Вавилов на основании фактов параллельной изменчивости сформулировал закон гомологичных рядов и установил следующее. Генетически близкие виды и роды растений характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой параллельностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельной изменчивости форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений, в общем, характеризуются определенным циклом изменчивости,

которая проходит через все роды и виды, составляющие семейство. *Индивидуальная изменчивость* – это несхожесть некоторых признаков у отдельных особей. *Групповая, или внутривидовая, изменчивость* – изменчивость между внутривидовыми категориями (подвидами, расами, разновидностями и т. д.).

По классификации С. А. Мамаева, внутривидовая изменчивость подразделяется на следующие формы:

- индивидуальная изменчивость – это проявление компромисса между наследственной программой особи и конкретными экологическими условиями;
- половая изменчивость выражается в существовании в популяции форм, различающихся по полу;
- хронологическая (временная) изменчивость включает возрастную и сезонную изменчивости;
- экологическая изменчивость отражает воздействие на растение определенных факторов окружающей внешней среды. Примером экологической изменчивости может служить дуб, растущий на солонцах, сосна на болотах и др.;
- географическая изменчивость – результат дифференциации вида в пределах ареала в широтном и меридианном направлениях. Эта форма проявляется в образовании географических рас, или климатипов;
- гибридогенная изменчивость отмечается на границе ареалов различных видов в районах межвидовой спонтанной гибридизации;

- эндогенная изменчивость проявляется в изменчивости органов (листьев, побегов, семян, плодов, цветков и др.) в пределах особи.

Определенная и неопределенная наследственности, по Ч. Дарвину, рассматриваются как наследственная и ненаследственная изменчивости.

Литература: [2, с. 43–53]; [1, с. 11–33]; [4, с. 23–36].

### **2.6.1. Ненаследственная изменчивость**

Каждая особь с момента возникновения растет и развивается по определенной наследственной программе, т. е. в соответствии со своим генотипом. Но реализация этой наследственной программы, выражающаяся в признаках и свойствах конкретного фенотипа, во многом зависит от условий внешней среды.

Наследственные возможности организма в процессе его жизни в определенных условиях никогда полностью не реализуются. Благодаря этому организм, не изменяя своей наследственности (генотипа), способен существовать при известных колебаниях условий внешней среды в относительно разнообразной обстановке. Но в каждом отдельном случае он будет приобретать специфический облик, определяемый разным характером реализации генотипа в различных условиях существования. Следовательно, здесь мы имеем дело с изменчивостью только фенотипа, генотип организма не изменяется. Поэтому такая изменчивость характерна только для конкретной особи и по наследству потомкам не передается.

Наблюдаемая в природе широкая внутривидовая изменчивость и индивидуальность во внешнем облике организмов объясняется в известной мере разнообразием условий их существования и вследствие этого разным характером реализации генотипов в конкретных фенотипах. Изменения в организмах, обусловленные только этими причинами, по наследству не передаются, так как наследственная программа остается неизменной. Такая изменчивость является ненаследственной, фенотипической, или модификационной, а сами изменения носят название модификаций.

Вполне понятно, что эта форма изменчивости не может служить источником исходного материала для последующего естественного и искусственного отборов. Поэтому она имеет весьма ограниченное значение в эволюционном процессе и в селекции.

Литература: [2, с. 46–47]; [1, с. 13–14]; [4, с. 26–32].

### **2.6.2. Наследственная изменчивость**

Для эволюционного процесса имеет значение только наследственная изменчивость, которая, возникнув у отдельной особи, передается по наследству. Установлены различные причины, вследствие которых происходит изменение и нарушение наследственной программы. Это, прежде всего, перестройка ДНК и хромосом. Все изменения в структуре ДНК и хромосом объединяются под общим названием мутации. *Мутацией* называется внезапное и скачкообразное изменение наследственной программы. В зависимости от характера изменений, происходящих в хромосомах генотипа, мутации подразделяются на генные, хромосомные и геномные.

В случае *генных мутаций* изменения происходят в молекулярной структуре гена. Они вызываются нарушением очередности нуклеотидов в ДНК из-за вставок, выпадения или замены отдельных нуклеотидов. В результате происходит изменение считывания наследственной программы с ДНК, что приводит к изменению очередности аминокислот или их состава в полипептидных цепочках белков и в конечном итоге к возникновению мутаций. Генные мутации имеют наибольшее значение в эволюционном процессе и представляют большой интерес для селекции.

*Хромосомные мутации* обуславливаются перестройками хромосом и нарушением их структуры, происходящими обычно при клеточном делении. В зависимости от характера возникающих перестроек различают нехватки, делеции, дупликации, инверсии и транслокации хромосом. Изменчивость организмов при хромосомных перестройках в большинстве случаев связана не с нарушением структуры генов, а с изменением их взаимного расположения в хромосоме. Было установлено, что действие гена зависит от его положения в хромосоме и соседства с другими генами. Это явление названо «эффектом положения». Перестройки хромосом вызывают существенные изменения наследственной программы, приводят к значительному нарушению белкового синтеза и часто к гибели организма. При незначительных перестройках хромосом у организма возникают новые свойства и признаки. Хромосомные мутации

считаются наиболее широко распространенными, особенно при искусственном получении мутаций.

**Геномные мутации** обусловлены изменением числа хромосом в клетке, возникающем чаще всего в результате нарушений клеточного деления. При этом может иметь место уменьшение или увеличение числа хромосом с полными гаплоидными наборами, и тогда возникают гаплоиды и полиплоиды, или за счет изменения числа отдельных хромосом в диплоидном наборе образуются гетероплоиды.

Вызывая изменения наследственной программы, а следовательно, и белкового синтеза, мутации приводят к *мутационной изменчивости* организма.

Все изменения, происходящие в структуре ДНК, копируются в ее новых молекулах при редупликации, которые передаются во вновь образующиеся соматические и половые клетки. В результате потомство получает уже измененную наследственную программу. Поэтому изменения, возникшие в одном организме вследствие нарушения наследственной программы, наследуются потомками в ряду поколений.

Мутационная изменчивость характеризуется рядом свойств. Мутации могут происходить у любого организма, на любой стадии его развития, в различных тканях и клетках, возникают внезапно, без всяких переходов и являются устойчивыми в ряду поколений.

Мутации происходят под влиянием как внешних, так и внутренних факторов. Однако мутации всегда случайны, разнонаправлены и не соответствуют факторам, их вызывавшим. Для организма они могут быть и полезными, и вредными, но чаще всего они вредны, так как нарушают генный баланс, слаженность генотипа. Более того, мутации могут привести организм к гибели, и тогда они называются летальными.

В естественных условиях мутации возникают редко, но поскольку каждый вид состоит из миллионов особей, они имеют большее значение для эволюции вида.

Вторым видом наследственной изменчивости является *комбинационная*, которая возникает в результате полового размножения.

Литература: [2, с. 48–53]; [1, с. 18]; [4, с. 33–36].

## **2.7. Закономерности наследования**

Взаимодействие между генами часто носит сложный характер: один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков; один и тот же признак может развиваться под воздействием многих генов. Влияние одного гена на развитие двух и большего числа признаков называется *плейотропией*.

Известны два вида взаимодействия генов: аллельное и неаллельное. *Аллель* – это один ген из пары, находящийся в сходном локусе гомологичных хромосом и контролирующий развитие альтернативных признаков. Аллелью называется также форма состояния гена. Локус – место расположения гена на хромосоме.

**Взаимодействие аллельных генов.** Известны три основные формы взаимодействия между аллельными генами: полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование.

*Полное доминирование* – проявление в фенотипе гетерозигот продукта одного гена.

*Неполное доминирование* – явление, при котором у гибридов первого поколения полностью не проявляется ни один из родительских признаков. Например, при скрещивании красноплодного и белоплодного сортов земляники все первое поколение гибридов получается розовоплодным.

*Кодоминирование* – взаимодействие аллельных генов, при котором у гетерозигот в фенотипе присутствует продукт обоих генов. Примером кодоминирования является наследование у человека группы крови систем *ABO*. Группа крови контролируется серией множественных аллелей одного гена. Три аллели формируют шесть генотипов: *OO* – первая, *AA* или *AO* – вторая, *BB* или *BO* – третья, *AB* – четвертая группа крови. Кодоминирование свойственно также для изоферментов.

**Взаимодействие неаллельных генов.** Различают три формы взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, эпистаз, полимерия.

*Комплементарность* – это форма взаимодействия, обуславливающая при совместном сочетании новое фенотипическое проявление признака. Особенности расщепления потомства при комплементарном взаимодействии генов зависит от того, имеют ли эти гены самостоятельное фенотипическое проявление. Расщепление – 9 : 3 : 3 : 1; 9 : 7; 9 : 3 : 4; 9 : 6 : 1.

