

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ТАТАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНО-  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

**Пономарева М.Л., Закиев Р.К.**

**ПОЛЕВАЯ ПРАКТИКА ПО ГЕНЕТИКЕ  
С ОСНОВАМИ СЕЛЕКЦИИ**

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

Рекомендовано УМО Министерства образования и науки РФ  
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений  
по специальности – Биология

КАЗАНЬ  
2007

УДК 575. 631.527

ББК 28.04

П

**Пономарева М.Л., Закиев Р.К.**

Полевая практика по генетике с основами селекции. Учебное пособие. - Казань;

Издательство Казанского университета, 2007. – с.144

Пособие представляет собой сборник учебно-методических материалов по дисциплине «Генетика». В него включены теоретический материал проведения занятий по полевой практике, задания и вопросы для проверки понимания курса и самостоятельной работы, рабочая программа курса.

Предназначено для студентов биологических специальностей вузов.

Табл. 14. Рис. 11. Библиогр.: 51

Печатается по решению редакционно-издательского Совета Татарского Государственного гуманитарно-педагогического университета.

JSBH

©Пономарева М.Л. 2007 г.

©Закиев Р.К. 2007 г.

© Татарский государственный  
гуманитарно-педагогический университет 2007 г.

©

Рецензенты

Доктор биологических наук, профессор Б.И. Барабанщиков (КГУ)

Кандидат биологических наук, доцент А.А. Гайнуллин (ТГГПУ)

Полевая практика по генетике с основами селекции. – Учебное пособие

## ВВЕДЕНИЕ

Летняя полевая практика по генетике с основами селекции проводится в соответствии с государственным стандартом образования ВПО (2005 г.) по специальности № 032500.00 – Биология и является обязательным элементом учебного процесса. Она является неотъемлемым и очень важным звеном системы обучения и подготовки учителя биологии.

Задачи практики:

1. На живом материале углубить знание предмета, познакомить студентов с генетическими явлениями у организмов, живущих в природе и разводимых человеком.
2. На растительных и животных объектах продолжить изучение проявления фундаментальных свойств организмов – наследственности и изменчивости;
3. Ознакомить с методами анализа, применяемыми в генетике и селекции, главными задачами и условиями селекционной работы;
4. Привить общие навыки по организации и проведению экспериментальной работы на опытном участке и в поле.
5. Показать основные требования к оформлению и интерпретации результатов опытов.

Полевая практика призвана, не только закрепить, но и углубить получаемые студентами на лекциях теоретические знания, способствовать приобретению навыков самостоятельной научно – исследовательской работы. Немаловажно познакомить студентов с исходным материалом и методами селекционной работы, которая необходима будущему учителю биологии для объяснения теории селекции. Студентам-биологам необходимо уметь выявлять и анализировать взаимосвязи, как между отдельными компонентами природы, так и между природой и хозяйственной деятельностью человека.

Все это способствует формированию высокого интеллектуального уровня студентов, их общей и биологической образованности, широкому кругозору, мотивации к активному овладению знаниями. На основе знакомства с достиже-

ниями селекции в Республике Татарстан студенты могут понять особенности частной и сравнительной генетики растений, выполнить некоторые опыты по анализу результатов скрещивания.

В ходе выполнения заданий полевых практик по зоологии и ботанике, с которыми студенты познакомились в предшествующий период, они пополнили свои знания о видовом разнообразии животного и растительного мира. Практика по генетике с основами селекции является их гармоничным дополнением, позволяя расширить представления о внутривидовом разнообразии.

Необходимым этапом летней практики является работа с естественными популяциями растений, знакомство с их полиморфизмом, закономерностями популяционной генетики. Это способствует формированию умений оценивать с современных позиций проблемы многообразия живых форм, выработке навыков натуралистической работы с природными объектами.

Ведущими элементами освоения программы является координируемая преподавателем учебная и самостоятельная научно-исследовательская работа студентов. В этой связи в предлагаемом пособии приводится значительное количество заданий, различающихся по содержанию и методике выполнения. Одни задания выполняются индивидуально каждым студентом, другие – группой, при этом их выполнение имеет не только учебный, но также познавательный и научный смысл, благодаря которому они могут стать предметом курсовых и выпускных квалификационных работ. По каждой теме даны краткие теоретические предпосылки, позволяющие глубже понять сущность выполняемой работы. Задания построены таким образом, чтобы каждое из них имело элементы научных исследований: овладение соответствующей методикой генетических исследований на современном научном уровне, проведение эксперимента, форма записи полученных экспериментальных данных, их анализ. Обязательным элементом является ведение дневников и конспектов с описанием выполнения работ (место проведения практики, содержание, формы и методы выполнения работы, статистическая обработка полученных результатов, иллюстрации, методика выращивания опытных растений и др.).

Освоение студентами программы полевой практики способствует закреплению теоретического материала по основам генетики, приобретению профессионально-педагогических умений и навыков по организации учебно-опытного школьного участка и обучению биологии в сельской школе.

## Тема 1. Изменчивость

### 1.1. Модификационная изменчивость

Задачей настоящего раздела является ознакомление с различными видами изменчивости у организмов разных видов растений и животных, живущих в природе и разводимых человеком. Чаще всего генетик оперирует с модификационной и онтогенетической изменчивостью.

Существенным компонентом варибельности признака является стадия онтогенеза (*онтогенетическая изменчивость*), например разновозрастность растений, их отдельных побегов, органов. В ходе онтогенеза растений осуществляются 3 основных процесса: рост, развитие и морфогенез (развитие органов и признаков). Все эти процессы происходят на основе сложнейших биохимических и физиологических реакций, поэтому считается, что онтогенез – это реализация генотипа при определенном комплексе факторов внешней среды. Проследить за онтогенетической изменчивостью и вычленить ее роль в общей изменчивости признака — значит увидеть, как разворачивается заданная генотипом программа развития организма.

Большое значение в генетике и селекции имеет учение о *модификационной изменчивости*, под которой понимается варьирование проявления признака у генотипически однородных форм под влиянием условий внешней среды. Размах варьирования контролируется генотипом. Организмы, имеющие совершенно одинаковые генотипы, но развивающиеся в различных условиях внешней среды, могут иметь разные фенотипы.

Фенотипическое разнообразие таких особей и есть модификационная изменчивость. Наличие этого вида изменчивости можно объяснить тем, что орга-

низмы наследуют не сами признаки или свойства, а гены, которые определяют лишь возможность развития определенных признаков и свойств. Но для того чтобы признак развился, т. е. возможность превратилась в действительность, необходимы вполне определенные условия внешней среды. Так, чтобы растение было зеленым, необходимы не только гены, контролирующие синтез хлорофилла, но и наличие света.

Но даже в том случае, когда признак развивается нормально, степень его выраженности может быть разной. Последнее обстоятельство объясняется тем, что генотип обладает способностью определять так называемую норму реакции организма по каждому признаку. Под нормой реакции следует понимать генотипически определяемую способность организма варьировать степень выраженности признаков в определенных пределах в зависимости от условий внешней среды.

Для того чтобы представить себе норму реакции по признаку «длина колоса», надо вспомнить поле пшеницы. Какие крупные колосья можно встретить в середине поля (до 20 см) и какие мелкие колосья обычно бывают на обочине дороги (3-4 см)! Норма реакции выражается в совокупности фенотипов, которые создаются на основе определенного генотипа под влиянием всех возможных условий среды.

Разные признаки имеют разную по широте норму реакции. Большинство так называемых количественных признаков имеет широкую норму реакции, но не беспредельную, пределы ее обусловлены генотипом. Таким образом, заложенная в генотипе наследственная информация представляет собой необходимость, которая всегда проявляется в форме случайности (отсутствие или наличие признака и степень его выраженности в зависимости от условий среды). Наличие нормы реакции, обуславливающей модификационную изменчивость, имеет большое значение в эволюции и селекции. Именно это свойство организмов позволяет им приспосабливаться к различным и резко изменяющимся условиям среды, переживать неблагоприятные моменты и оставлять потомство. Как правило, количественные признаки (урожайность, размер ли-

стве, удо́йность коров, яйценоскость кур) имеют более широкую норму реакции, нежели качественные признаки (цвет шерсти, жирность молока, строение цветка, группа крови). Знание нормы реакции имеет большое значение для практики сельского хозяйства.

Модификационная изменчивость является определенной, то есть всегда соответствует факторам, которые ее вызывают. Так, ультрафиолетовые лучи изменяют окраску кожи человека (так как усиливается синтез пигмента), но не изменяют пропорций тела, а усиленные физические нагрузки влияют на степень развития мышц, а не на цвет кожи. Однако не следует забывать, что развитие любого признака определяется, прежде всего, генотипом. Вместе с тем, гены определяют возможность развития признака, а его появление и степень выраженности во многом определяется условиями среды. Так, зеленая окраска растений зависит не только от генов, контролирующих синтез хлорофилла, но и от наличия света. При отсутствии света хлорофилл не синтезируется.

После того как была изложена сущность явления модификационной изменчивости, становится понятным, почему она относится к фенотипической (варьирование фенотипов при одинаковых генотипах), но отнесение ее к ненаследственной требует пояснения. Из изложенного очевидно, что модификационная изменчивость обусловлена наличием нормы реакции организма по каждому признаку, а норма реакции определяется строго генотипом, т. е. модификационная изменчивость наследственно обусловлена. Но если получать потомство от организмов с одинаковым генотипом, но имеющих разную степень выраженности признака, то оно будет одинаковым. Следовательно, модификационные изменения не наследуются. В этом смысле и говорят, что они относятся к ненаследственным. Точнее было бы говорить в случае модификационной изменчивости о ненаследуемых изменениях. Как же изучают модификационную изменчивость?

Прежде всего, необходимо иметь генотипически однородный материал. У высших растений это могут быть клоны (вегетативно размноженное потомство одного растения) и чистые линии (потомство одного самоопыленного расте-

ния). У микроорганизмов и простейших – также клоны (культуры, происшедшие в результате бесполого размножения клетки, содержащей одно ядро или аналогичную ядру структуру); у животных и человека – однояйцевые близнецы. Получить такой материал сложно или даже практически невозможно. Поэтому генетически более или менее однородный материал может быть также получен путем длительного самоопыления у растений или близкородственного скрещивания у животных.

Для каждого растения в одном поле, для каждого животного в одном стаде будет свой комплекс условий. Поэтому у них и будет варьировать степень выраженности одноименных признаков. Так, длина средней доли у листьев земляники одного клона может варьировать от 3,9 до 11,8 см. И то, что у какого-то конкретного растения лист имеет длину 7,8 см, можно объяснить тем, что это обусловлено взаимодействием генотипа с определенным комплексом условий, в которых росло это растение. Но тот факт, что именно это растение, а не соседнее имеет длину листа 7,8 см – дело случая. Следовательно, при изучении модификационной изменчивости задача сводится к исследованию закономерностей в массе случайных явлений. А это можно сделать, используя методы математической статистики.

При использовании методов статистики необходимо соблюдение нескольких условий.

1. Материал, который подвергается обработке, должен быть однородным. В частности, при изучении модификационной изменчивости необходимо иметь генотипическую однородность. В противном случае можно сделать неверные выводы об изучаемом материале, а статистические методы дискредитировать.

2. При оценке тех или иных признаков необходимо измерять их с одинаковой точностью, а точность измерительного прибора должна соответствовать заданной точности измерения. Это необходимо отражать и в записи. Например, при измерении длины с точностью до 0,1 см запись должна выглядеть следующим образом: 5,6 см; 4,8 см; 6,0 см. И неправильно ее сделать следующей: 5 см или 5,65 см.

3. Наблюдения должны быть многократными. Одно наблюдение не может быть обработано статистически. Минимальное число их – два. Только в массе случайные явления ведут себя закономерно. Общее правило таково: чем больше изменчивость по какому-то признаку, тем больше надо делать наблюдений, чтобы установить закономерность. Например: для анализа количественных признаков, таких как длина стебля, число зерен в колосе и другие необходимо не менее 30 наблюдений.