**Эпистаз** – это взаимодействие неаллельных генов, при котором один из них подавляет действие другого. Ген, подавляющий действие другого неаллельного гена, называется супрессором, или ингибитором, и обозначается соответственно буквами *S*, или *I*. Подавляемый ген называют гипостатичным. Эпистаз может быть доминантным и рецессивным. *Доминантным эпистазом* называют подавление действия гена доминантной аллелью другого гена. Расщепление потомков может быть различным: 13 : 3; 12 : 3 : 1. *Рецессивным эпистазом* называют взаимодействие неаллельных генов, при котором рецессивная аллель эпистатичного гена в гомозиготном состоянии подавляет действие другого гена. При одинарном рецессивном эпистазе рецессивная аллель одного гена подавляет действие другого (*aa* подавляет *B\_*). При двойном – рецессивная аллель каждого гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантной аллели (*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.

**Полимерия** – это взаимодействие неаллельных генов, однозначно влияющих на развитие одного и того же признака. Такие гены называются полимерными, или множественными, и обозначаются одиночными буквами с соответствующим индексом (например *A*<sub>1</sub>, *A*<sub>2</sub>). Чаще всего полимерные гены контролируют количественные признаки (высота растений, масса животных, яйценоскость кур, длина волокон у льна, содержание сахара в свекле и т. д.). Полимерия может быть кумулятивной (аддитивной, суммирующей) и некумулятивной. При *кумулятивной полимерии* степень проявления признака определяется числом доминантных аллелей соответствующих полимерных генов, содержащихся в генотипе особи. При *некумулятивной полимерии* степень развития признака зависит не от количества доминантных аллелей соответствующих полимерных генов, а лишь от их наличия в генотипе.

**Модифицирующее действие генов.** Теоретически любой ген, взаимодействуя с остальными, должен модифицировать проявление другого гена. Однако существуют группы генов, которые отчетливо показывают свое модифицирующее действие на проявление нескольких генов. У таких генов-модификаторов часто не обнаруживается их самостоятельное действие на особь. Об их

существовании мы узнаем по их влиянию на другие гены. По типу своего действия гены-модификаторы представлены двумя категориями: гены, усиливающие проявление признака, детерминируемого другим геном; гены, ослабляющие действие другого гена.

**Сцепленное наследование.** Каждый организм имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, одна хромосома несет не один ген, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков. Явление совместного наследования признаков называют *сцепленным*. Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Т. Морган.

#### ***Законы Моргана:***

1. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления.

2. В хромосоме гены расположены линейно.

3. В мейозе между гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер, частота которого прямо пропорциональна расстоянию между генами.

При кроссинговере образуются рекомбинантные хромосомы. В зависимости от особенностей образования гамет, различают:

- кроссоверные гаметы – гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер;

- некроссоверные гаметы – гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера.

Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от их размещения в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше вероятность перекреста между ними. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 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. Единица расстояния между генами названа морганидой.

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

Согласно хромосомной теории наследственности, гены в хромосомах располагаются линейно. На основании законов Т. Моргана о сцепленном наследовании и линейном расположении генов в хромосоме составляются генетические карты хромосом, т. е. схематическое изображение относительного положения генов, входящих в одну группу сцепления.

О положении гена в группе сцепления судят по проценту кроссинговера (количеству кроссоверных особей): чем больше процент кроссинговера или количество кроссоверных особей в  $F_2$ , тем дальше будут расположены анализируемые гены.

Литература: [1, с. 82–111]; [4, с. 38–61].

## 2.8. Генетика популяций

**Популяция** – совокупность особей определенного вида, в течение большого числа поколений населяющих определенную территорию, внутри которой осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же популяций той или иной степенью давления изоляции.

Во-первых, популяция – это совокупность особей одного вида. Поэтому в фитоценозе, в состав которого входят несколько видов растений, будет столько популяций, сколько там видов.

Во-вторых, для формирования популяции необходимо, чтобы особи конкретного вида в течение длительного времени, большого числа поколений, населяли определенную территорию. В связи с этим применение термина «популяция» к лесным культурам, где уже был проведен искусственный отбор и возраст которых незначителен (одно поколение), неправильно.

В-третьих, особи, составляющие популяцию, должны свободно скрещиваться между собой. Это самое главное условие, так как оно обеспечивает рекомбинацию генов и обуславливает сильную изменчивость, или полиморфизм, вида.

В-четвертых, каждая популяция должна быть отделена от соседних популяций такой степенью изоляции, которая исключает возможность свободного скрещивания между популяциями.

Несмотря на непрерывный процесс возникновения новых комбинаций генов в свободноразмножающихся популяциях, в них

устанавливается некоторое состояние равновесия. Всякая популяция по ее генетической структуре подчиняется менделевским законам наследственности, реализующимся в этом случае не в пределах отдельного скрещивания, а в целой совокупности особей. Эти закономерности наследования получили название закона Харди – Вайнберга.

Сущность закона Харди – Вайнберга. В большой панмиктической популяции с большой численностью особей и при отсутствии давления отбора или других эволюционных факторов устанавливается и затем сохраняется определенное соотношение особей с доминантными и рецессивными признаками, причем это соотношение остается длительно постоянным в ряду поколений и выражается следующим образом:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1,$$

где  $p$  и  $q$  – соответственно частота генов  $A$  и  $a$  в популяции.

Эта формула показывает численное соотношение генотипов в популяции для одного моногенного признака. Закон Харди – Вайнберга гласит, что если популяция находится в равновесном состоянии, то частота генов и генотипов у родителей и потомства не меняется.

Одна популяция отличается от другой набором и частотой аллелей различных генов, а также частотой и набором отдельных генотипов, поскольку каждая популяция стремится сохранить свое положение в местообитании. Этот набор частот генов и генотипов в каждой популяции называется ее генофондом. Надо добавить, что популяция отличается одна от другой не морфофизиологическими признаками, а количественным и качественным соотношением генотипов.

*Генетическая структура* – это частота встречаемости аллелей по большой совокупности генов. Она является устойчивой, эволюционно сложившейся характеристикой популяции, т. е. ее индивидуальным генетическим портретом. Нарушение генетической структуры популяции в ходе лесопользования может привести к ее гибели.

*Генетический анализ популяции* проводится по частоте встречаемости определенного признака; при этом статистическими

методами устанавливаются степень генетической обусловленности признака по коэффициенту наследуемости и коэффициент генетической корреляции. Для проведения генетического анализа в основном используются количественные признаки (высота, диаметр и др.), контролируемые совместным действием большого числа генов, взаимоотношение которых носит кумулятивный характер. Большое значение приобретает изучение генетической структуры популяций по элементарным морфологическим, качественным признакам, которые могут служить показателями генотипа отдельной особи. В качестве таких признаков могут выступать признаки формового разнообразия (строение семенных чешуй, цвет семян, тип ветвления, строение коры и др.).

В последнее время достаточно успешно для генетического анализа как отдельных генотипов, так и целых популяций применяется метод изоферментного анализа с использованием электрофореза. Сущность метода в том, что каждая белковая молекула обладает собственными размерами, молекулярной массой и, главное, зарядом в составе раствора. На основании этих различий и происходит разделение белков под влиянием электрического поля.

Анализ изоферментов дает возможность исследовать генетическую изменчивость популяций и видов, так как позволяет определить число полиморфных локусов в генофонде популяций, степень гетерозиготности отдельных деревьев и величину генетического различия между популяциями и видами.

**Факторы эволюции популяции.** Основным фактором эволюции популяции являются мутации. Они случайны, не направлены и идут в разнообразных направлениях. По этим причинам частота встречаемости определенных генов и распределение хромосом в популяции будут меняться. Возникновение и накопление мутаций в популяции называется *мутационным давлением*. Оно играет важную роль в изменении генетической структуры популяции. Распространение новой мутации в генофонде популяции зависит от того, в какой мере она влияет на жизнеспособность и плодовитость особи, а также от величины популяции.

*Естественный отбор* оценивает новые генотипы, возникающие в популяции в результате мутаций и рекомбинации генов при перекрестном опылении: жизнеспособные генотипы сохраняются, а с пониженной жизнеспособностью вытесняются. Это также приводит к

изменению генотипического состава популяции в направлении ограничения разнообразия генотипов.

Большинство наших лесных древесных пород относится к ветроопыляемым. Пыльца их отличается большой летучестью и разносится ветром на десятки и сотни километров. Поэтому абсолютной изоляции между популяциями не существует. Перенос пыльцы из одной популяции в другую создает новые комбинации генов, приводит к образованию новых генотипов и, следовательно, вызывает нарушение генетической структуры последней.

Литература: [1, с. 127–143]; [4, с. 23–36, 196–207].

## **2.9. Исходный материал для селекции растений**

Все разнообразие растительных форм как возделываемых человеком, так и дикорастущих, используемых при выведении новых сортов культурных растений, называют *исходным материалом*. Исходный материал может быть местного происхождения или интродуцированным из других регионов.

Согласно теории Н. И. Вавилова о центрах происхождения и разнообразия культурных растений, наибольшее разнообразие форм, разновидностей и видов тех или иных культурных растений, приуроченное к определенным областям, свидетельствует о географической локализации видообразовательного процесса этих культур.

Н. И. Вавилов установил восемь самостоятельных мировых очагов происхождения важнейших культурных растений, т. е. восемь самостоятельных центров введения в культуру различных растений: I. Китайский, II. Индийский, III. Индо-Малайский, IV. Среднеазиатский (Узбекистан), V. Переднеазиатский (Туркменистан, страны Кавказа), VI. Средиземноморский, VII. Абиссинский, VIII. Центральноамериканский, IX. Южноамериканский, X. Чилийский, XI. Бразильско-Парагвайский.