4. Для анализа используются не все особи, участвующие в опыте, а только часть. Или, как принято говорить в статистике, не вся генеральная совокупность, а только выборка. К выборке предъявляется обязательное требование - она должна быть представительной, репрезентативной.

Модификационная изменчивость носит групповой характер, то есть все особи одного вида, помещенные в одинаковые условия, приобретают сходные признаки. Например, если сосуд с несколькими зелеными растениями поместить в темноту, то все они утратят зеленую окраску, если же вновь выставить на свет – все опять станут зелеными

Итак, необходимо еще раз подчеркнуть:

- норма реакции организма определяется генотипом;
- различные признаки отличаются пределами изменчивости под влиянием внешних условий;
- модификационная изменчивость в естественных условиях носит приспособительный характер;
- знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, поскольку позволяет предвидеть и заранее планировать степень выраженности многих признаков организмов в зависимости от условий внешней среды.

## **1.2. Комбинативная изменчивость (на примере количественного признака)**

Разнообразные признаки растений, являющиеся объектом генетических исследований, принято делить на количественные и качественные, хотя это деление весьма условно. Если, например, остистость – безостость у пшеницы характеризовать не альтернативными понятиями «остистая форма» – «безостая форма», а измерить фактическую длину остей у каждого растения, мы встретимся со значительным варьированием признака, и понять его генетическую природу будет значительно труднее, чем при изучении качественной изменчивости.

Количественные признаки характеризуют наиболее важные для человека свойства культурных растений, включая показатели, из которых складывается общая продуктивность. Несмотря на это, генетически они изучены слабо. Такое положение в первую очередь связано с тем, что количественные признаки имеют значительную паратипическую (ненаследственную) изменчивость, затрудняющую или делающую невозможным четкое распределение растений  $F_2$  по классам расщепления. Даже растения одной чистой линии фенотипически различаются по изучаемому признаку. Они формируют непрерывный вариационный ряд, характеризующийся такими статистическими показателями, как среднее значение признака, стандартное отклонение, коэффициент вариации и другие. В расщепляющейся популяции вариационные ряды различных генотипов заходят друг за друга, и в получающемся суммарном распределении невозможно определить, какое растение относится к тому или другому из них.

Чтобы лучше понять задачи генетического изучения изменчивости этого типа рассмотрим модельный пример с использованием в качестве объекта исследований мягкой пшеницы. Для расчетов приняты следующие условия.

1. Внутривидовое разнообразие по изучаемому признаку обусловлено двумя генами, каждый из которых имеет три аллельных состояния: а) не оказывающее влияния на развитие признака (рецессивное); б) обеспечивающее

максимальный для данных генов фенотипический эффект (доминантное);  
и в) промежуточное состояние.

2. Соответствующие аллели указанных генов равны по вкладу в развитие признака, большее значение доминантно по отношению к меньшему.
3. Доминирование однонаправленное.

Теоретически возможные генотипы гомозиготных по изучаемому признаку форм можно изобразить графически (рис.1).

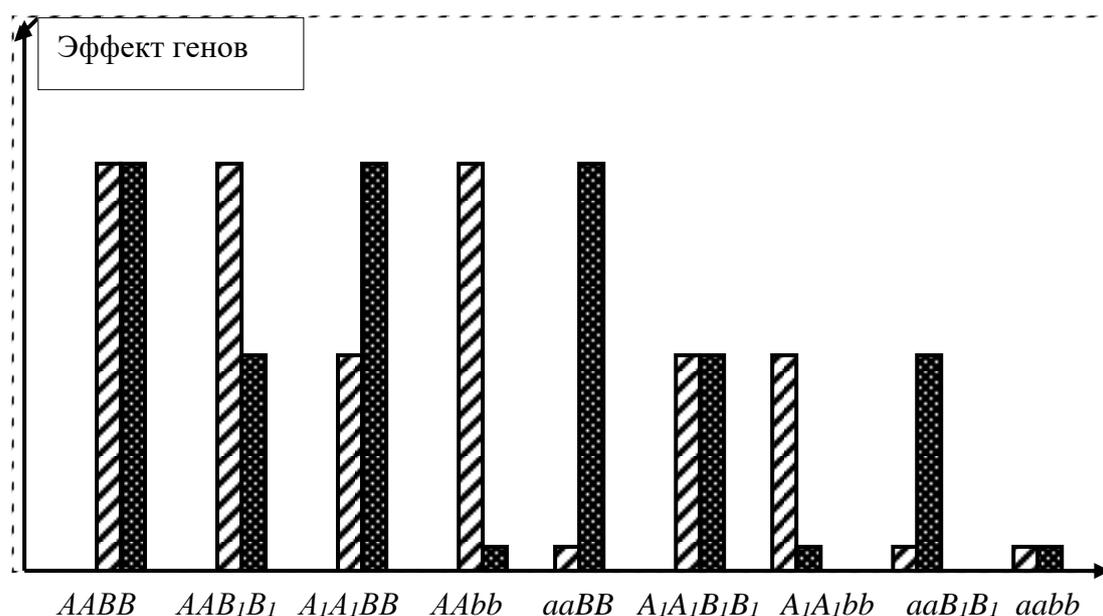


Рисунок 1. Теоретически возможные гомозиготные генотипы, обуславливающие внутрисортное разнообразие в модельном примере

Фенотипическая реализация каждого генотипа в онтогенезе будет зависеть от нормы реакции на условия внешней среды и характера неаллельных взаимодействий генов. Покажем это для трех случаев:

А) кумулятивной полимерии – вклады аллелей в развитие признака суммируются;

Б) рецессивного эпистаза – аллель  $a$  ингибирует действие аллелей  $B_1$  и  $B$ ;

В) комплементарного взаимодействия – увеличение признака по сравнению с полным рецессивом обеспечивается только при наличии в генотипе доминантных или промежуточных аллелей обоих генов.

Предположим, что в нашем примере изучаемым признаком будет высота растений пшеницы, и что в определенных условиях среды при рецессивном состоянии обоих генов она равна 40 см. При этом каждая пара промежуточных и доминантных аллелей увеличивает ее, соответственно, на 20 и 40 см. Средние значения гомозиготных генотипов приведены в таблице 1.

Таблица 1

Высота растений пшеницы при разных взаимодействиях генов

Генотип	Значение признака высота растений, см при		
	кумулятивном взаимодействии	рецессивном эпистазе	доминантной комплементарности
<i>AABB</i>	120	120	120
<i>AAB<sub>1</sub>B<sub>1</sub></i>	100	100	100
<i>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>BB</i>	100	100	100
<i>AAbb</i>	80	80	40
<i>aaBB</i>	80	40	40
<i>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>B<sub>1</sub></i>	80	80	80
<i>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>bb</i>	60	60	40
<i>aaB<sub>1</sub>B<sub>1</sub></i>	60	40	40
<i>aabb</i>	40	40	40

Их сравнение показывает, что при разных вариантах генных взаимодействий один и тот же генотип может формировать различные фенотипы, а разные генотипы могут обуславливать одинаковое фенотипическое проявление признака. Это обстоятельство имеет важное последствие в селекционном процессе.

Предположим, что применительно к нашему примеру сорта пшеницы, подлежащие улучшению, имеют высоту растений 100-120 см, и ставится задача снизить ее до 60-80 см. Вполне достаточно привлечь в качестве родительских форм для скрещиваний образцы из мировой коллекции с высотой растений 40-80 см (источники).

Можно рассчитать теоретически ожидаемые результаты, которые можно получить в этом случае. Они свидетельствуют о том, что доля гомозиготных по изучаемому признаку растений, которые можно отобрать в F<sub>2</sub> различных ком-

бинаций, зависит от генотипа улучшаемого сорта, генотипа источника и характера взаимодействия генов. Кроме того, при рецессивном эпистазе и доминантной комплементарности решение поставленной задачи возможно при использовании в гибридизации лишь определенных форм. Приведенные выше сведения показывают, насколько полной должна быть генетическая информация, используемая при подборе родительских форм для скрещивания. Только зная генотипы сортов, привлекаемых в гибридизацию, и характер генных взаимодействий, можно вести селекционную работу на строго научной основе.

В процессе генетического анализа важно выяснить:

- а) каким числом генов обусловлено внутривидовое разнообразие по изучаемому признаку и как они взаимодействуют между собой,
- б) какое значение признака контролируется доминантными аллелями, и какое – рецессивными,
- в) как влияет на развитие признака цитоплазма.

В публикациях по селекции растений все чаще встречаются описания сортов с указанием числа генов, контролирующих у них тот или иной признак. В связи с этим необходимо конкретизировать само понятие «число генов». Из-за того, что в него вкладывают неодинаковый смысл, часто создается впечатление противоречивости публикуемых данных.

Сорта и линии, принадлежащие к одному виду, несут все имеющиеся у него гены. Исключения могут встречаться лишь в крайне редких случаях, например при мутациях типа «нехваток». Выявляемые сортовые различия связаны, главным образом, с сочетанием (комбинацией) различных аллелей генов, а не с их числом.

Так, генотипы *aaBBCC*, *AAbbCC* и *AABVcc* отличаются по одной паре аллелей от *AABBCC* и по двум между собой. Аллельные различия скрещиваемых форм особенно важно знать для целей селекции, так как с этим критерием связано планирование объемов гибридизации и интенсивности отборов, проводимых в расщепляющихся популяциях.

Таким образом, о числе генов, контролирующих определенный признак, целесообразно говорить при характеристике вида в целом, а при описании отдельных сортов следует указывать только число пар выявленных у них селекционно-ценных аллелей. Направление доминирования и роль цитоплазмы в развитии признака можно определить уже по результатам изучения  $F_1$  этих гибридов, а число генов и характер их взаимодействия – путем гибридологического анализа в последующих поколениях.

Перед селекционером стоит задача вычленив в изменчивости того или иного хозяйственно важного признака наиболее существенную для создания стабильных пород животных или сортов растений генотипическую компоненту. Отбор в конечном итоге, хотя он осуществляется на фенотипическом уровне, — это отбор определенных генотипов. Существуют специальные методы оценки дифференциальной роли генотипа, среды и их взаимодействия в определении изменчивости (например, дисперсионный анализ, анализ наследуемости). Для решения этих задач необходимо проведение анализа изменчивости различных признаков посемейно в ряду поколений, что, вероятно, невозможно осуществить в период летней практики, ограниченной во времени. Поэтому соответствующие задачи могут быть решены в том случае, если они составляют одновременно и задачи научно-исследовательской работы студентов.

### **1.3. Комбинативная изменчивость (на примере качественного признака)**

Зная закономерности наследования отдельных признаков и свойств, генетик может сочетать их путем скрещивания у потомков. Поэтому комбинативная изменчивость является основой создания новых пород животных и сортов растений.

Американская норка (*Mustela vison* Schreber) стала не только королевой меха, но и классическим объектом для генетических исследований. У нее опи-

сано огромное количество мутаций, затрагивающих окраску меха: доминантных и полудоминантных, летальных и сублетальных, рецессивных. В нашей стране учеными и специалистами пушного звероводства был накоплен уникальный генофонд пушных зверей и, прежде всего, американской норки.

Что понимается под словом генофонд в селекции животных? *Генофон* – термин, сформулированный в 1927 г. одним из основателей отечественной генетической школы Александром Сергеевичем Серебровским. Под этим он понимал всю полноту генетических потенций популяций, как естественных, так и искусственных – породных и сортовых. Специалисты звероводческой отрасли под генофондом пушных зверей подразумевают "коллективный" генотип популяций норок, соболей, лисиц, песцов. Он включает в себя, прежде всего, разнообразие мутаций, затрагивающих окраску меха у пушных зверей на российских зверофермах.