Н. И. Вавилов различал первичные очаги, или центры формирования культуры, где наблюдается ее разнообразие и где это растение, по мнению ученого, было впервые введено в культуру, и вторичные, возникшие в результате миграции отдельных форм из первичного центра. Степень изменчивости и концентрация доминантных генов достигают максимума в центре очага

формирования данной культуры и уменьшаются к периферии, где в результате отбора и других причин проявляются рецессивные признаки. Он отмечал, что исключительные типы часто встречаются на окраинах распространения культуры. Чем дальше от центров разнообразия, тем однороднее становится состав того или иного вида культурных растений. Виды, состоящие из пестрой смеси форм, при переселении из своих центров разнообразия попадают в новые условия, которые обычно более однообразны. Это означает, что здесь могут сохраниться только такие генотипы, которые будут обладать свойствами, имеющими решающее значение в новых условиях обитания.

В лесном хозяйстве в качестве исходного материала для селекции являются: экотипы, климатипы, эдафотипы, популяции и формы древесных видов.

**Экотип** – совокупность растений одного вида, которые занимают территорию с определенным комплексом условий существования и которые сформировались под влиянием естественного отбора, а также объединяют ряд общих наследственных особенностей растений, обуславливающих их устойчивость в данных условиях среды.

Каждый экотип занимает большую территорию, в разных частях которой имеет место существование различия в климатических условиях и продолжительности светового дня. Это определяет разнонаправленность естественного отбора и обуславливает выделение в пределах экотипа климатических рас, или климатических экотипов (**климатипов**), которые отличаются некоторыми морфологическими и эколого-физиологическими особенностями и отождествляются с разновидностями.

В пределах климатипа условия существования и, прежде всего, почвенно-грунтовые условия также неоднородны. Поэтому в каждом климатическом экотипе можно выделить почвенные, или эдафические, экотипы (**эдафотипы**).

При этом чем жестче условия местопроизрастания для данного вида, чем они специфичней, тем уже рамки отбора, тем более выровнены генотипы в определенном направлении и более однородны особи. В этом случае эдафотип приобретает четко выраженные черты, проявляющиеся в наследственных особенностях особей (например, сосна обыкновенная на меловых или засоленных почвах).

В благоприятных для конкретного вида условиях произрастания естественный отбор протекает значительно слабее. Поэтому здесь существуют и дают потомство особи, в наследственном отношении более разнообразные, а эдафотипы в целом не имеют четко выраженных черт.

В свою очередь экотипы состоят из *популяций*. Деревья, входящие в популяцию, часто имеют общие четко выраженные морфологические или физиологические признаки, которые обычно сами по себе не представляют хозяйственного интереса. Но находясь в определенной корреляционной связи с невидимыми, на первый взгляд, ценными для лесовода наследственными свойствами и качествами дерева, имеют существенное селекционное значение. Деревья по таким признакам объединяются в *формы* (например, узкокронная и ширококронная формы сосны, формы ели с различным типом ветвления (гребенчатые, зубчатые и т. д.), зеленокорая и серокорая осина и т. д.).

В любом насаждении каждая особь в наследственном отношении индивидуальна. Этим в значительной степени объясняются те фенотипические различия, которые наблюдаются между деревьями одной породы в насаждении (по высоте и диаметру ствола, его форме и очищаемости от сучьев, строению кроны, качеству древесины и т. д.).

Таким образом, виды древесных пород характеризуются весьма сложной наследственной структурой. Естественный ареал вида расчленяется на географические экотипы. Каждый географический экотип состоит из климатических экотипов, у которых в свою очередь выделяются эдафические экотипы. Это ареальные категории вида. Все они состоят из популяций. В популяциях выделяются формы. И, наконец, каждое дерево в популяции, имея присущий только ему генотип, отличается от других деревьев своими наследственными свойствами, признаками и особенностями развития.

Литература: [2, с. 54–62]; [1, с. 163–168]; [3, с. 20–24].

## 2.10. Генетический фонд

*Генетический фонд* – это основные наиболее важные структурные элементы видов, подвидов, экотипов и отдельных популяций древесных пород, представляющих интерес в хозяйственном и научном отношении.

В целях сохранения генетического фонда лесообразующих видов предусматривается охрана и воспроизводство в поколениях популяций, групп популяций и отдельных ценных внутривидовых структур.

В зависимости от ареала, частоты встречаемости, хозяйственной ценности вида и имеющихся практических возможностей используются следующие методы сохранения генетического фонда:

- выделение лесных генетических резерватов;
- сохранение отдельных насаждений и деревьев (эталонных, элитных, уникальных, плюсовых);
- создание коллекционных культур и архивов клонов;
- сохранение семян, пыльцевых зерен, меристем.

**Лесной генетический резерват** представляет собой участок леса, типичный по своим фитоценотическим, лесоводственным и лесорастительным показателям для данного природно-климатического (лесосеменного) района, на котором сосредоточена ценная в генетико-селекционном отношении часть популяции вида, подвида, экотипа.

Лесные генетические резерваты выделяются с целью получения высококачественного генетического материала для повышения продуктивности лесов в будущем. Они являются основной формой сохранения и поддержания генетического потенциала наиболее важных видов, подвидов, экотипов и отдельных популяций древесных пород. Организация лесных генетических резерватов должна проводиться с учетом сохранения типологического разнообразия лесов каждого лесосеменного района.

Резерваты в первую очередь должны выделяться в зоне оптимального произрастания видов, располагающих ценным генотипическим потенциалом, а также в районах, где существует угроза нарушения или потери генетического фонда ценных видов, подвидов, форм и популяций вследствие хозяйственной деятельности человека или неблагоприятных изменений природных условий.

Лесные участки, включаемые в резерват, ограничиваются визирами с установкой на углах столбов. На столбах указывают номер резервата, его площадь или площадь участка, древесную породу и год выделения.

Лесные генетические резерваты выделяются в плюсовых и нормальных насаждениях естественного семенного происхождения или искусственно созданных из местных семян, если это подтверждено документально. В отдельных случаях в резерваты могут быть включены участки полезащитных лесных насаждений и наиболее ценные посадки лесных культур из пород-экзотов. Лесные культуры, созданные из семян, сеянцев или черенков неизвестного происхождения, в состав лесных генетических резерватов не включаются. Не допускается также включение в резерваты популяций с генетическим составом, обедненным в результате хозяйственной деятельности человека или неблагоприятных изменений природных условий.

Размер лесных генетических резерватов определяется с учетом необходимости выделения участка леса, который достаточно полно отражает генотипический состав данной части популяции и позволяет поддерживать его в этом состоянии длительное время. С учетом этих особенностей устанавливаются следующие нормативы размеров лесных генетических резерватов:

- для сосны обыкновенной и всех видов ели – от 500 до 1000 га;
- для сосны кедровой сибирской, сосны кедровой корейской и всех видов березы – от 200 до 500 га;
- для липы мелколистной, всех видов дуба, бука, лиственницы, пихты, осины – от 100 до 200 га.

В малолесных районах для видов с малым ареалом, встречающихся редко в данном районе или распространенных мелкими участками, а также для экзотов допустимо выделение лесных генетических резерватов площадью менее 10 га.

Редкие и исчезающие виды при их распространении на площади менее 1500 га должны, как правило, полностью включаться в лесной генетический резерват.

Для обеспечения устойчивости насаждений резерватов вокруг них создаются специальные буферные зоны.

Количество лесных генетических резерватов для той или иной породы определяется исходя из размеров ареала и полиморфизма вида, его хозяйственного значения, наличия высокопродуктивных древостоев и других факторов, но должно быть не менее трех в каждом лесосеменном районе.

Основным видом возобновления леса в генетических резерватах является *естественное*. При необходимости проводятся мероприятия по содействию естественному лесовосстановлению.

В случае отсутствия семенного подроста допускается порослевое возобновление леса. В виде исключения лесные культуры могут создаваться в тяжелых природно-климатических условиях, когда длительное время не формируется естественный подрост основной лесообразующей породы, а также при малых площадях резерватов и угрозе заноса семян со стороны. Для создания таких культур используются семена местного происхождения, собранные в резервате или на прилегающих территориях, где произрастают аналогичные древостои. Применение химических способов ухода за насаждениями и для борьбы с сорной растительностью в лесных генетических резерватах, как правило, не допускается.

В лесных генетических резерватах производится заготовка семян и черенков методами и в размерах, не наносящих ущерба их генотипическому составу. В них запрещается всякая хозяйственная деятельность, угрожающая их сохранности в первую очередь по генотипическому составу или нарушающая естественный ход развития природных популяций.

Вторым методом сохранения генофонда является *сохранение отдельных насаждений и деревьев* (уникальных, эталонных, элитных, плюсовых). Целью сохранения отдельных насаждений и деревьев является обеспечение сбережения на длительную перспективу ценных насаждений и особей, произрастающих в природных условиях, для последующего использования их в селекционно-генетических работах.