Вспомним, как это начиналось. В конце 1955 г. из зарубежных стран были импортированы первые 420 цветных норок. В 1956 г. в Норвегии, Швеции и Дании закупаются еще 1200 зверей, несущих разные мутации, затрагивающие окраску меха. Завозились примерно в равном количестве самцы и самки, хотя при разведении применяли полигамное спаривание. Часть завезенных, а также выращенных на отечественных зверофермах самцов, несущих мутации окраски меха, использовалась для спаривания со стандартными самками. Полученных гетерозиготных по мутациям окраски самок вновь спаривали с цветными самцами, полученный от них приплод состоял наполовину из цветных зверей. Большая часть выращенных цветных самок использовалась на воспроизводство. В 1961 г. поголовье норок, несущих мутации окраски меха, на зверофермах страны достигло уже более 68 тыс., что составляло примерно 20% от всего поголовья норок. Это позволило разводить цветных мутантных зверей "в себе" и почти полностью отказаться от использования гетерозиготных самок, поскольку при таком методе разведения в большинстве случаев у полученного цветного молодняка значительно ухудшалось качество окраски меха. К этому времени зверосовхозы уже превращаются в настоящие фабрики пушнины. По

производству шкурок лисицы и песца наша страна в 1965 г. занимает первое место в мире, а по норке – второе после США, значительно опередив Скандинавские страны. В 1970 г. все категории звероводческих хозяйств в сумме производят: норки – 5018 тыс., песца – 712 тыс., лисицы – 398 тыс., соболя – 6 тыс. шкурок, и страна по производству всех видов пушных зверей выходит на первое место в мире. Например, в звероводческой республике Карелия насчитывалось 20 специализированных зверосовхозов, а племенное поголовье норок в республике достигало 200 тыс. Ежегодно Карелия производила свыше 1 миллиона шкурок норки в год. Были созданы оригинальные окрасочные типы норок, как комбинативные, так и новые мутационные.

При этом следует иметь в виду, что появление мутаций окраски у пушных зверей в условиях клеточного разведения – очень редкое событие, а радиационный и химический мутагенез в пушном звероводстве не могут быть использованы вследствие того, что большинство таких мутаций летальны. Нужды мирового рынка пушнины в новых оригинальных окрасках всегда удовлетворялись сохранением и разведением случайно появляющихся в неволе новых цветных форм, в большинстве случаев рецессивной природы.

Так, в зверосовхозе "Святозерский" в свое время было создано поголовье стальных-голубых норок ( $p^s/p^s$ ) и исключительно высокопродуктивное стадо белых норок хедлюнд ( $h/h$ ) – численность самок достигала 2 тыс. Однако в последнее десятилетие по генетическому потенциалу отечественного звероводства был нанесен невосполнимый удар. Генофонд ведущих племенных хозяйств, создававшийся поколениями звероводов, был основательно подорван – исчезли целые стада уникальных окрасочных форм норок: шведское паломино ( $t^p/t^p$ ), хедлюнд белая ( $h/h$ ), стальная-голубая ( $p^s/p^s$ ), шедоу ( $S^H/+$ ), королевская серебристая ( $S^R/+$ ), роцинская пестрая ( $h^s/h^s$ ), алеутская ( $a/a$ ), орхид-пастель ( $k^o/k^o$   $b/b$ ) и голубой ирис ( $a/a$   $p^s/p^s$ ).

В настоящее время генетиками создана технология получения новых окрасок меха у норки, которая предусматривает использование дестабилизирующего эффекта отбора по поведению. Она позволяет за 3 года создать новую

форму и окраску меха по заказу. Суть ее состоит в том, что использование отбора по поведению на клеточной популяции норок приводит к появлению мутаций, затрагивающих окраску меха. Генетический анализ показал, что некоторые из них встречаются у норок впервые и наследуются как аутосомные полудоминантные мутации.

Одной из таких мутаций, привлекшей пристальный интерес меховщиков, явилась мутация, получившая торговое название «Черный хрусталь» и вошедшая в англоязычную литературу под названием «Black crystal» с генетическим символом Cr.

Зимний мех у норок, гетерозиготных по гену «Черный хрусталь» – Cr/+ представляет собой белую вуаль из остевого волоса поверх темной графитового цвета подпуши. Плотность белой вуали наиболее сильно выражена на спине и постепенно уменьшается по направлению к голове. Наибольшей концентрации белый остевого волос достигает на голове и выглядит в виде белой шапочки. Какие-либо бурые оттенки недопустимы. Особые требования к качеству опушения: волос средней длины, абсолютно уравненный, угол залегания волоса близок к прямому, волос упругий без признаков сваленности или развалов. Только эти требования придают окраске «Черный хрусталь» неповторимый колорит, который невозможно имитировать какими-либо красителями.

Окраски «Черный хрусталь» и «Снежно-березовая» получили высокую оценку ведущих брокерских фирм мира на 117-м международном пушномеховом аукционе.

Отдельно следует сказать об истории создания перспективной окрасочной формы, полученной в карельском зверосовхозе "Куйтежский". Мутация гена  $S^k$ , вызывающая окраску карельских норок, впервые была обнаружена в стаде норок пастель (так называемая куйтежская пестрая). В зверосовхозе на основе этой мутации была создана породная группа карельских пастелевых норок ( $S^k s bb$ ). Затем на ее основе была сформирована серия карельских цветных норок. Но в связи с экономическими трудностями 1990-х гг. потери генетического потенциала звероводства оказались настолько значительными, что в зверосов-

хозах Карелии не осталось ни белых хедлюнд, ни карельских пестрых. Кажется, все потеряно.

И все же в начале 90-х годов в Департамент животноводства и племенного дела Министерства сельского хозяйства России поступает сообщение, что в Академгородке, в фондах Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук и белые хедлюнд, и карельские пестрые норки сохраняются в виде коллекции генотипов. Принимается решение - восстановить утраченные генотипы норок, используя этих животных.

В настоящее время в фондах Института цитологии и генетики собрана и сохраняется единственная в России коллекция генов окраски меха у норок, созданных в лучшие для отечественного звероводства годы: хедлюнд белая, серебристо-голубая, пастель, шведское паломино, королевская серебристая, рошинская пестрая, крестовка, карельская пестрая, шедоу; сапфир, финский топаз, лавандовые, жемчуг, а также новые оригинальные окраски, не имеющие аналогов в мире (табл. 2).

Благодаря этому звероводческие хозяйства страны имеют возможность восстанавливать утраченные и создавать новые породы и породные группы норок.

Как видно из сводки, приведенной в таблице 2, на сегодняшний день идентифицировано свыше 20 рецессивных и доминантных генов, обуславливающих окраску меха у норки. Зная характер взаимодействия этих генов, зверовод может получать желательную окраску меха, варьирующую от темно-коричневой до белой. Фотографии лучших генотипов российской коллекции представлены на цветном вкладыше (с. 20-23).

Кроме того, звероводы для передачи более тонких оттенков цвета используют коллекции из 2 и более мутантных генов, а также их различных взаимодействий. Некоторые из них приведены в таблице 3.

## Мировая коллекция мутантных генов окраски Американской норки

Русское название	Символ	Международное название
<b>Стандарт</b>	+/+	<b>Standard</b>
<b>Рецессивные мутации:</b>		
<b>Серые типы:</b>		
Алеутская	a/a	Gunmetal
Кобальт	q/q	Cobalt
Имперская платиновая	i/i	Imperial platinum
Серебристо-голубая	p/p	Platinum
Стальная голубая	p <sup>s</sup> /p <sup>s</sup>	Steelblue
<b>Белые типы:</b>		
Гуфус	o/o	Goofus
Альбиносовая	c/c	Albino
Хедлюнд белая	h/h	Hedlund white
<b>Коричневые типы:</b>		
Северный баф	t <sup>n</sup> /t <sup>n</sup>	Nordic albino
Финская белая	t <sup>w</sup> /t <sup>w</sup>	Jens palomino
Шведское паломино	t <sup>p</sup> /t <sup>p</sup>	Swedish palomino
Соклот	t <sup>s</sup> /t <sup>s</sup>	Soclot pastel
Мойл	m/m	Moyle buff
Камео	m <sup>c</sup> /m <sup>c</sup>	Hedlund dilution
Янтарная	r/r	Ambergold pastel
Дикое зарево	r <sup>d</sup> /r <sup>d</sup>	Wild glow
Американское паломино	k/k	Palomino
Зеленоглазая пастель	g/g	Green eyed pastel
Имперская пастель	j/j	Imperial pastel
Королевская пастель	b/b	Royal pastel
<b>Полудоминантные:</b>		
Королевская серебристая	S <sup>R</sup> /+	Royal silver
Крестовка	S/+	Black cross
Шедоу	S <sup>H</sup> /+	Heggedal
Серебристо-соболиная	W <sup>F</sup> /+	Silver sable
Эбони	E/+	Ebony
Кольмира	V/+	Colmira
Талица	T <sub>1</sub> /+	Talitsa
<b>Черно-пестрые:</b>		
Рощинская пестрая	h <sup>s</sup> /+	Rostchinskaya spotted
Карельская пестрая	S <sup>K</sup> /+	Karel'skaya spotted
Финский ягуар	Z/+	Finnjaguar
<b>Доминантные:</b>		
Стюарт, Арктика	W/W	Stewart, arctic
Джет блэк	N/N	Jetblack
Финнблэк	F/F	Finnblack
<b>Получены в Институте цитологии и генетики</b>		
Черный хрусталь	C <sub>R</sub> /+	Black crystal
Горностаевая	C <sub>R</sub> /C <sub>R</sub>	Ermine like mink



**Речная выдра (дикий тип)**



**Речная выдра (ручной тип)**



**Стандартная (+/+)**



**Хедлюнд белая  
(h/h)**



**Рощинская черно-пестрая  
(h<sup>s</sup>/+)**



**Шведское паломино  
(t<sup>p</sup>/t<sup>p</sup>)**



**Королевская серебристая**  
( $S^R/+$ )



**Королевская пастель**  
( $b/b$ )



**Аметист**



**Крестовка**  
( $S/+$ )



**Карельская пестрая**  
( $S^K/+$ )



**Шедоу**  
( $S^H/+$ )



**Сапфир  
(a/a, p/p)**



**Финский топаз**



**Лавандовая**



**Жемчужная  
(a/a, k/k, p/p)**



**Горностаевая  
(C<sub>R</sub> /C<sub>R</sub>)**



**Серебристо-голубая  
(p/p)**



**Халцедон**



**Валькирия**



**Снежно-сиреневая  
(a/a, b/b, p/p)**



**Черный хрусталь  
(C<sub>R</sub>/+)**



**Глетчер**

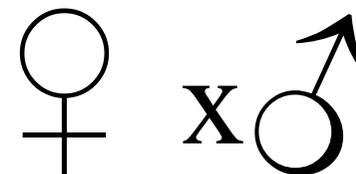


Таблица 3

Комбинации из двух и трех генов, определяющих окраску меха у норок

Окраска	Комбинация генов
Мутации двух генов	
Голубой ирис	$a/a, p^s/p^s$
Сапфир	$a/a, p/p$
Пастель «Дыхание весны»	$b/b, F/f$
Орхид-пастель	$k^o/k^o, b/b$
Карельская пастель	$S^k/s, bb$
Мутации трех генов	
Снежно-сиреневая	$a/a, b/b, p/p$
Жемчужная	$a/a, k/k, p/p$

Таким образом, наследование окраски меха у американской норки достаточно хорошо изучено. Это позволяет планировать получение различных окрасок на основе определенных скрещиваний.

#### **1.4. Статистические характеристики выборки при изучении количественной изменчивости признака**

Известно, что при изучении живой природы приходится иметь дело, как правило, не с одним, а со многими организмами, относящимися к одному или разным видам. Также известно, что организмы одного вида, а в практике сельского хозяйства – одного сорта растений и породы животных отличаются рядом признаков. Каждый признак может иметь у различных особей разную степень выраженности, он варьирует – изменяется. Например, варьирующими признаками у пшеницы и других злаковых являются: длина стебля, размер колоса, количество и вес зерен в колосе и другие. Варьирование признака обусловлено тем, что растения одного и того же сорта всегда имеют отличие по своей наследственности, а также различием условий, в которых происходит их формирование.

В связи с варьированием признаков трудно дать общую характеристику всей группе растений или животных, или сравнить две такие группы и найти

между ними различие. Это, возможно, сделать только путем применения точных количественных методов наблюдения или эксперимента с последующей математической обработкой результатов. Только после этого можно сделать правильные выводы. В настоящее время статистические методы обработки результатов наблюдений и опытов применяют во многих разделах биологии и, особенно, в генетике, теоретической систематике, экологии, селекции, физиологии и др. В зависимости от цели исследования и количества изучаемых особей применяют различные статистические методы. Но основным, наиболее широко применяемым считается выборочный метод.

Сущность его заключается в том, что для изучения какого-либо признака у группы растений или животных изучают его не у всех особей, а выбирают для этого лишь часть организмов, по которой делают общее заключение об интересующем признаке. Поступают так потому, что изучить какой-либо признак у большой группы организмов практически невозможно. В связи с применением этого метода всю группу организмов, подлежащую изучению, принято называть совокупностью или генеральной совокупностью, а ту часть, которую взяли для изучения – выборкой.

Выше указано, что один и тот же признак у разных особей данной группы будет иметь разную степень выраженности. Поэтому у разных особей выборочной совокупности изучаемый признак имеет разную величину. Особей с разной величиной изучаемого признака называют вариантами и обозначают  $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$ . По величине возрастания или убывания признака составляется ряд, получивший название вариационного ряда.

Из сказанного следует, что выборочный метод позволяет по относительно малой выборке дать достаточно полную характеристику изменчивости изучаемого признака у всей совокупности особей.

Основными статистическими характеристиками количественной изменчивости являются средняя арифметическая ( $\bar{X}$ ), дисперсия ( $\sigma^2$ ), или стандартное отклонение ( $\sigma$ ), ошибка средней арифметической ( $S_X$ ), коэффициент вариации ( $V$ ), достоверность разницы ( $t$ ). Кроме указанных, в статистике при-

меняют и другие обозначения: буквой  $X$  – варианты, отдельные значения варьирующего признака. Например,  $X_1$  – колосья, имеющие 17 колосков,  $X_2$  – 18,  $X_3$  – 19 колосков и т.д.; буквой  $f$  – частоту проявления одинаковой величины варьирующего признака у ряда особей. Например, у 8 растений в колосе по 17 колосков, соответственно у 10 по 18, у 15 по 19 и т.д.

При большом числе исходных наблюдений результаты необходимо представить в виде систематизированного вариационного ряда. Систематизация сводится к распределению отдельных значений по группам, или классам. Число групп зависит от объема выборки: при 30-60 наблюдениях рекомендуется выделить 6-7 групп, при 60-100 наблюдениях – 7-8, а если число наблюдений более 100, то выделяют 8-15 групп. Ориентировочно число групп равно корню квадратному из общего числа наблюдений.

После установления числа групп необходимо определить величину интервала, верхнюю и нижнюю границу каждой группы, групповые или средние значения вариантов и частоты.

Величину интервала, на которую разбивается ряд варьирующих признаков, определяют по формуле:

$$i = \frac{X_{\text{макс.}} - X_{\text{мин.}}}{\text{число...групп}}$$

Величина промежутка между границами соседних групп должна быть одной и той же. Конец каждой группы должен быть меньше начала следующей на величину, равную принятой точности измерения. Если, например, первая группа заканчивается величиной 60, то следующая должна начинаться числом 61. Частоту встречаемости признака в каждой группе устанавливают путем разности исходных данных по классам. Сумма частот всех групп должна быть равна объему выборки. Далее, как правило, строят гистограмму и полигон вариационного ряда. Для этого по горизонтальной оси абсцисс наносят значения границ групп, а по оси ординат частоту  $f$ . В итоге получится ступенчатый график в виде столбиков, имеющих высоту, пропорциональную частотам, а ширину, равную интервалу  $i$ . Такой график называется гистограммой. Соединив ли-

ниями, срединные значения групп, получим кривую распределения. Желательно, чтобы соотношение ширины и высоты графика было близко к 1:2.

Вычисление вышеуказанных статистических показателей начинают со средней арифметической ( $\bar{x}$ ). Средняя арифметическая  $\bar{x}$  представляет собой обобщенную характеристику всей совокупности в целом. Если сумму всех вариантов обозначить ( $x_1+x_2+\dots+x_n$ ), а число всех вариантов через  $n$ , то формула для определения простой средней арифметической примет следующий вид

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n}$$

Взвешенную среднюю арифметическую вычисляют по формуле:

$$\bar{x} = \frac{f_1 x_1 + f_2 x_2 + \dots + f_n x_n}{f_1 + f_2 + \dots + f_n} = \frac{\sum x f}{\sum f}$$

где  $x$  – значение признака, варианты;  $f$  – частота встречаемости каждой варианты признака;  $n$  – общее число измеренных значений, сумма всех частот, ( $n = \sum f$ ).

Основное свойство средней арифметической заключается в равенстве суммы всех положительных и всех отрицательных отклонений от нее, т. е. сумма центральных отклонений всех отдельных вариантов от  $\bar{x}$  равна нулю:

$$\sum (x - \bar{x}) = (x_1 - \bar{x}) + (x_2 - \bar{x}) + \dots + (x_n - \bar{x}) = 0$$

Если  $\sum (x - \bar{x})$  оказалась неравной нулю, значит, допущена ошибка в вычислениях.

Например, у 100 растений пшеницы подсчитано число колосков отдельно в каждом колосе. В результате получены варианты – 20, 18, 19, 20, 21, 22, 17, 19, 22 и т.д. Затем подсчитывают, сколько раз встречаются колосья с 17, 18, 19 колосками и т.д. Результаты записывают следующим образом:

Число колосков в колосе ( $x$ )...17, 18, 19, 20, 21, 22.

Число колосьев, имеющих

соответствующее число колосков ( $f$ ) 8, 17, 26, 28, 14, 7.

Сумма колосьев ( $n$ ) 100

Среднюю арифметическую вариационного ряда высчитывают по формуле:

$$\bar{x} = \frac{\sum f x}{n}$$

где:  $\bar{x}$  – среднее арифметическое,  $f$  – частота встречаемости варианта,  $x$  – варианты,  $\sum$  – знак суммирования,  $n$  – общее число вариантов вариационного ряда. В рассматриваемом примере

$$\bar{x} = \frac{8 \times 17 + 17 \times 18 + 26 \times 19 + 28 \times 20 + 14 \times 21 + 7 \times 22}{100} = \frac{1944}{100} = 19,4$$

Следовательно, вычисленное среднее арифметическое в этом примере равно 19,4 колоскам. Эта величина для данной группы растений является наиболее характерным значением.

Однако среднее арифметическое не отражает степень изменчивости признака у данной группы растений или сорта. Так, у двух изучаемых сортов пшеницы  $\bar{x}$  по числу колосков будет одинакова (равна 18), а степень изменчивости различная. Например, число колосков в колосе у 10 растений этих сортов различное, у одного сорта оно колеблется от 17 до 19, а у другого – от 14 до 22.

Сорт А            -1, -1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, +1, +1

Сорт Б            -4, -3, -2, -1, 0, 0, +1, +2, +3, +4.

Следовательно, у сорта Б степень изменчивости выражена сильнее, чем у сорта А.

Показателем степени изменчивости признака является среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ). Для краткости это отклонение называют сигмой. При малом числе наблюдений она высчитывается по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

а для большого числа наблюдений и при использовании вариационного ряда сигму высчитывают по следующей формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum f(x - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

где:  $\sum$  – знак суммирования,  $f$  – частота,  $X - \bar{X}$  – отклонения от средней арифметической,  $n$  – число наблюдений. Для удобства подсчетов используют таблицу (форму). Так, форма для вычисления среднего квадратического отклонения в нашем конкретном случае (для признака число колосков в колосе 100 растений) будет иметь следующий вид.

Показатель	Варианты (x)					
	17	18	19	20	21	22
Отклонение от средней арифметической ( $X - \bar{X}$ )	-2,4	-1,4	-0,4	+0,6	+1,6	+2,6
Квадрат отклонения ( $X - \bar{X}$ ) <sup>2</sup>	5,76	1,96	0,16	0,36	2,56	6,76
Частота $f$	8	17	26	28	14	7
$f \cdot (X - \bar{X})^2$	46,08	33,32	4,16	10,08	35,84	47,32

Сумма квадратов отклонений равна  $f \cdot (X - \bar{X})^2 = 176,8$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum f(x - \bar{x})^2}{n - 1}} = \sqrt{\frac{176,8}{99}} = \sqrt{1,7858} = \pm 1,34$$

Дисперсия  $\sigma^2$  и стандартное отклонение  $\sigma$  служат основными показателями степени вариации, рассеяния изучаемого признака. Размерность среднего квадратического отклонения имеет размерность изучаемого признака, а дисперсии равна его квадрату.

Из рассмотренного примера об изменении числа колосков в колосе следует, что среднее квадратическое отклонение составляет 1,34 колоска.

Выше указано, что на основе вычисления среднего квадратического отклонения можно определить степень изменчивости какого-либо признака. Но это можно лишь в том случае, если их средние арифметические равны, как указано в вышеприведенном примере. Если же  $\bar{X}$  у разных сортов различное,

то для выяснения степени изменчивости применяют коэффициент вариации, обозначаемый буквой  $V$ . Этот коэффициент применяется также при сравнении изменчивости разноименных признаков у особей одной выборки (например, у растений одного сорта); он позволяет судить о степени выравненности изучаемого материала.

Этот коэффициент представляет собой отношение среднего квадратического отклонения к среднему арифметическому, выраженному в процентах или другими словами, стандартное отклонение, выраженное в процентах к средней арифметической данной совокупности:

$$V = \frac{\sigma}{\bar{X}} \times 100\%$$

Коэффициент вариации является относительным показателем изменчивости. Использование коэффициента вариации имеет смысл при изучении вариации признака, принимающего только положительные значения. Не имеет смысла, например, коэффициент вариации, вычисленный для характеристики колебаний среднегодовой температуры, близкой к  $0^\circ$ , когда варьирующий признак принимает как положительные, так и отрицательные значения.

Изменчивость принято считать незначительной, если коэффициент вариации не превышает 10%, средней, если  $V$  выше 10%, но менее 20%, и значительной, если коэффициент вариации более 20%.

Для характеристики степени выравненности селекционного материала иногда целесообразно использовать величину, дополняющую значение коэффициента вариации до 100. Этот показатель называют коэффициентом выравненности и определяют по равенству  $B = 100 - V$ .

Коэффициенты вариации и выравненности, будучи отвлеченными числами, выраженными в процентах, дают возможность сравнивать варьирование признаков разной размерности, например высоты и массы, содержания азота и площади листьев, а также при сравнении изменчивости величин, уровень которых резко различен (например, урожай льноволокна и корнеплодов). При изучении вариабельности признаков одинаковой размерности необходима

известная осторожность — коэффициент вариации может дать искаженное представление об изменчивости, например, при разных значениях  $x$  и одинаковых  $\sigma$ . В этих случаях степень вариации необходимо оценивать величиной  $\sigma^2$  или  $\sigma$ .

В рассмотренном выше примере  $\bar{x} = 19,4$ , а  $\sigma = 1,34$ . Следовательно, степень изменчивости числа колосков в колосе составляет  $V = 6,9\%$ .

Для сравнения характера изменчивости различных признаков у растений одного и того же сорта необходимо вычислить среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации для этих признаков. Например, для трех признаков пшеницы.

Признаки	Средняя арифметическая	Дисперсия	Коэффициент вариации
Масса зерна с одного растения	3,2	1,40	43,8
Число зерен в колосе	41,0	8,00	19,5
Число колосков в колосе	19,4	1,34	6,9

Из примера видно, что меньше всего варьирует число колосков в колосе ( $V = 6,9\%$ ). Наиболее изменчивым признаком оказался масса зерна с одного растения ( $V = 43,8\%$ ). Из данных также следует, что число колосков в колосе зависит главным образом от генотипа и мало изменяется под влиянием внешних условий, тогда как другие признаки более изменчивы и в значительной степени зависят от условий произрастания.