Работы по выделению и сохранению отдельных насаждений и деревьев проводятся в соответствии с Основными положениями по лесному семеноводству в Республике Беларусь и указаниями о порядке отбора и учета плюсовых деревьев и насаждений.

Третий метод – это *создание коллекционных культур и архивов клонов*. Основная цель создания коллекционных культур – обеспечение сохранности редких и исчезающих видов и популяций древесных растений, особо ценных генотипов при невозможности сохранить указанные виды и популяции в природных условиях, а также при необходимости использования их в селекционной работе.

Объектом сохранения должны быть все виды древесных растений, занесенные в Красную книгу, редко встречающиеся экотипы, ценные формы, плюсовые и элитные деревья.

К категории коллекционных культур следует также относить оформленные в установленном порядке географические и испытательные культуры, а также культуры интродуцентов и архивы клонов. Основной путь сохранения ценных уникальных генотипов – вегетативная репродукция, а в случае, когда это невозможно, – семенное размножение.

Коллекционный участок состоит из двух частей: питомника и собственно коллекционного участка. Собственно коллекционный участок делится на три отделения: первое используется для выращивания потомства плюсовых деревьев; второе служит для выращивания редких и исчезающих популяций. Каждая популяция должна быть представлена потомствами 50–100 особей (от каждого потомства выращивается 100–200 шт. сеянцев). Третье отделение предназначается для выращивания семенного или вегетативного потомства отдельных уникальных деревьев в количестве не менее 200 шт. от каждого дерева.

Архивы клонов создаются в целях сбережения ценного генетического фонда в виде вегетативного потомства плюсовых и элитных деревьев основных лесобразующих пород. Назначением их является концентрация вегетативного потомства плюсовых и элитных деревьев в определенных пунктах данного региона.

Закладка клоновых архивов осуществляется в соответствии с методикой создания клоновых архивов плюсовых деревьев основных лесобразующих пород.

Последним четвертым методом сохранения генофонда является *сохранение семян, пыльцевых зерен, меристем*. Семенные архивы являются наиболее удобным способом сохранения генофонда для будущей работы по их генетическому улучшению. Время хранения семян варьирует от 1–3 до 5–30 лет в зависимости от древесной породы. Культуры тканей хранят в режиме глубокой заморозки.

Кроме перечисленных методов, генетический фонд сохраняется путем организации национальных парков, заповедников, заказников, ботанических и дендрологических садов. Все это охраняемые территории со специальным режимом ведения хозяйства.

Литература: [1, с. 165–168]; [4, с. 227–242].

## 2.11. Методы селекции

### 2.11.1. Отбор в селекции древесных растений

**Естественный отбор** происходит под действием климата, почвенных условий, влияния рельефа и живых организмов. Естественный отбор искореняет все неприспособленные к данным условиям произрастания биотипы, оставляя только те, которые смогли адаптироваться к конкретным условиям. Другими словами, естественный отбор – это выживание более приспособленных организмов в борьбе за жизнь. В результате естественного отбора сохраняются любые жизненно важные признаки, действующие на пользу организма и вида в целом, и образуются новые формы и виды. Естественный отбор встречается в форме центростремительного (стабилизирующего), центробежного (деструктивного) и линейного (направленного) отборов.

**Искусственный отбор** проводится человеком. В результате этого отбора на основе наследственности и изменчивости создаются новые хозяйственно ценные формы и сорта.

Искусственный отбор в свою очередь подразделяется на массовый, групповой и индивидуальный.

**Массовый отбор** – это отбор лучших экотипов (климатипов, эдафотипов). Массовый отбор осуществляется на основании результатов исследования географических и экологических культур. В пределах лесного фонда лесничества или лесхоза – это выбор типа леса и отбор в нем спелых и приспевающих насаждений. Этот первый этап селекции называется массовым отбором. При заготовке семян необходимо учитывать тип леса и тип условий местопроизрастания. Лучше всего заготавливать семена в насаждениях, произрастающих в лесорастительных условиях, аналогичных или близких лесорастительным условиям лесокультурных площадей.

Вторым этапом отбора является *групповой отбор*. Это отбор лучших популяций среди лучших экотипов. Оптимальный возраст насаждений для группового отбора равен возрасту спелости. В некоторых случаях допускается снижение возраста отбора. Для условий Республики Беларусь принят возраст отбора, начиная с третьего класса возраста. В этом возрасте наступает окончание интенсивного прироста в высоту и интенсивной дифференциации

деревьев и проявляется полностью генотип деревьев и насаждений. Групповой отбор проводится путем селекционной инвентаризации насаждений, при которой обследуемые насаждения подразделяются на три категории: плюсовые, нормальные и минусовые.

Основой для разделения насаждений на селекционные категории является продуктивность насаждений и доля участия в составе насаждения минусовых деревьев, с одной стороны, и плюсовых и лучших нормальных – с другой. Селекционные категории насаждений и показатели доли участия лучших и худших деревьев связаны с полнотой насаждения. К плюсовым насаждениям принято относить такие, полнота которых, если удалить из них все минусовые деревья,

составила бы не менее 0,6–0,5. К минусовым насаждениям относят такие, у которых удаление всех минусовых деревьев привело бы к образованию редины, т. е. древостоя с полнотой 0,3 и ниже. К нормальным относят все насаждения, которые не могут быть отнесены к плюсовым или минусовым.

В плюсовых, а иногда и в нормальных насаждениях проводят третий вид отбора – *индивидуальный*, при котором все деревья подразделяются на три категории: плюсовые, нормальные и минусовые. Сведения о селекционных категориях насаждений и деревьев изложены в методическом пособии [13].

Литература: [2, с. 79–82]; [1, с. 171–185]; [3, с. 33–58, 153–196]; [13]; [6, с. 7–38].

### **2.11.2. Гибридизация**

Скращивание организмов, имеющих разную наследственность хотя бы по одному или нескольким признакам, называется *гибридизацией*, а особи, возникшие в результате такого скрещивания, – *гибридами*.

Целью гибридизации является:

- повышение устойчивости древесных растений против различных заболеваний, повреждений и вредителей, повышение зимостойкости и засухоустойчивости, а также увеличение жизнестойкости и долговечности растений;
- повышение мощности и быстроты роста;

- улучшение качества древесины – плотности, структуры и др.;
- повышение декоративных качеств деревьев и кустарников и комбинирование их с устойчивостью к газам, задымлению и т. п.;
- улучшение качества плодов, повышение урожайности и содержания ценных веществ.

Одним из наиболее важных результатов гибридизации является гетерозис, проявляющийся у гибридного потомства.

Под *гетерозисом* обычно понимают повышенную мощность роста и продуктивности первого поколения гибридов в сравнении с родительскими формами. Однако гетерозисный эффект проявляется не только в повышенной мощности роста гибридов, но может наблюдаться при развитии физиологических, биохимических и морфологических признаков.

Различают гетерозис:

- соматический, проявляющийся в более мощном развитии вегетативных частей у гибридных организмов;
- репродуктивный, который выражается в более мощном развитии репродуктивных органов, в повышении плодovitости и урожайности;
- адаптивный, проявляющийся в повышении жизнеспособности и приспособленности растений к условиям среды.

Гетерозис проявляется только в первом гибридном поколении. Во втором и последующих поколениях он постепенно затухает вследствие расхождения генов.

Для объяснения причин гетерозиса разработано несколько гипотез: доминирования, сверхдоминирования и генетического баланса. Но не всякая гибридизация ведет к гетерозисному эффекту. Требуется подобрать для скрещивания такие родительские пары, которые бы несли нужные гены, т. е. пары с высокой комбинационной способностью. О комбинационной способности двух скрещиваемых растений судят по продуктивности их потомства в сравнении с другими скрещиваниями или свободным опылением. Чем больше гетерозисный эффект, тем выше комбинационная способность пар. Отбор форм с высокой комбинационной способностью проводится путем контролируемых скрещиваний с последующим испытанием гибридного потомства. Скрещивая одно какое-нибудь растение со многими другими, мы будем получать потомства, у которых гетерозисный эффект варьирует по отдельным гибридным

комбинациям. Средняя величина гетерозиса по всем этим комбинациям устанавливает общую комбинационную способность исходного растения. Отклонения же от среднего значения гетерозисного эффекта у той или иной конкретной комбинации определяет специфическую комбинационную способность.

В зависимости от систематической принадлежности скрещиваемых пар различают внутривидовую и отдаленную (межвидовую и межродовую) гибридизацию.

Скрещивание особей, принадлежащих к одному виду, но различающихся своей наследственностью, называется *внутривидовой гибридизацией*.

Задачи скрещиваний при этом могут быть различны. В связи с этим существуют следующие способы скрещиваний: комбинационное, трансгрессивное, межлинейное и отдаленное внутривидовое скрещивание.

Целью *комбинационного скрещивания* является комбинирование двух или нескольких признаков, имеющих у различных особей. Например, селекция может вестись на сочетание таких признаков, как мощность роста и высокое качество древесины, или качество древесины и устойчивость против гнили и т. д.

Цель *трансгрессивного скрещивания* – усиление в потомстве какого-то одного количественного признака. Например, предполагается, что рост дерева контролируется многими генами. Следовательно, продуктивность деревьев будет выше там, где будет наибольшее количество генов, контролирующих этот признак. Сущность трансгрессивного скрещивания состоит в максимальном накоплении генов, обуславливающих развитие данного признака, через последовательно проводимые скрещивания в ряду поколений.