Кроме  $\bar{x}$  и  $V$  вычисляют также ошибку средней арифметической ( $S_x$ ) по формуле:

$$S_x = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = 1,34 \div \sqrt{100} = \pm 0,13$$

Ошибка выборочной средней или ошибка выборки  $S_x$  является мерой отклонения выборочной средней  $x$  от средней всей (генеральной) совокупности. Ошибки выборки возникают вследствие неполной репрезентативности (представительности) выборочной совокупности и свойственны только выборочному

методу исследования. Они связаны с перенесением результатов, полученных при изучении выборки, на всю генеральную совокупность. Величина ошибок зависит от степени изменчивости изучаемого признака и от объема выборки.

Ошибка выборочной средней прямо пропорциональна выборочному стандартному отклонению  $\sigma$  и обратно пропорциональна корню квадратному из числа измерений  $n$ , т.е.

$$S_x = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{\sigma^2}{n}}$$

Ошибки выборки выражают в тех же единицах измерения, что и варьирующий признак, и приписывают к соответствующим средним со знаками  $\pm$ , т.е.  $\bar{x} \pm S_x$ .

В рассмотренном выше примере  $\sigma = 1,34$ , а  $n = 100$ ; подставляя эти цифры в формулу, получим значение.

После вычисления среднюю арифметическую записывают следующим образом:  $\bar{x} \pm S_x = 19,4 \pm 0,13$ .

Результаты статистического изучения записывают в таблицу, которая в зависимости от изучаемого объекта и исследуемых признаков может иметь следующий вид.

Культура, сорт	Изучаемые признаки	Статистические показатели				
		Средняя арифметическая $\bar{x}$	Дисперсия $\sigma^2$	Коэффициент вариации $V$	Ошибка средней арифметической $S_x$	Средняя арифметическая с ошибкой $\bar{x} \pm S_x$
Пшеница яровая, Люба	Число колосков в колосе	19,4	1,33	6,85	0,13	19,4 $\pm$ 0,13
	Число зерен в колосе	41	8,0	19,5	0,8	41,0 $\pm$ 0,8
	Масса зерна с одного растения	3,2	1,4	43,8	0,14	3,2 $\pm$ 0,14
Рожь озимая, Радонь	Длина стебля	115,84	748,09	23,61	2,573	115,8 $\pm$ 2,5
	Длина колоса	10,44	4,36	19,99	0,195	10,44 $\pm$ 0,19
	Масса 1000 зерен	33,70	17,10	12,27	0,389	33,70 $\pm$ 0,39

Стандартное отклонение служит показателем, который дает представление о наиболее вероятной средней ошибке отдельного, единичного наблюдения, взятого из данной совокупности. В пределах одного значения ( $\pm 1\sigma$ ) укладывается примерно  $2/3$  всех наблюдений, или, точнее, 68,3% всех вариантов, т. е. основное ядро изучаемого ряда величин. Поэтому стандартное отклонение называют также основным отклонением вариационного ряда. Следовательно, возможны отклонения от  $x$ , превосходящие  $\pm 1\sigma$ , но вероятность их по мере удаления отклонений от  $\pm 1\sigma$  все время уменьшается. Так, вероятность встретить вариант, отклоняющуюся от  $x$  на величину больше  $\pm 3\sigma$ , составляет всего около 0,3%. Поэтому утроенное значение стандартного отклонения принято считать предельной ошибкой отдельного наблюдения, и, следовательно, почти все значения вариант в вариационном ряду укладываются в пределах  $\pm 3\sigma$ . Шестикратное значение среднего квадратического отклонения (от  $+3\sigma$  до  $-3\sigma$ ) даст ясное представление о ширине ряда наблюдений, о его рассеянии.

Гарантией надежности вывода о существенности различий между  $X_1$  и  $X_2$  служит отношение разности к ее ошибке. Это отношение получило название критерий существенности разности:

$$t = \frac{X_1 - X_2}{\sqrt{\sigma^2_{x_1} + \sigma^2_{x_2}}}$$

Если  $t_{\text{факт.}} \geq t_{\text{теор.}}$ , то разница между  $X_1$  и  $X_2$  достоверна, а если  $t_{\text{факт.}} < t_{\text{теор.}}$ , различия находятся в пределах случайных колебаний и нулевая гипотеза об отсутствии существенности различий между средними не опровергается. Теоретические значения критерия  $t$  находят по таблице критериев Стьюдента, представленных в конце пособия. Подробнее об этих вычислениях можно прочитать в руководстве Б.А. Доспехова «Методика полевого опыта» (11).

Например, очень часто при постановке опытов получают определенные данные, указывающие на изменение величины признаков по сравнению с признаками контроля. Но простое сравнение разницы между признаками опытных и контрольных растений не дает основания утверждать, что разница достоверна. Для того, чтобы установить достоверность разницы между контролем и

опытом, необходимо провести вычисления по указанной выше формуле, где:  $t$  – достоверность разницы, а вместо  $X_1$  и  $X_2$  подставляем среднее арифметическое контроля и опыта.

Если после вычисления полученная величина  $t = 2,58$ , то разность достоверна в 99 случаях из 100 (99%), а при  $t = 3,0$  или более она достоверна в 999 случаях из 1000 (99,9%). Если же величина  $t$  меньше 2, то разность между средними значениями сравниваемых групп не достоверна.

### **1.5. Статистические характеристики выборки при изучении качественных признаков**

К качественным относят такие признаки, которые выражаются в каких-то качествах, не поддающихся количественному измерению, – разные сельскохозяйственные культуры, разные виды болезней, окраска зерна или цветков, форма плода, наличие или отсутствие признаков или реакции на воздействие и т.д. К качественным признакам могут быть отнесены окраска меха, глаз, форма некоторых органов. Такие признаки обозначаются номером или названием. Например, окраска меха у норок: белая, жемчужная, сапфир, алеутская – представляют собой качественные признаки. Но, применяя колориметрический метод, внутри каждой окраски можно получить цветовые гаммы от более светлой до более темной и дать количественную оценку интенсивности окрашивания.

Наиболее часто при изучении качественных признаков встречается случай, когда изучаемая совокупность представлена объектами только с двумя градациями – признак есть или признака нет, то есть имеется две возможности, две альтернативы. Такое распределение называется альтернативным (двойково-возможным).

Основными статистическими показателями качественной изменчивости являются доля признака, показатель изменчивости, коэффициент вариации и ошибка выборочной доли. Сводные статистические характеристики вычисляют по формулам таблицы 4.

## Основные статистические показатели при качественной изменчивости

Показатель	Формула
Доля признака при $k=2$	$p = \frac{n_1}{N}; q = 1 - p$
при $k > 2$	$p_1 = \frac{n_1}{N}; p_2 = \frac{n_2}{N}; \dots p_k = \frac{n_k}{N};$
Стандартное отклонение при $k=2$	$s = \sqrt{pq}; s = \sqrt[k]{p_1 \times p_2 \times \dots \times p_k}$
при $k > 2$	$\lg s = \frac{\lg p_1 + \lg p_2 + \dots + \lg p_k}{k}$
Коэффициент вариации	$V_p = \frac{s}{s_{\max}} \cdot 100$
Ошибка доли	$s_p = \frac{s}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{pq}{n}}$
Доверительный интервал для доли признака в сово- купности	$p \pm t s_p$
Степень свободы	$n - 1$

В таблице 4  $p_1, p_2, \dots, p_k$  и  $q$  – обозначают доли признака в совокупности;  $n_1, n_2, \dots, n_k$  – численность группы;  $N$  – объем выборки;  $k$  – число градаций признака;  $t$  – теоретическое значение критерия Стьюдента.

*Доля признака* – это отношение численности каждого из членов ряда ( $n_1, n_2, \dots, n_k$ ) к численности совокупности  $N$ , т.е. вероятность появления данного признака в изучаемой совокупности.

*Показатель изменчивости* качественного признака  $s$  характеризует варьирование ряда относительно друг друга.

*Коэффициент вариации* – фактический показатель изменчивости, выраженный в процентах к максимально возможной изменчивости. Он характеризует относительную изменчивость изучаемых признаков и широко используется при сравнительной оценке выравненности различных совокупностей. Максимальное его значение равно 100%.

*Ошибка выборочной доли  $s_p$*  – мера отклонения доли признака выборочной совокупности  $p$  от его доли во всей генеральной совокупности вследствие неполной представительности (репрезентативности) выборки.

Вычисление сводных характеристик выборки при качественной изменчивости складываются из распределения исходных наблюдений по группам (классам), определения среднего значения доли, изменчивости признака и доверительного интервала, в пределах которого находится значение доли в генеральной совокупности. При вычислении коэффициента вариации следует иметь в виду, что максимально возможная изменчивость  $s_{\max}$  при двух градациях признаков равна 0,500 (50,0%), трех – 0,333 (33,3%), четырех – 0,250 (25,0%), пяти – 0,200 (20,0%) и шести – 0,167 (16,7%).

Рассмотрим следующий пример. При просмотре 400 растений пшеницы было обнаружено 120 остистых и 280 безостых растений. Определить 95%-ный доверительный интервал для доли остистых растений в совокупности.

Исходные данные при альтернативной (качественной) изменчивости распределяют по двум группам. Первая группа – растения, имеющие признак, в нашем примере – ости ( $n_1 = 120$ ), и вторая группа – растения, у которых этот признак отсутствует, т.е. безостые растения ( $n_2 = 280$ ). Вычисления сводных характеристик выборки ведут в такой последовательности:

а) доля остистых растений  $p = 120:400=0,3$ , а доля безостых –  $q=280:400=0,7$ .

б) стандартное отклонение долей равняется

$$s = \sqrt{0,3 \cdot 0,7} = \sqrt{0,21} = 0,46.$$

в) коэффициент вариации (при  $k = 2$ ;  $s_{\max} = 0,50$ ) будет равным

$$V = 0,46 : 0,50 \times 100\% = 92\%$$

г) ошибка выборочной доли  $s_p$  равняется

$$s_p = 0,46 : \sqrt{400} = 0,46 : 20 = 0,023$$

д) доверительный 95%-ный интервал доли остистых растений в совокупности (при  $n - 1 = 400 - 1 = 399$  по таблице Приложения 1 находим  $t_{05} = 1,96$ )

$$p \pm t s_p = 0,3 \pm 1,96 \times 0,023 = 0,3 \pm 0,045$$

**Метод хи-квадрат.** Критерий  $\chi^2$  наиболее часто применяется в генетическом анализе при изучении результатов скрещивания, когда необходимо убедиться в том, является ли обнаруженное отклонение от теоретически ожидаемого расщепления (1:1, 3:1, 9:3:3:1, 9:3:4 и т.д.) отклонением закономерным, или оно лежит в пределах возможных случайных колебаний. Расчет хи-квадрат ( $\chi^2$ ) производится по формуле Пирсона-Фишера:

$$\chi^2 = \sum \frac{(P_{\text{эксп.}} - P_{\text{теор.}})^2}{P_{\text{теор.}}},$$

где  $P_{\text{эксп.}}$  – экспериментальная частота изучаемого признака,  $P_{\text{теор.}}$  – теоретическая частота, изучаемого признака, выраженного в процентах или долях от целого.

Чем меньше значение хи-квадрат, тем больше приближаются экспериментальные данные к теоретическим. Если  $\chi^2 = 0$ , то это указывает на полное совпадение опыта с гипотезой. С увеличением значения хи-квадрат увеличивается и расхождение между результатами опыта и теоретическими предпосылками.

Считают, что если значение хи-квадрат будет указывать на достоверное отклонение экспериментальных данных от теоретических с вероятностью от  $p=0,99$  до  $p=0,95$ , то гипотезу можно считать не подтвержденной.

Следует помнить, что в формулу необходимо подставлять частоты, а не величины, полученные измерением, взвешиванием и т.д. При установлении достоверности хи-квадрат удобнее пользоваться соответствующей вспомогательной таблицей, приведенной в Приложении 2.

Рассмотрим конкретный пример. При скрещивании двух сортов гороха Г. Мендель во втором поколении получил 355 желтых и 123 зеленых семян. Соответствуют ли результаты опыта теоретически ожидаемому соотношению желтых к зеленым как 3:1?