*Межлинейное скрещивание* – это скрещивание двух чистых, или инбредных, линий с целью получения гетерозисного эффекта. Чистые линии – это совокупность генетически однородных организмов, возникающих в результате самоопыления у растений или длительного близкородственного скрещивания у животных. Чем больше поколений подвергается самоопылению, тем более однообразными становятся потомки. При этом сильно снижаются жизнестойкость растений, их рост и продуктивность. Чистые линии сами по себе значения не имеют. Они используются для скрещивания между собой.

У межлинейных гибридов первоначальная жизнеспособность восстанавливается, и при этом очень часто возникают гибриды, значительно превосходящие исходные растения.

Наиболее перспективным для использования в лесной селекции является *отдаленная внутривидовая гибридизация* путем скрещивания представителей различных климатипов. В случае удачного подбора родительских пар, т. е. пар с высокой специфической комбинационной способностью, можно получить гибридное потомство с четко выраженным гетерозисным эффектом.

**Отдаленная гибридизация** – это скрещивание растений, принадлежащих к разным видам или родам. Основной трудностью при межродовой гибридизации является нарушение генетического баланса, когда даже при одинаковом числе хромосом у скрещиваемых пар отдельные гены качественно различны и не соответствуют друг другу.

В естественной природе межродовые гибриды распространены очень редко, чаще встречаются межвидовые гибриды.

Главной задачей при межвидовых скрещиваниях является получение гибрида, обладающего мощным гетерозисным эффектом. Однако при этом, несомненно, преследуется и цель сочетания ценных признаков и свойств в гибридном потомстве.

Одной из основных трудностей в экспериментах по межвидовой гибридизации является не всегда хорошая скрещиваемость видов. Успех гибридизации в значительной степени определяется правильным подбором родительских пар для скрещивания.

Основные принципы подбора родительских пар:

- эколого-географический метод;
- подбор пар по элементам продуктивности растений;
- подбор пар по продолжительности отдельных фаз вегетации;
- подбор пар на основе различия по устойчивости сортов к заболеваниям.

Эколого-географический метод подбора родительских пар заключается в том, что признаки и свойства, разобщенные между географически и экологически отдаленными сортами и формами, объединяются в одном новом сорте в нужном их сочетании.

Подбор пар по элементам продуктивности растений производится с учетом различных составляющих продуктивности,

таких, например, как количество семян, даваемых растением, и масса 1000 шт. семян.

При подборе пар по продолжительности отдельных фаз вегетации стремятся достичь в гибридном сорте сочетания наиболее коротких отдельных фаз. Для этого нужно, чтобы исходные формы отличались по данному признаку: у одного сорта короткими должны быть одни фазы, у другого – другие. Для выявления этих сортов проводят фенологические наблюдения, отмечая продолжительность каждой фазы.

Подбор пар на основе различий устойчивости сортов к заболеваниям осуществляется с целью создания сортов, способных противостоять возможно большему числу физиологических рас паразитов при самых разнообразных экологических условиях.

При планировании скрещиваний всех категорий (внутривидовых, межвидовых и межродовых) нужно иметь в виду следующее:

1. Поскольку материнские растения передают потомству свои особенности обычно более полно, чем отцовские, то в целях получения сильного потомства в качестве материнского растения нужно брать здоровые, неистощенные экземпляры вида.

2. Для того чтобы обеспечить успешное скрещивание, надо брать молодые, только что вступившие в пору плодоношения растения, лучше всего впервые цветущие. При этом обеспечивается наилучший выход гибридных плодов и семян. Однако следует иметь в виду, что молодые растения обладают меньшей степенью передачи своих свойств гибридному поколению по сравнению со старшими по возрасту. Поэтому если те или иные свойства материнского растения должны быть ослаблены, то в качестве материнского необходимо брать молодые растения. В случае, когда в гибридных растениях нужно получить преобладание материнских свойств, это растение подбирается более старшего возраста.

3. Местные виды и формы наиболее устойчивы и приспособлены к местным условиям существования, отличаются большей способностью передавать свои свойства потомству. Полученные гибриды всегда уклоняются в сторону местных форм и сортов.

4. Дикие формы обладают обычно более сильной способностью к передаче своих свойств и признаков; культурные сорта имеют более слабую склонность к передаче своих свойств.

5. Скрещиваемые растения должны выбираться из географически отдаленных мест или из экологически неоднородных местообитаний.

6. Кроме географической и экологической отдаленности, скрещиваемые растения должны быть по возможности систематически отдаленными друг от друга.

Методы преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации: опыление смесью пыльцы; метод посредника; метод предварительного вегетативного сближения; подбор материнского растения с расшатанной наследственностью. Для преодоления бесплодия применяется метод полиплоидии, когда у полученных бесплодных форм искусственно увеличивают число наборов хромосом.

Отдаленное скрещивание лучше удается, если в качестве материнского подбираются растения с неустойчивой наследственностью. Наиболее успешно оно проходит на первом году цветения материнского многолетнего растения и в том случае, когда материнским растением служит гибрид с расшатанной наследственностью, который получен от скрещивания родителей, отдаленных по месту своего происхождения.

Метод посредника применяется в том случае, если две исходные формы не скрещиваются между собой. Тогда подбирают третью, которая может успешно скрещиваться с каждой из них. Подбранного посредника скрещивают с одним из родителей, а затем полученный гибрид – со вторым. Методом посредника получены, например, гибриды смородины, крыжовника, абрикоса.

Метод предварительного вегетативного сближения состоит в том, что перед скрещиванием один из родителей прививается на другом.

Метод смеси пыльцы с добавлением материнской основан на избирательной способности и оплодотворении, на сложном физиологическом влиянии разнovidной пыльцы на процесс оплодотворения.

Для достижения поставленных целей селекции и в зависимости от применяемого способа скрещивания в селекции используются различные типы скрещиваний. Все типы скрещиваний подразделяются на простые и сложные.

**Простыми** называют однократные скрещивания между двумя родительскими формами. При простых скрещиваниях гибриды получаются на основе комбинации материнской и отцовской форм. Простые скрещивания подразделяются:

- на парные ( $A \times B$ ) или ( $C \times D$ );
- диаллельные, когда каждая испытываемая линия или форма скрещивается со всеми другими линиями или формами ( $A \times B$ ,  $A \times C$ ,  $A \times D$ ,  $A \times E$ );
- реципрокные, при которых каждый из двух сортов или форм в одном случае является материнской формой, а в другом – отцовской ( $A \times B$  и  $B \times A$ ).

**Сложными скрещиваниями** называют скрещивания, когда в гибридизацию вовлекается более двух родительских форм или когда гибридное потомство повторно скрещивается с одним из родителей. Они подразделяются на множественные, возвратные, конвергентные, ступенчатые и межгибридные.

**Множественные скрещивания**, или *поликроссы* – это такие скрещивания, когда материнское растение опыляется смесью пыльцы нескольких видов и сортов. Этот вид скрещивания схематически можно изобразить так:  $A \times (B + C + D + E + \dots + n)$ , где буквой  $A$  обозначено материнское растение, а буквами  $B, C, D, E, \dots, n$  – отцовские растения, от которых берется пыльца для составления смеси пыльцы.

**Возвратные скрещивания**, или *беккроссы* – скрещивания, при которых гибрид повторно скрещивается с одной из родительских форм. Беккроссы схематически записываются следующим способом: 1-й год –  $A \times B$ ; 2-й год –  $(A \times B) \times A$  или  $(A \times B) \times B$ .

**Конвергентные**, или *насыщающие*, **скрещивания** – это возвратные повторные скрещивания. Схематически это выражается следующим образом: 1-й год –  $A \times B$ ; 2-й год –  $(A \times B) \times A$ ; 3-й год –  $((A \times B) \times A) \times A$ .

Этот метод скрещиваний часто применяется при выведении сортов, устойчивых к болезням. При насыщающих скрещиваниях признаки и свойства одного из родителей почти полностью вытесняются за исключением немногих генов.

**Ступенчатое скрещивание** – это скрещивание гибрида от простого скрещивания двух растений или двух сортов с третьим новым сортом или новым растением, затем с четвертым и т. д.

Соответствующая схема будет выглядеть следующим образом:  $A \times B$ ,  $(A \times B) \times C$ ,  $((A \times B) \times C) \times D$  и т. д.

*Межгибридными скрещиваниями* называют такие, при которых объединение наследственности нескольких родителей осуществляется не последовательно, как при ступенчатом, а параллельно после предварительного получения простых гибридов и последующего их скрещивания. Это вид скрещивания схематично можно изобразить так:  $A \times B$  и  $C \times D$ , а затем  $(A \times B) \times (C \times D)$ .

Литература: [2, с. 93–115]; [1, с. 187–199]; [3, с. 65–84]; [5, с. 169–195].

### 2.11.3. Мутагенез

*Мутагенез* – процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием внутренних или внешних естественных (спонтанный мутагенез) или искусственных (индуцированный мутагенез) факторов.