В сумме получено 478 семян гороха. Возьмем соотношение 3:1 в качестве нулевой ( $H_0$ ) гипотезы, которую надо доказать. Исходя из этого определяем теоретически ожидаемые частоты  $P_{\text{теор.}}$ :

$$P_1 \text{ теор.} = 3/4 \times 478 = 358,5$$

$$P_2 \text{ теор.} = 1/4 \times 478 = 119,5$$

Подставляем экспериментальные и теоретически ожидаемые частоты в формулу  $\chi^2$  получаем

$$\chi^2 = \sum \frac{(P_{\text{эксп.}} - P_{\text{теор.}})^2}{P_{\text{теор.}}} = \frac{(355 - 358,5)^2}{358,5} + \frac{(123 - 119,5)^2}{119,5} = 0,137$$

Число степеней свободы при исследованиях достоверности расщепления всегда определяется числом фенотипических классов без одного ( $k-1$ ). В нашем примере  $2-1=1$  степени свободы. Теоретическое значение  $\chi^2_{05} = 3,84$  (из Приложения 2). Следовательно, поскольку  $\chi^2_{\text{факт.}} < \chi^2_{05}$ , то различия между фактическими и теоретически ожидаемыми частотами несущественны и нулевая гипотеза  $H_0$  не отвергается.

**Корреляционный анализ** – это статистический метод определения тесноты и формы связи между признаками. Корреляция – это взаимосвязь между признаками, заключающаяся в том, что средняя величина значений одного признака меняется в зависимости от изменения другого признака. Если при увеличении  $X$  величина  $Y$  в среднем увеличивается, то корреляция называется положительной или прямой, а если с увеличением  $X$  значение  $Y$  в среднем уменьшается – отрицательной или обратной.

Коэффициент корреляции указывает на направление и степень сопряженности в изменчивости признаков, но не позволяет судить о том, как количественно меняется результативный признак при изменении факториального на единицу измерения, что важно в познавательных и практических целях.

В качестве показателя простой линейной корреляции, указывающего на тесноту (силу) и направление связи  $X$  с  $Y$ , используют коэффициент корреляции, обозначаемый буквой  $r$ . Он является безразмерной величиной, изменяющейся в пределах от  $-1$  до  $+1$ .

Коэффициент корреляции рассчитывают по формуле:

$$r = \frac{\sum (X - \bar{x})(Y - \bar{y})}{\sqrt{\sum (X - \bar{x})^2 \sum (Y - \bar{y})^2}}$$

или, минуя вычисления отклонений и квадратов отклонений, по формуле:

$$r = \frac{\sum XY - (\sum X \sum Y) \div n}{\sqrt{(\sum X^2 - (\sum X)^2 \div n)(\sum Y^2 - (\sum Y)^2 \div n)}}$$

где  $X$  – даты факториального признака;  $Y$  – соответствующие им даты результирующего признака;  $\bar{x}$  и  $\bar{y}$  – средние по ряду  $x/y$ ;  $n$  – число пар ( $x$  и  $y$ ) учтенных признаков.

Чем ближе  $r$  к +1 или –1, тем теснее корреляционная связь, она ослабевает с приближением к 0. Считается, что при  $r < 0,3$  корреляционная зависимость между признаками слабая,  $r = 0,3-0,7$  – средняя, а при  $r > 0,7$  – сильная.

Рассмотрим следующий пример. Для определения коэффициента корреляции между двумя показателями – длиной главного колоса и числом зерен в нем у озимой пшеницы (сорт Казанская 560) составляют вспомогательную таблицу 5 на основе одновременных измерений двух названных признаков.

Таблица 5

Вспомогательная таблица для вычисления коэффициента корреляции между длиной главного колоса и числом зерен у озимой пшеницы

№ пар	$x_i$	$y_i$	$x_i - \bar{X}$	$(x_i - \bar{X})^2$	$y_i - \bar{Y}$	$(y_i - \bar{Y})^2$	$(x_i - \bar{X}) \cdot (y_i - \bar{Y})$
1	7,0	24	0,2	0,04	3	9	0,6
2	7,9	24	1,1	1,21	3	9	3,3
3	5,9	11	-0,9	0,81	-10	100	9,0
4	7,3	27	0,5	0,25	6	36	3,0
5	5,8	16	-1,0	1,0	-5	25	5,0
6	6,4	22	-0,4	0,16	1	1	-0,4
7	7,8	26	1,0	1,0	5	25	5,0
8	6,8	21	0	0	0	0	0
9	7,0	23	0,2	0,04	2	4	0,4
10	6,2	18	-0,6	0,36	-3	9	1,8
11	6,2	20	-0,6	0,36	-1	1	0,6
12	7,5	23	0,7	0,49	2	4	1,4
13	6,7	26	-0,1	0,01	5	25	-0,5
14	6,4	13	-0,4	0,16	-8	64	3,2
15	6,6	21	-0,2	0,04	0	0	0
	$\sum x_i =$ = 101,5 $\bar{X} = 6,8$	$\sum y_i =$ = 315 $\bar{Y} = 21$		$\sum (x_i - \bar{X})^2 =$ = 5,93		$\sum (y_i - \bar{Y})^2 =$ = 312	$\sum (x_i - \bar{X}) \cdot (y_i - \bar{Y}) =$ = 32,4

В первом вертикальном столбце приведены номера измерений пар признаков каждого растения. В результате суммирования вариант  $x_i$  и  $y_i$  (второй и третий вертикальные столбцы) получаем величины средних арифметических:

$$\bar{X} = \frac{\sum X}{n}; \bar{Y} = \frac{\sum Y}{n}.$$

Затем вычисляем отклонения каждой варианты от средней арифметической своего распределения (столбцы четвертый и шестой). Каждое отклонение возводим во вторую степень (столбцы пятый и седьмой), а полученные результаты суммируем. В последний вертикальный столбец помещаем произведения отклонений:  $(x_i - \bar{X}) \times (y_i - \bar{Y})$  по обоим признакам. Сумма их соответствует числителю искомого коэффициента корреляции. Подставляем все числовые значения в формулу и вычисляем коэффициент корреляции. Он равен 0,75, что указывает на высокую корреляционную зависимость между этими признаками.

Отдельно вычисленные коэффициенты корреляции могут быть записаны в виде матрицы (табл. 6), пример которой приводится ниже.

Таблица 6

Матрица коэффициентов корреляции

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1,00							
2	0,09	1,00						
3	0,22*	0,01	1,00					
4	0,17	0,03	0,46**	1,00				
5	0,12	0,07	<b>0,75**</b>	0,65**	1,00			
6	0,15	0,07	0,52**	0,47**	0,81**	1,00		
7	0,25**	0,04	0,52**	0,38**	0,58**	0,75**	1,00	
8	0,10	0,05	0,21**	-0,11	0,07	0,41**	0,43**	1,00

Примечание: \* – обозначаются коэффициенты корреляции, значения которых значимы на 5% уровне, и \*\* – на 1% уровне.

В нашем примере под цифрами понимаются исследуемые признаки растений:

- 1 – длина растения,
- 2 – число продуктивных стеблей,
- 3 – длина главного колоса,
- 4 – число колосков с главного колоса,
- 5 – число зерен с главного колоса,
- 6 – масса зерна с главного колоса,
- 7 – масса зерна с растения,
- 8 – масса 1000 зерен.

Стандартную ошибку коэффициента корреляции определяют по формуле:

$$S_r = \sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}},$$

где  $r$  – коэффициент корреляции;  $n$  – численность выборки, т.е. число пар значений, по которым вычислен данный коэффициент корреляции.

Критерий существенности коэффициента корреляции рассчитывают по формуле:

$$t_r = r \div S_r,$$

Если  $t_r$  факт.  $\geq t_r$  теор., то корреляционная связь существенна, а когда  $t_r$  факт.  $< t_r$  теор. – несущественна. Теоретическое значение критерия  $t$  находят по таблице Стьюдента, принимая 5% -ный уровень значимости. Число степеней свободы принимают равным  $n - 2$ .

### ***Задания по теме 1***

***Задание 1.*** На материале стандартного сорта озимой ржи Радонь или любого другого проведите оценку констант вариационных рядов изменчивости следующих признаков: кустистость, высота растения в определенной фазе вегетационного периода, размеры колоса, верхнего междоузлия и т. д. В протоколе измерений зафиксируйте номер растения и значения признаков у этого растения. Сравните коэффициент изменчивости определенных признаков и оцените, какой из них более жестко, а какой более пластично определяется генотипом.

***Задание 2.*** Ячмень, в отличие от ржи, - строгий самоопылитель. Любой сорт ячменя представляет совокупность гомозиготных чистых линий. У сорта Рахат проанализируйте вариационные ряды изменчивости, тех же количественных признаков, что и в задании 1, и оцените коэффициенты вариации этих признаков. Сравните коэффициенты вариации изучаемых признаков между собой, определите различия в жесткости контроля признаков.

***Задание 3.*** Сравните степень изменчивости различных признаков у двух сортов пшеницы. Для этого следует взять без выбора по 100 растений от каждого сорта. Определите высоту растений, продуктивную кустистость, длину коло-

са, число колосков и зерен в колосе. Сделайте вывод о размахе модификационной изменчивости каждого из них.

**Задание 4.** В каком коррелятивном отношении находятся эти признаки. Проведите расчет коэффициентов корреляции на разных этапах онтогенеза.

**Задание 5.** На основе знаний по генетике окраски меха у норок проведите анализ скрещивания норок с алеутской и платиновой окраски. Зарисуйте потомство первого и второго поколения.

**Задание 6.** Соберите по 50 листьев лесной и садовой земляники и наклейте их на листы бумаги по 5 штук. Проведите анализ статистических характеристик данной выборки по признакам длина листа и число зубчиков. Аргументируйте различия в их изменчивости. Можете использовать собранные на небольших территориях листья растений одуванчика и манжетки, закончивших рост.

**Задание 7.** Предложите задание по анализу модификационной изменчивости различных культурных растений, которое кажется вам интересным при изучении основ генетики и теории эволюции в средней школе. Можно использовать любые растения (зерновые, овощные, кормовые, плодовые, декоративные) и любые удобные для измерения признаки.

## **Тема 2. Мутационная изменчивость**

Использование искусственного мутагенеза прочно вошло в арсенал методов селекции. В настоящее время в мире используется более 300 мутантных сортов растений и около 120 пород животных.

Мутациями называют наследственные изменения у особей, в результате которых организм приобретает новые признаки и свойства. Мутационные изменения могут затрагивать любые признаки и свойства организма. Мутации могут быть спонтанными (возникающими в природе) и индуцированными, которые вызываются различными факторами, называемыми мутагенами. Различают следующие типы мутаций:

1. **Генные** мутации – наследственные изменения, ведущие к появлению новых аллелей и не связанные с перестройками хромосом.
2. **Хромосомные** мутации – изменения структуры хромосом вследствие их разрывов и перестроек.
3. **Геномные** – кратные изменения числа наборов хромосом (полиплоидия) или числа хромосом в них (анеуплоидия).
4. **Цитоплазматические** мутации – изменения цитоплазматических наследственных факторов.

В зависимости от характера изменения числа хромосом, различают:

- **Полиплоидию** – увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному. Полиплоидия чаще наблюдается у простейших и у растений. В зависимости от числа гаплоидных наборов хромосом, содержащихся в клетках, различают: триплоиды ( $3n$ ), тетраплоиды ( $4n$ ) и т.д. Они могут быть: автополиплоидами – полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов одного вида, аллополиплоидами – полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов разных видов (характерно для межвидовых гибридов).
- **Анеуплоидию (гетероплоидию)** – некратное гаплоидному увеличение или уменьшение числа хромосом. Чаще всего наблюдается уменьшение или увеличение числа хромосом на одну (реже две и более). Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая - на одну больше. Слияние таких гамет с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида. Во всех случаях могут образоваться гаметы с набором хромосом  $n-1$  и  $n+1$ , при слиянии которых в процессе оплодотворения образуются зиготы, содержащие числа хромосом, равные  $2n-1$ ,  $2n-2$ ,  $2n+1$  и  $2n+2$ . Организм с набором хромосом  $2n-1$  называется моносомиком,  $2n-2$  – нуллисомиком,  $2n+1$  – трисомиком,  $2n+2$  – тетрасомиком. Организмы, имеющие лишние хромосомы двух разных гомологичных пар ( $2n+1+1$ ), называются двойными трисомиками. Двойные моносомики ( $2n-1-1$ )

встречаются редко, они часто погибают. Анеуплоиды могут возникать спонтанно при неправильном расхождении хромосом в клетке. В результате неправильной ориентации или деления хромосом в метафазе образуются клетки с дупликациями или нехватками по отдельным хромосомам. При слиянии возникающих гамет получают анеуплоидные организмы. У растений, в отличие от животных анеуплоиды встречаются довольно часто. Они могут возникать разными путями: при скрещивании диплоидов с гаплоидами, в потомстве триплоидов, в потомстве растений, имеющих мутации по мейозу, и т.д.