В зависимости от характера изменений мутации подразделяют на генные, геномные и хромосомные, а в зависимости от места возникновения – на генеративные и соматические. В зависимости от механизма воздействия на организм различают мутации спонтанные и индуцированные.

Мутации, возникшие в половых клетках, называются *генеративными*. Генеративные мутации передаются последующим поколениям в процессе полового размножения.

Мутации, возникшие в клетках других тканей, называются *соматическими*. Соматические мутации по своей природе ничем не отличаются от генеративных. Возникшая соматическая мутация образует свою ткань, которая может быть обнаружена на отдельной ветке или другой части растения. Особи, несущие отдельные участки мутантной ткани, называются мозаиками, или химерами. Если мутация произошла в точке роста зародыша на стадии семени, то мутантная клетка может дать начало всему растению. Соматические мутации передаются следующему поколению при размножении растения вегетативным путем из мутированной части. У организмов, размножающихся исключительно половым путем, соматические мутации не играют какой-либо роли в эволюции и не имеют значения в селекции.

Мутации, возникшие в природе под воздействием факторов внешней среды или в результате физиологических и биохимических изменений в самом организме без воздействия человека, называются *спонтанными*.

Частота спонтанных мутаций варьирует очень сильно. Каждый индивидуальный ген мутирует очень редко. Однако в связи с тем, что число генов у большинства видов чрезвычайно велико, общая частота мутирования в данном поколении может быть весьма значительной.

Среди факторов среды, вызывающих мутации, для долгоживущих древесных пород важную роль играет естественный радиационный фон.

Большинство мутаций приводят к понижению жизнеспособности или вовсе летальны. Чаще всего мутации нарушают равновесие внутри комплекса генетической системы, сложившейся в процессе эволюции. Каждый вид на протяжении длительной эволюции приспособился к определенному образу жизни, в определенных условиях среды. Поэтому вновь возникшие мутации будут, как правило, или вредными, или, по меньшей мере, менее ценными.

Появление мутаций всегда означает изменение нормы реакции. Поэтому новые мутации могут оказаться полезными в новых условиях среды. Мутации, возникшие на границах ареала данного вида, могут дать удачные изменения нормы реакции, которые позволят ему расширить ареал за счет освоения новых районов.

Все изложенное показывает, что все мутации, в том числе и вредные в данных условиях, представляют ценность в эволюционном отношении. Мутации создают резерв наследственной изменчивости данного вида, который позволяет виду приспосабливаться к меняющимся условиям среды и завоевывать новые жизненные пространства.

*Индукцированные мутации* – генетические изменения, вызванные воздействием мутагенов.

Выделяют две большие группы мутагенов: физические и химические. Физические мутагены в свою очередь подразделяются на электромагнитные (рентгеновские лучи, гамма-лучи) и корпускулярные излучения (электроны, протоны, нейтроны и альфа-частицы). Кроме указанных, в качестве мутагенных факторов могут

служить также ультрафиолетовые лучи и резкие понижения или повышения температуры окружающей среды.

Характерным отличием химических мутагенов от ионизирующих излучений является то, что последние дают всегда высокий процент хромосомных нарушений, в то время как химические вещества ведут в основном к изменениям отдельных генов и образованию мелких нехваток хромосом, что является более ценным для селекции. Наиболее известными химическими мутагенами являются: этилметансульфонат, этиленамин, диэтилсульфат, нитрозометилмочевина, нитрозоэтилмочевина.

Древесные породы по отношению к индуцированным мутациям характеризуются мутабельностью и радиационной чувствительностью.

**Мутабельность** – способность вида мутировать под воздействием на него внешних факторов.

**Радиационная чувствительность** – степень нарушения различных процессов и поражения тканей в результате влияния определенной дозы радиации. Радиационная чувствительность обычно оценивается критической дозой, т. е. экспозиционной дозой радиации, при которой выживает до 30–50% растений. Используется также понятие «летальная доза», при которой наблюдается 100%-ная гибель растений.

Хвойные породы имеют более высокую радиационную чувствительность по сравнению с лиственными. Из хвойных наиболее чувствительными по отношению к радиации являются кедр сибирский, лиственница сибирская и сосна обыкновенная. Значения критической дозы для этих пород равны 1–5 тыс. рентген. Самыми устойчивыми к радиации оказались ракитники с горных склонов и барбарис амурский. Довольно устойчивы к облучению липа крупнолистная и ясень обыкновенный.

Значение радиационной чувствительности древесных пород зависит от многих причин. Однако главной причиной, по мнению многих исследователей, является размер хромосом. Чем больше размер хромосом, тем более чувствительны растения к облучению. Более устойчивыми к облучению являются полиплоиды, гибриды, а также формы, обладающие гетерозисным эффектом.

Литература: [2, с. 116–159]; [1, с. 200–203]; [3, с. 95–112].

#### 2.11.4. Интродукция

Введение в культуры иноземных пород, которые в естественных условиях в диком виде не произрастают, называется *интродукцией*, а вводимые породы – *интродуцентами*, или *экзотами*.

Интродукция целесообразна в случаях:

- когда скорость роста вводимого экзота превосходит местную породу (например, лиственница);
- если древесина экзота по ценности лучше древесины местной породы (например, орех);
- когда экзоты дают ценные продукты, которые нельзя получить от местных пород (пихта сибирская, кедр сибирский, орех грецкий, облепиха);
- если экзоты в неблагоприятных лесорастительных условиях растут лучше местных пород (лиственница даурская на болотах);
- когда экзоты отличаются ценными декоративными качествами (дуб красный, клен серебристый, ель колючая, тополь пирамидальный).

Принято различать два вида интродукции: натурализацию и акклиматизацию.

Под *натурализацией* понимается интродукция породы в сходные условия, которые соответствуют видовым наследственным свойствам экзота. Экзот здесь также нормально существует, как и у себя на родине; успешно растет и хорошо размножается.

*Акклиматизация* – это вид интродукции, когда порода вводится в необычные условия, отличные от условий его родины, и для нормального существования этой породы необходимы существенные изменения ее видовых наследственных биологических и экологических свойств. В большинстве случаев лесоводы, говоря об интродукции, понимают под этим термином акклиматизацию.

Методы интродукции по И. В. Мичурину:

- перенос растения семенами, а не саженцами и черенками, благодаря этому растение формируется в новых условиях с самого начала роста и развития и оказывается более жизнеспособным в этих условиях;
- ступенчатая акклиматизация, суть которой заключается в постепенном продвижении экзота в новые условия путем семенного

размножения и искусственного отбора наиболее устойчивых особей в промежуточных пунктах интродукции;

- скрещивание географически и экологически отдаленных видов и сортов древесных пород с целью изменения их наследственности, что дает возможность сильно расширить границы интродукции, резко увеличить ее возможности.

В настоящее время разработаны современные научные методы интродукции растений. Теоретической основой этих методов являются генетико-селекционные положения:

1. Под влиянием новых условий среды организм может изменяться лишь в границах нормы реакции генотипа. Эти изменения фенотипические и не наследуются потомками. Сам генотип не меняется. Если новые условия среды выходят за границы нормы реакции генотипа, т. е. не отвечают наследственности организма, то организм в этом случае существовать не может и погибает.

2. Интродукция требует не единичных особей, а по возможности большого их числа. Это увеличивает вероятность того, что часть генотипов из числа интродуцированных будет подходящими для новых условий и обеспечит нормальное развитие своих фенотипов.

Именно через естественный и искусственный отбор наиболее подходящих новым условиям генотипов и осуществляется акклиматизация видов с изменением за счет этого видовых признаков, а не в результате изменения наследственных видовых признаков интродуцентов под влиянием прямого воздействия среды. **Полиморфизм** – широкая изменчивость вида в природе и культуре. Обширные естественные ареалы всегда являются положительным признаком при определении перспектив акклиматизации. Особенно легко поддаются акклиматизации полиморфные виды больших родов. Таковы дубы, сосны, ели, клены, шиповники, боярышники и др.

Главным условием успешности интродукции древесных растений в Республике Беларусь является их зимостойкость. Зимостойкость интродуцентов зависит в первую очередь от их географического происхождения. Она выше у растений из умеренных широт Евразии и Северной Америки. Интродукция возможна также из более южных широт, если интродуценты растут там в горных условиях.

Литература: [1, с. 168–171]; [3, с. 85–94].

## 2.12. Генная инженерия

**Генная инженерия** – генетическое конструирование живых организмов.

Специалисты в области генной инженерии занимаются выявлением интересующих их генов, клонированием генов, составлением рекомбинантных ДНК, генной терапией и модификацией генов. При этом необходимо определить отдельный ген, вырезать его из хромосомы одного вида и внедрить в хромосому другого вида. После многократной репликации гена возможно получение продукта в виде белка. Основное преимущество такой технологии состоит в том, что становится возможным массовое производство редких и дорогих органических веществ. В генной инженерии используются исключительно специфические инструменты, а также особая терминология.

ДНК-источник содержит необходимый ген, который вырезают и добавляют к ДНК-хозяину. ДНК-хозяина разрезают, чтобы внедрить ДНК-источник. Рекомбинантная ДНК представляет собой гибрид, полученный в результате слияния ДНК-источника и ДНК-хозяина. Рестриктазы – это особые ферменты, которые разрезают ДНК в специфических местах и позволяют ДНК-источнику внедриться в ДНК-хозяина.