Хромосомные мутации – мутации, вызывающие изменения структуры хромосом. Перестройки могут осуществляться как в пределах одной хромосомы – внутривхромосомные мутации, так и между негомологичными хромосомами – межхромосомные мутации.

Внутривхромосомные мутации:

- **делеция** – утрата части хромосомы;
- **инверсия** – поворот участка хромосомы на  $180^{\circ}$ ;
- **дупликация** – удвоение одного и того же участка хромосомы;

Межхромосомные мутации:

- **транслокация** – перенос участка одной хромосомы на другую, негомологичную ей. Возможно объединение двух негомологичных хромосом в одну хромосому.

**Генными** мутациями называют изменения структуры молекулы ДНК на участке определенного гена, кодирующего структуру определенной молекулы белка. Эти мутации влекут за собой изменение строения белков, то есть появляется новая последовательность аминокислот в полипептидной цепи, в результате чего происходит изменение функциональной активности белковой молекулы. Благодаря генным мутациям происходит возникновение серии множественных аллелей одного и того же гена. Чаще всего генные мутации происходят в результате замены одного или нескольких нуклеотидов на другие, вставки нуклеотидов, потери нуклеотидов, изменения порядка чередования нуклеотидов.

В природе постоянно идет спонтанный мутагенез. Однако спонтанные мутации – редкое явление. Например, у дрозофилы мутация белых глаз образуется с частотой 1:100000 гамет, у человека многие гены мутируют с частотой 1:200000 гамет.

Схематично классификация индуцированных мутаций представлена в таблице 7.

Таблица 7

## Различные мутационные процессы и типы мутаций

Вид мутационного процесса	Тип мутации
Мутация определенного гена	генная или точковая
Структурные изменения одной или нескольких хромосом (делеция, дупликация, инверсия, транслокация)	хромосомная
Одна или несколько хромосом могут быть лишними или недостающими	геномная, анеуплоидия
Увеличение всего хромосомного набора, при четном увеличении (в 2, 4, 6 раз) при нечетном (в 3, 5 раз)	геномная, автополиплоидия эуплоидия
Мутация неядерных структур	митохондриальная, пластидная, цитоплазматическая

А.А. Жученко (1980) подразделяет мутации по действию на приспособленность особи на летальные, нейтральные и незначительно благоприятные. Л.З. Кайданов (1981) рассматривает селекционный процесс как процесс накопления мутаций двух типов. Мутации первого типа влияют на селективируемый признак и могут снижать приспособленность особи, мутации второго типа нейтрализуют вредное действие первых. Жизнеспособность особи определяется балансом мутаций двух типов.

Спонтанные и индуцированные мутации, как по механизму возникновения, так и по спектрам изменчивости принципиально не отличаются, однако вновь возникшие мутации - сырой материал для селекции. Для успешного получения мутаций подбирают оптимальную дозу или концентрацию мутагена. Мутагены действуют на различные стадии онтогенеза, но более сильное влия-

ние они оказывают на ранние стадии развития растений (прорастающие семена) и на эмбрионы у животных. Под действием химических и физических мутагенов могут возникать разнообразные мутации: хлорофильные (листья лишены зеленой окраски полностью или частично), морфологические (увеличение или уменьшение числа колосков, длины остей, окраска колоса, устойчивость к полеганию и болезням, скороспелость и др.), хромосомные (делеции, дупликации, инверсии и др.).

На приспособительный характер доминантности и рецессивности указывают закономерности, выявленные Н.И. Вавиловым (1935), и положенные в основу геногеографии: накопление рецессивных мутаций на периферии ареала вида. Таким образом, мутагенез обеспечивает накопление резерва наследственной изменчивости, реализация которого в конкретных условиях среды может способствовать выявлению приспособленных форм.

Число хромосом (групп сцепления) имеет существенное значение в эволюции вида и, несомненно, является эволюционно отселектированным признаком. Каждый вид растений имеет характерный для него генотип, включающий один или несколько геномов. В понятие *геном*, впервые введенное Винклером в 1920 г., включают качественную и количественную характеристику хромосомного набора. Под геномом понимают гаплоидный набор хромосом со всем его составом генов. *Геном* – это исходное гаплоидное число хромосом качественно специфичное для данного вида, то есть несущее все гены, характерные для данного вида (видовой потенциал генов).

Количество хромосом у основных видов растений и животных представлено в таблице 8.

Примером мутаций неядерных генов является цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). ЦМС обусловлена наследственными мутациями цитоплазмы и полностью сохраняется в  $F_1$  и последующих поколениях. При этом типе наследования стерильное растение, опыленное пыльцой другого сорта, дает стерильное потомство, а остальные признаки изменяются как обычно при гибридизации.

Диплоидное число хромосом у наиболее распространенных видов культурных растений и животных

Вид	Латинское название	Число хромосом
<b>Полевые культуры</b>		
Пшеница однозернянка	<i>Triticum monococcum</i> L.	14
Пшеница твердая	<i>Triticum durum</i> Desf.	28
Пшеница мягкая	<i>Triticum aestivum</i> L.	42
Рожь	<i>Secale cereale</i> L.	14
Овес посевной	<i>Avena sativa</i> L.	42
Ячмень	<i>Hordeum sativum</i> L.	14
Кукуруза	<i>Zea mays</i> L.	20
Просо обыкновенное	<i>Panicum miliaceum</i> L.	36
Рис посевной	<i>Oryza sativa</i> L.	24
Гречиха обыкновенная	<i>Fagopyrum esculentum</i>	16
Горох посевной	<i>Pisum sativum</i> L.	14
Бобы кормовые	<i>Faba vulgaris</i>	12
Фасоль обыкновенная	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	22
Нут	<i>Cicer arietinum</i> L.	16
Чечевица	<i>Vicia esculenta</i> Moench	14
Вика посевная	<i>Vicia sativa</i> L.	12
Вика мохнатая	<i>Vicia villosa</i> Roth.	14
Подсолнечник	<i>Helianthus annuus</i> L.	34
Соя	<i>Glycine hispida</i> Maxim.	38
Арахис	<i>Arachis hypogea</i> L.	40
Кунжут	<i>Sesamum indicum</i> L.	26
Горчица белая	<i>Sinapis alba</i> L.	24
Лен-долгунец	<i>Linum usitatissimum</i> L.	32
Конопля	<i>Cannabis sativa</i> L.	20
Хлопчатник травянистый	<i>Gossypium herbaceum</i> L.	26
Хлопчатник обыкновенный	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	52
Сахарная свекла	<i>Beta vulgaris</i> L.	18
Картофель культурный	<i>Solanum tuberosum</i> L.	48
Табак	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	48
Земляная груша	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	102
Клевер красный	<i>Trifolium pratense</i> L.	14
Клевер ползучий	<i>Trifolium repens</i> L.	32
Люцерна посевная	<i>Medicago sativa</i> L.	32
Люпин желтый	<i>Lupinus luteus</i> L.	52
Люпин узколистный	<i>Lupinus angustifolius</i> L.	40
Тимофеевка луговая	<i>Phleum pratense</i> L.	42
Овсяница луговая	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	14

<b>Овощные культуры</b>		
Томат	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill	24
Перец красный	<i>Capsicum annuum</i> L.	24
Огурец	<i>Cucumis sativus</i> L.	14
Тыква гигантская	<i>Cucurbita maxima</i> Duch.	48
Арбуз столовый	<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad	22
Репа, турнепс	<i>Brassica campestris</i> L	20
Капуста кочанная	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L	18
Редька культурная	<i>Raphanus sativus</i> L.	18
Свекла обыкновенная	<i>Beta vulgaris</i> L.	18
Лук репчатый	<i>Allium cepa</i> L	16
<b>Плодовые культуры</b>		
Яблоня домашняя	<i>Malus domestica</i> Borkh	34
Груша обыкновенная	<i>Pyrus communis</i> L.	34
Абрикос	<i>Armeniaca vulgaris</i> L.	16
Вишня обыкновенная	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	32
Слива домашняя	<i>Prunus domestica</i> L.	48
Персик	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	16
Земляника лесная	<i>Fragaria vesca</i> L.	14
Земляника садовая	<i>Fragaria grandiflora</i> Ehrh	56
Клубника	<i>Fragaria moschata</i> Duch.	42
Малина обыкновенная	<i>Rubus idaeus</i> L.	14
Крыжовник	<i>Grossularia reclinata</i> Mill	16
Смородина красная	<i>Ribes rubrum</i> L	16
Смородина черная	<i>Ribes nigrum</i> L	16
<b>Древесные культуры</b>		
Акация белая	<i>Robinia pseudoacacia</i>	20
Береза бородавчатая	<i>Betula verrucosa</i>	28
Груша	<i>Pyrus communis</i>	34
Дуб обыкновенный	<i>Guercus robur</i>	24
Ель	<i>Picea</i> sp.	24
Ива	<i>Salix</i> sp.	38
Лещина обыкновенная	<i>Corylus avellana</i>	22
Липа сердцелистная	<i>Tilia cordata</i>	82
Лиственница	<i>Larix</i> sp.	24
Ольха клейкая	<i>Alnus glutinosa</i>	28
Орех грецкий	<i>Juglans regia</i>	32
Осина	<i>Populus tremula</i>	38
Пихта	<i>Abies</i> sp.	24
Рябина обыкновенная	<i>Sorbus aucuparia</i>	34
Сосна	<i>Pinus</i> sp.	24
Тополь черный	<i>Populus nigra</i>	38
Ясень обыкновенный	<i>Fraxinus excelsior</i>	46

<b>Животные</b>		
Белянка капустная	<i>Pieris brassicae</i>	30
Вошь головная	<i>Pediculus capitis</i>	12
Гидра пресноводная	<i>Hydra vulgaris</i>	32
Голубь	<i>Columba livia</i>	80
Жаба	<i>Bufo sp.</i>	22
Индейка	<i>Meleagris gali pavo</i>	82
Кабан	<i>Sus scrofa</i>	40
Квакша, лягушка древесная	<i>Hyla arborea</i>	24
Коза домашняя	<i>Capra nircus</i>	60
Комар-пискун	<i>Culex pipiens</i>	6
Кошка домашняя	<i>Felix catus</i>	38
Кролик	<i>Lepus cuniculus</i>	44
Крыса серая	<i>Rattus norvegicus</i>	42
Кузнечик	<i>Stenobothrus lineatus</i>	18
Куры домашние	<i>Gallus gallus</i>	78
Лисица	<i>Vulpes vulpes</i>	38
Лошадь	<i>Eguus caballus</i>	66
Лягушка	<i>Rana sp.</i>	26
Мотыль	<i>Chironomus plumosus</i>	6
Муха домашняя	<i>Musca Domestica</i>	12
Мушка плодовая	<i>Drosophila melanogaster</i>	8
Мышь домовая	<i>Mus musculus</i>	40
Овца домашняя	<i>Ovis aries</i>	54
Окунь	<i>Perca fluviatilis</i>	28
Осел	<i>Eguus asinus</i>	66
Пчела	<i>Apis mellifera</i>	16, 32
Сазан	<i>Cyprinus carpio</i>	104
Саранча азиатская	<i>Locusta migratoria</i>	23
Свинка морская	<i>Cavia cobaya</i>	64
Свинья домашняя	<i>Sus scrofa domestica</i>	40
Собака домашняя	<i>Canis familiaris</i>	78
Таракан	<i>Blatta orientalis</i>	48
Тритон	<i>Triturus vulgaris</i>	24
Улитка садовая	<i>Helix pomatia</i>	24
Хомячок золотистый	<i>Mesocricetus auratus</i>	44
Хомячок серый	<i>Cricetus griseus</i>	22
Червь дождевой	<i>Lumbricus terrestris</i>	36
Шелкопряд тутовый	<i>Bomdyx mori</i>	28
Шимпанзе	<i>Anthropopithecus -pan</i>	48
Ящерица прыткая	<i>Lacerta agilis</i>	38

Мужская стерильность устойчиво передается из поколения в поколение по материнской линии, а наследственные факторы, ее обуславливающие, не находятся в хромосомах ядра.