Литература: [4, с. 131–138].

## 2.13. Клональное микроразмножение растений

**Клональным микроразмножением** называют массовое бесполое размножение растений в культуре тканей и клеток, при котором возникшие формы растений генетически идентичны исходному экземпляру. Клональное микроразмножение значительно ускоряет селекционный процесс, при размножении растений в культуре тканей происходит оздоровление посадочного материала, освобождение его от патогенных микроорганизмов и во многих случаях от вирусов. Методом культуры тканей удастся размножить растения, которые с трудом или совсем не размножаются вегетативно.

Работы по культивированию клеток и тканей растений проводят в асептических (стерильных) условиях. Получение растений с помощью клонального микроразмножения включает в себя следующие этапы технологического процесса:

- приготовление питательных сред;
- получение асептической культуры;
- культивирование эксплантов;
- укоренение побегов;
- адаптация клональных растений к почвенным условиям;
- длительное хранение клонированных растений.

Для культивирования органов и тканей чаще применяют твердую агаросодержащую среду. Любая питательная среда включает следующие группы веществ: макро- и микроэлементы, углеводы, витамины, аминокислоты, регуляторы роста гормональной природы. Обязательным условием является присутствие в среде, кроме элементов питания, гормональных факторов, которые способствуют дифференциации каллусных клеток.

Исходным материалом при получении культур тканей растений могут служить любые органы растений, растущие в полевых условиях. Для микроразмножения древесных растений используют два вида исходного материала: 1) семена и их отдельные части, а также части проростков; 2) молодые ткани взрослых растений (почки, хвоя, ткани листа, побеги). Перед введением в культуру эксплант стерилизуют. В качестве растворов для стерилизации применяют хлорамин, хлорную известь и другие вещества, содержащие активный хлор, или же ртутьсодержащие растворы. Перед посадкой на питательную среду материал ополаскивают в стерильной воде.

Экспланты после стерилизации помещают на питательную среду. После четырех недель культивирования формируются многочисленные адвентивные побеги. Адвентивные побеги длиной 0,3–0,5 см отделяют от экспланта и пересаживают на свежую среду.

Для высадки в почву используют те растения, которые достигли определенных размеров (длина корней не менее 10 см, высота 4 см). В качестве субстрата применяют торф и песок в соотношении 2 : 1.

Литература: [3, с. 209–218].

#### **2.14. Сортоводство лесных древесных пород**

Цель селекции – выведение сорта. Учитывая длительность селекционного процесса, на разных его этапах целью может быть выведение селекционного улучшенного материала досортного уровня.

*Селекционный улучшенный материал* – совокупность растений, отличающихся улучшенными хозяйственно ценными

особенностями, константность и наследование которых неизвестны. К нему относятся плюсовые деревья, плюсовые насаждения, потомство от семян, собранных на некоторых других объектах лесосеменной базы.

В директивах Совета Европейского союза от 22 декабря 1999 г. продаваемый репродуктивный материал лесных древесных пород подразделяется на четыре категории:

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

2. Отселектированный репродуктивный материал – материал, который отличается от предыдущей категории тем, что он происходит от фенотипически лучших популяций. Требования к такому материалу изложены в десяти пунктах:

- материал должен иметь точное происхождение;
- материал должен характеризоваться определенным уровнем изоляции от других популяций;
- материал должен быть собран с достаточно большой площади во избежание эффекта изоляции;
- насаждения, с которых собран репродуктивный материал, должны иметь достаточный возраст, чтобы проявились фенотипические признаки, на которые ведется отбор;
- эти насаждения должны отличаться нормальной изменчивостью, при этом худшие деревья должны быть удалены;
- материал должен быть адаптивен к преобладающим экологическим условиям региона;
- насаждения, с которых собирается репродуктивный материал, должны быть здоровыми;
- запас этих насаждений должен превышать средний запас;
- эти насаждения должны отличаться хорошим качеством древесины;
- эти насаждения должны иметь хорошую форму кроны, ветви небольшого размера, хорошую очищаемость от сучьев.

Таким образом, насаждения, с которых собран отселектированный материал, должны отвечать требованиям плюсовых насаждений.

3. Качественный репродуктивный материал – материал, полученный на генеративных и клоновых лесосеменных плантациях. При этом исходные лесосеменные плантации, родительские деревья или клон должны отвечать требованиям, предъявляемым к источникам отселектированного репродуктивного материала, перечисленным при характеристике предыдущей категории. К нему предъявляются также требования по определенному смешению клонов. Требования по испытанию данного материала по потомству не предъявляются.

4. Испытанный репродуктивный материал – материал, происхождение которого соответствует предыдущей категории, но его превосходство должно быть доказано при сравнительных испытаниях потомств или рассчитано на основании генетической оценки его компонентов. В качестве контрольного может быть использован: 1) репродуктивный материал от плюсовых насаждений; 2) для гибридов – материал от обоих родителей; 3) иной ценный материал; 4) иной ценный материал, показывающий в течение длительного времени свои положительные качества.

Из перечисленных категорий репродуктивного материала отселектированный и качественный могут быть отнесены к селекционно-улучшенному в нашем представлении, а испытанный – наиболее близко подходит к понятию сортового репродуктивного материала.

**Сортom** называется группа растений, отличающихся от других растений данного вида улучшенными хозяйственно ценными признаками и свойствами, устойчиво передающимися при семенном или вегетативном размножении.

В зависимости от способа размножения и методов выведения сорта растений делят на сорта-клоны, сорта-популяции, сорта-гибриды и сорта-линии.

К *сортам-клонам* относят сорта лесных древесных растений, размножаемых в производстве вегетативным путем (черенки, отводки, прививки и др.). Вегетативное размножение обеспечивает однородность и константность признаков сортов.

К *сортам-популяциям* относят все сорта перекрестноопыляющихся растений, выведенные массовым отбором и состоящие из нескольких разновидностей. Сортам-популяциям древесных пород будут соответствовать экотипы и микропопуляции. Популяционное сортоводство призвано обеспечивать потребность в семенном материале с улучшенной наследственностью в объеме 50% от общей потребности. Объектами для выведения сортов-популяций должны служить плюсовые насаждения, генеративные плантации, лесосеменные участки, лесосеменные заказники, генетические резерваты.

Сорта, полученные искусственным скрещиванием особей с разной наследственностью, относят к группе *сортов-гибридов*. Сорты-гибриды обладают гетерозисным эффектом в первом гибридном поколении. Получение сортов-гибридов предусматривается на гибридно-семенных плантациях, созданных видами и генотипами, обладающими высокой комбинационной способностью, которая проверяется при контролируемом скрещивании.

*Сорт-линия* – это чистая линия самоопыляющихся растений или сорта, полученные в результате многократного беккроссирования. Сорта являются устойчивыми при семенном размножении. Такие сорта возможно получить в результате проверки плюсовых деревьев на элитность, т. е. с элитных деревьев и элитных плантаций.

Для регистрации сорта создается сеть селекционных и сортоиспытательных станций. Сортоиспытание проводится по строго разработанной методике.

Для решения задач лесного сортового семеноводства создается постоянная лесосеменная база на селекционной основе. Селекционной основой постоянной лесосеменной базы является селекционный фонд, который состоит из плюсовых насаждений, плюсовых и элитных деревьев. Их выделяют в результате группового и индивидуального отборов в процессе селекционной инвентаризации насаждений и деревьев и в проверке их на элитность.

Литература: [1, с. 147–158, 206–220]; [3, с. 113–139, 153–196]; [6, с. 45–186]; [7]; [8]; [9]; [10]; [11]; [12]; [13]; [14].

### 3. КОНТРОЛЬНЫЕ ЗАДАНИЯ

Студенты заочной формы обучения выполняют задания контрольной работы по варианту, выбор которого осуществляется по приведенной ниже таблице в соответствии с первыми буквами фамилии, имени и отчества. Например, студент Степанов Валерий Евгеньевич в контрольной работе должен выполнить следующие задания: 12, 26 (что соответствует букве С), 43, 16 (соответствует букве В), 76, 83 (соответствует букве Е).

При выполнении контрольной работы необходимо достаточно полно изложить материал, дающий ответы на соответствующие вопросы программы. Контрольная работа должна быть сделана в отдельной тетради с полями для записи вопросов, замечаний и пометок преподавателя, рецензирующего работу. В конце работы следует привести ссылку на литературу, использованную студентом при выполнении заданий.

Таблица

**Варианты заданий для выполнения контрольной работы**

Первые буквы ФИО	Фамилия		Имя		Отчество	
А	14	26	1	57	78	80
Б	25	19	56	54	74	82
В	17	32	43	16	72	81
Г	9	31	22	40	75	77
Д	18	6	61	55	71	73
Е	35	2	27	3	76	83
Ж	30	20	37	63	89	79
З	10	33	36	45	66	80
И	12	7	52	58	70	68
К	8	21	42	38	74	69
Л	5	13	50	48	88	91
М	11	34	57	41	87	49
Н	15	39	44	62	90	86
О	23	21	53	59	65	68

Первые буквы ФИО	Фамилия		Имя		Отчество	
П	4	29	51	47	82	67
Р	28	24	60	46	85	92
С	12	26	39	61	84	74
Т	14	25	37	60	65	76
У	7	18	41	55	66	85
Ф	4	31	43	59	67	90
Х	19	34	45	52	68	89
Ц	8	20	44	50	70	79
Ч	6	35	47	53	71	86
Ш	10	24	48	51	72	80
Щ	12	32	53	64	75	92
Э	5	28	38	57	74	82
Ю	9	30	40	54	78	89
Я	13	31	48	56	77	73

### Вопросы контрольных заданий

1. Селекция как научная дисциплина. Основные этапы развития селекции.
2. Генетика как научная дисциплина. Основные этапы развития генетики.
3. Специфика лесной селекции. Основные направления работ по лесной селекции.
4. Законы наследственности Г. Менделя.
5. Роль клеточного ядра и цитоплазмы в наследственности организмов.
6. Хромосомы. Роль хромосом в наследственности.
7. Принцип записи наследственной программы.
8. ДНК и синтез белков.
9. Норма реакции. Фенотип. Ген и генотип.
10. Генетический код.
11. Цитоплазматическая наследственность.

12. Вегетативное размножение. Значение митоза в сохранении наследственной программы в ряду поколений.
13. Половое размножение. Значение мейоза в передаче наследственности.
14. Формирование мужских половых клеток. Микроспорогенез и микрогаметогенез.
15. Формирование женских половых клеток. Макроспорогенез и макрогаметогенез.
16. Особенности оплодотворения у покрытосеменных и голосеменных.
17. Апомиксис. Партеноспермия. Партенокарпия.
18. Митоз. Основные этапы митоза.
19. Мейоз. Основные этапы мейоза.
20. Изменчивость. Классификация изменчивости.
21. Параллельная изменчивость. Закон гомологичных рядов Н. И. Вавилова.
22. Классификация внутривидовой изменчивости по С. А. Мамаеву.
23. Ненаследственная, или фенотипическая, изменчивость.
24. Виды наследственной изменчивости.
25. Мутационная изменчивость. Виды мутаций.
26. Свойства мутаций. Значение мутационной изменчивости в эволюционном процессе.
27. Комбинационная изменчивость и ее значение в эволюционном процессе.
28. Методы изучения изменчивости. Шкала уровней изменчивости С. А. Мамаева.
29. Закономерности наследования. Наследование при доминировании признаков.
30. Наследование при взаимодействии аллеломорфных генов.
31. Типы взаимодействия неаллеломорфных генов.
32. Сцепленное наследование и кроссинговер.
33. Законы Т. Моргана. Хромосомная теория наследственности.
34. Популяция. Основные черты популяции.
35. Закон Харди – Вайнберга. Факторы эволюции популяции.
36. Структура популяций. Генетический анализ популяций.
37. Учение Н. И. Вавилова об исходном материале. Мировые центры происхождения и разнообразия культурных растений.
38. Типы исходного материала в селекции древесных растений.

39. Генофонд. Методы сохранения генофонда.
40. Лесные генетические резерваты.
41. Плюсовые насаждения. Плюсовые деревья. Критерии их выделения.
42. Методы селекции лесных древесных пород.
43. Виды отбора. Массовый отбор как первый этап селекции.
44. Групповой отбор. Селекционная характеристика насаждений при групповом отборе.
45. Индивидуальный отбор. Селекционная характеристика деревьев при индивидуальном отборе.
46. Методы испытания плюсовых деревьев.
47. Испытательные культуры. Цель закладки и технология создания испытательных культур.
48. Селекционный фонд и его характеристика.
49. Натурное и документальное оформление селекционного фонда.
50. Гибридизация. Гетерозис. Виды гетерозиса.
51. Типы скрещиваний.
52. Общая и специфическая комбинационные способности.
53. Внутривидовая гибридизация. Способы и возможности внутривидовой гибридизации.
54. Основные принципы подбора родительских пар при гибридизации.
55. Отдаленная гибридизация и методы преодоления нескрещиваемости.
56. Методы скрещиваний.
57. Гаплоидия, полиплоидия, гетероплоидия. Свойства полиплоидов.
58. Индуцированная полиплоидия.
59. Мутагенез как метод селекции.
60. Мутагены. Механизм их действия и методы применения.
61. Понятие об интродукции. Виды интродукции.
62. Современные научные методы и принципы интродукции древесных пород.
63. Генная инженерия как метод селекции.
64. Клональное микроразмножение.
65. Структура и элементы постоянной лесосеменной базы.
66. Постоянные лесосеменные участки. Технология и методы создания постоянных лесосеменных участков.

67. Временные лесосеменные участки.
68. Клоновые лесосеменные плантации. Способы создания плантаций.
69. Требования к участку для создания клоновой лесосеменной плантации.
70. Схемы смешения клонов.
71. Генеративные лесосеменные плантации. Способы создания плантаций.
72. Гибридно-семенные клоновые плантации.
73. Архивные и маточные лесосеменные плантации.
74. Лесосеменные плантации второго поколения (элитные).
75. Технология выращивания посадочного материала в условиях контролируемой среды.
76. Общие способы прививки древесных пород.
77. Способы прививки хвойных пород.
78. Способы прививки дуба.
79. Урожайность лесосеменных плантаций и способы ее стимулирования.
80. Формы сосны обыкновенной.
81. Формы ели европейской.
82. Формы дуба черешчатого.
83. Формы березы повислой и пушистой.
84. Формы осины.
85. Техника контролируемого скрещивания.
86. Сортоводство лесных древесных пород. Виды сортов.
87. Плантационное семеноводство и его значение для лесного хозяйства.
88. Популяционное семеноводство и его значение для лесного хозяйства.
89. Селекционные семеноводческие центры.
90. Стратегия развития лесосеменной селекционной базы в Республике Беларусь.
91. Прямые и коррелятивные признаки. Форма древесного вида и ее использование в селекции древесных пород.
92. Селекционные категории семян, получаемых с объектов постоянной лесосеменной базы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Любавская А. Я. Лесная селекция и генетика. – М.: Лесная пром-сть, 1982.
2. Картель Н. А., Манцевич Е. Д. Генетика в лесоводстве. – Минск: Наука и техника, 1970.
3. Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Селекция и репродукция древесных растений. – М.: МГУЛ, 2000.
4. Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Генетика лесных древесных пород. – М.: МГУЛ, 2002.
5. Гужов Ю. Л., Фукс А., Валичек П. Селекция и семеноводство культивируемых растений. – М.: Мир, 2003.
6. Вересин М. М., Ефимов Ю. П., Арефьев Ю. Ф. Справочник по лесному селекционному семеноводству. – М.: Агропромиздат, 1985.
7. Котов М. М. Организация лесосеменной базы. – М.: Лесная пром-сть, 1982.
8. Молотков П. И., Патлай И. Н., Давыдова Н. И. Селекция лесных пород. – М.: Лесная пром-сть, 1982.
9. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. – М.: Гослескомитет СССР, 1989.
10. Стварэнне насенных плантацый і пастаянных лесанасенных участкаў асноўных лесаствараючых парод у лягасах Беларускай ССР. – Мінск: Полымя, 1977.
11. Методические рекомендации по выделению и сохранению ценного селекционного фонда основных лесообразующих пород БССР. – Гомель, 1984.
12. Государственная программа «Лесовосстановление и лесоразведение в лесах Республики Беларусь на период до 2015 года». – Минск, 1998.
13. Сераглава Л. М., Паплаўская Л. Ф. Генетыка і селекцыя: Метад. дапаможнік да практычных заняткаў. – Мінск: БДТУ, 2000.
14. Поплавская Л. Ф. Генетика и селекция: Лаб. практикум для студентов очной и заочной форм обучения специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство». – Минск: БГТУ, 2004.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие .....	3
1. Программа дисциплины .....	4
1.1. Генетические основы селекции .....	4
1.2. Селекция лесных растений .....	5
1.3. Селекционные основы сортового семеноводства лесных древесных пород .....	7
2. Методические указания по изучению основных разделов дисциплины .....	8
2.1. Селекция как научная дисциплина .....	8
2.2. Генетика – теоретическая основа селекции .....	8
2.3. Материальная сущность наследственности .....	10
2.4. Генетический код .....	13
2.5. Преимущество наследственности в ряду поколений .....	14
2.6. Изменчивость организмов .....	16
2.6.1. Ненаследственная изменчивость .....	17
2.6.2. Наследственная изменчивость .....	18
2.7. Закономерности наследования .....	20
2.8. Генетика популяций .....	23
2.9. Исходный материал для селекции растений .....	26
2.10. Генетический фонд .....	28
2.11. Методы селекции .....	32
2.11.1. Отбор в селекции древесных растений .....	32
2.11.2. Гибридизация .....	34
2.11.3. Мутагенез .....	40
2.11.4. Интродукция .....	43
2.12. Генная инженерия .....	45
2.13. Клональное микроразмножение растений .....	45
2.14. Сортоводство лесных древесных пород .....	46
3. Контрольные задания .....	50
Литература .....	55