В результате обобщения экспериментального материала по наследованию мужской стерильности возникло представление о том, что это свойство обусловлено взаимодействием цитоплазмы и генов хромосом, составляющих вместе генетическую систему. Цитоплазма, обуславливающая стерильность пыльцы, получила название стерильной (S), а цитоплазма, дающая растения с фертильной пыльцой, – нормальной цитоплазмы (N). Существует локализованный в хромосомах доминантный ген Rf (restoring fertility – восстанавливающий фертильность), который препятствует проявлению стерильной цитоплазмы. Стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена.

Благодаря открытию ЦМС у таких культур как кукуруза, сорго, лук, огурцы, томаты стало возможным широкое использование гибридов, т.к. ручная кастрация цветков у них практически невозможна.

Следует помнить, что использование мутантных генов сопряжено со значительными трудностями вследствие неблагоприятного влияния таких аллелей на функционирование защитно-приспособительных механизмов (снижение жизнеспособности, плодовитости и адаптивных возможностей организма). Как правило, большинство новых мутаций элиминируется отбором, и могут быть сохранены только в гетерозиготном состоянии в качестве скрытого генетического резерва. Селекционерам интересно использование мутантных аллелей, часто снижающих адаптивность, но вызывающих появление у растений полезных человеку признаков и свойств.

Ярким примером использования мутантных генов является вовлечение в селекцию пшеницы аллелей карликовости. Первоначально донором этих аллелей послужил японский сорт Norin 10, где аллели карликовости включены естественным отбором в защитно-приспособительный комплекс японского экотипа. Широкое использование Норманом Борлаугом аллелей карликовости в гибри-

дизации яровой пшеницы привело к созданию серии сортов, вызвавших «зеленую революцию» в условиях орошения в Мексике, Индии и других странах.

Решение проблемы устойчивости гороха к осыпанию семян стало возможным с внедрением в генотип этой культуры гена *def*, вызывающего срастание семяножки с кожурой семени, а также ряд отрицательных признаков, и, прежде всего, снижающего продуктивность. В создании устойчивых к полеганию сортов гороха значительную роль играют мутантные формы с усатым типом листа (ген *af*) и детерминантные (ген *deh*). На их основе созданы усатые детерминантные сорта для зон с достаточным увлажнением Спрут 2, Батрак, Шустрик.

Н.И. Вавилов, изучая наследственную изменчивость у культурных растений и их предков, обнаружил ряд закономерностей, которые позволили сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: "Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений, в общем, характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство".

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости был проиллюстрирован Н.И. Вавиловым на культурных растениях – пшенице, ржи, ячмене, просе и других. Так, черная окраска зерновки обнаружена у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и других растений, удлиненная форма зерновки - у всех изученных видов семейства злаковые. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволил самому Н.И. Вавилову найти ряд форм ржи, ранее не известных, опираясь на наличие этих признаков у пшеницы. К ним относятся: остистые и безостые колосья, зерновки красной, белой, черной и фиолетовой окраски, мучнистое и стекловидное зерно и т.д.

В 20-30-е годы справедливость закона была показана на других семействах цветковых растений, а также на мхах, водорослях, одноклеточных, грибах, трематодах, насекомых, амфибиях, птицах и млекопитающих. Например, у животных также описаны сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Некоторые наследственные заболевания и уродства, встречающиеся у человека, отмечены и у некоторых животных. Животные с такими болезнями используются в качестве модели для изучения аналогичных дефектов у человека. Например, катаракта глаза бывает у мышей, крыс, собак, лошадей; гемофилия – у мышей и кошки; диабет – у крысы. То, что сходные, наследственно обусловленные нарушения жизнедеятельности встречаются у представителей разных видов одного и того же класса – класса млекопитающих, – убедительно подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. Появление сходных мутаций объясняется общностью происхождения генотипов. Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида дает основание для поисков сходных мутаций у родственных видов растений и животных.

На основе закона гомологических рядов в наследственной изменчивости были открыты ранее неизвестные виды и формы растений, экспериментально получены их новые типы, представляющие интерес для селекции. Используя параллелизм изменчивости, можно прогнозировать нахождение в природе новых форм растений, планировать их получение современными методами генетики, молекулярной биологии.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости имеет огромное значение для селекционной практики. Он указывает исследователю-селекционеру направление поисков, вскрывает огромную амплитуду видовой изменчивости, намечает правильности в нахождении недостающих звеньев.

## ***Задания по теме 2***

***Задание 1.*** Сопоставьте фенотипические признаки районированных сортов и мутантных линий ржи, пшеницы или ячменя. Выявите и опишите мутации по признакам формы и размера колоса, наличия остей, окраски зерна, короткостебельности, лигулы, воскового налета и т.д.

***Задание 2.*** Ознакомьтесь с различными методами получения мутаций у злаковых растений, применяемыми селекционерами Российской Федерации. Опишите в дневнике некоторые методы получения мутаций и сорта, созданные мутагенезом.

***Задание 3.*** При тщательном просмотре каждого растения выявите типы индуцированных мутаций и опишите мутанты ячменя, пшеницы, гороха в сравнении с нормальными растениями данного сорта. Определите, какие признаки растений чаще всего мутируют.

***Задание 4.*** Проведите сравнительный анализ диплоидных и тетраплоидных растений озимой ржи и гречихи, собранных на полях Татарского НИИ сельского хозяйства. Опишите различные методы получения полиплоидов у наиболее важных культурных растений.

***Задание 5.*** Сделайте гербарий и рисунки полиплоидных рядов пшеницы, ржи, картофеля, земляники. Каким числом хромосом характеризуется каждый из них, как увеличение числа хромосом отражается на проявлении морфологических и хозяйственных признаков?

***Задание 6.*** Приготовьте гербарий, демонстрирующий проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. В качестве объектов можно использовать разные виды злаковых, овощных, плодовых, декоративных культур. Наилучший гербарий должен содержать наибольшее число признаков у сравниваемых видов. При желании можно собрать и систематизировать разные виды насекомых или другие объекты фауны.

### Тема 3. Генотипический и фенотипический полиморфизм природных популяций

Популяция – это совокупность особей одного вида, занимающая определенный ареал, выступает как определённое единство во времени и пространстве, способна к самостоятельному длительному существованию и изменению в течение поколений. Одной из главных особенностей популяций является генетическая гетерогенность, проявляющаяся в разнообразии генотипов особей.

Наличие в популяции нескольких качественно различающихся вариантов признака называют *полиморфизмом* (лат. – многоформность). Полиморфизм, или, другими словами, любое разнообразие форм одного и того же вида, – одно из наиболее универсальных явлений жизни. Это и различия в окраске цветков розы, и красная или черная формы двухточечной божьей коровки, и право- или левозакрученные раковины моллюсков, и различный цвет меха у пушных зверей. Полиморфизм охватывает все признаки: цитологические, биохимические, физиологические, морфологические, поведенческие. Он может быть результатом дискретной внутрипопуляционной изменчивости наследственного характера, а может являться нормой реакции организма на условия внешней среды.

В ряде случаев полиморфизм бывает представлен двумя или незначительным числом форм. Например, человек может быть или левшой, или правшой. В популяционно-генетической и селекционной литературе критерием полиморфизма принято считать присутствие в популяции наиболее редкой формы с частотой  $\geq 5\%$ .

В соответствии с различием генотипов имеется и определённое отличие фенотипов. Следовательно, популяции полиморфны как по генотипам, так и по фенотипам особей.

**Частоты аллелей и генотипов.** Генетическую структуру популяции мы можем описать, определив частоты генотипов в ее генофонде. Для этого нам нет необходимости обследовать всех особей этой популяции. Биологи, как правило, анализируют выборку особей из популяции. Чем больше эта выборка, тем

точнее она представляет реальное соотношение частот генотипов в популяции. В качестве материала используются полевые наблюдения, данные лабораторных анализов полевых сборов или музейных экземпляров и даже архивные данные.

Примером может служить наблюдаемое в популяциях лисиц, населяющих Камчатку, Чукотку, Аляску и прилежащие острова, разнообразие по окраске меха, которое контролируется двумя аллелями гена *B* (рис. 2).

Чернобурые лисицы имеют генотип *BB*, красные генотип *bb*, а у гетерозигот *Bb* наблюдается промежуточный тип окраски. Их называют сиводушками. Генетический контроль этого признака был расшифрован в XX веке, а сбор данных по частотам отдельных окрасочных фенотипов в локальных популяциях проводился задолго до того, как возникла сама наука генетика.

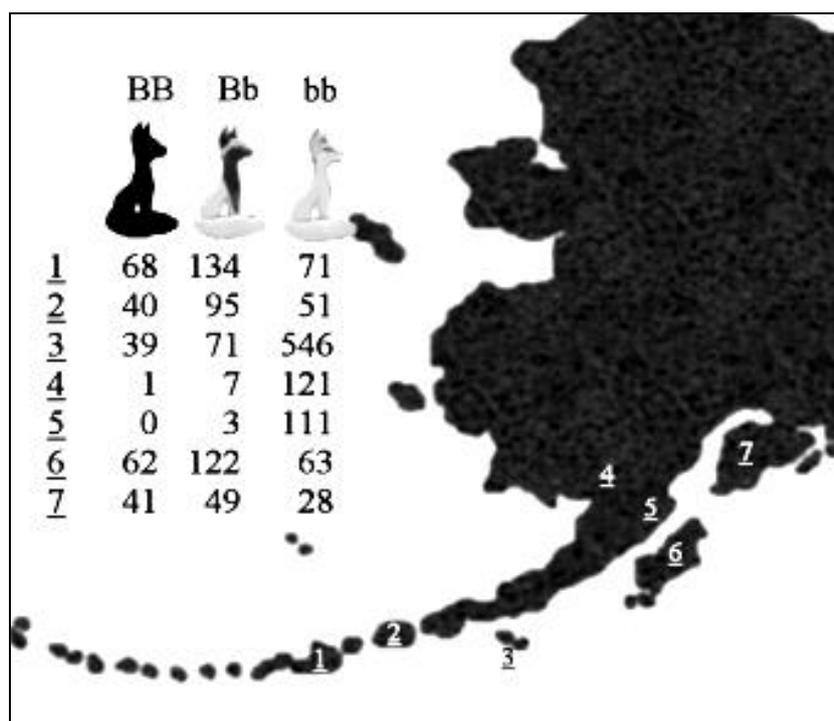


Рисунок 2. Лисицы разной окраски, добытые охотниками в районах Чукотки и Аляски в 1824 году.

Меха лисиц всегда были ценным товаром, и цена меха сильно зависела от окраски. Самыми дорогими считались чернобурые *BB*, сиводушки *Bb* стоили дешевле и самыми дешевыми были красные *bb*. Поэтому во всех налоговых

книгах и бухгалтерских ведомостях, начиная с XVII века, эти три типа мехов учитывались отдельно. Используя этот уникальный архивный материал, мы можем оценить, как были распределены частоты генотипов и аллелей в локальных популяциях лисиц на гигантской территории и как они менялись во времени – с XVII века по наши дни.

Поскольку по признаку окраски меха у лисиц есть полное соответствие между фенотипами и генотипами, мы можем оценить частоты генотипов в популяциях. Для этого разделим численность особей каждого генотипа на общий объем выборки (186 и 129, соответственно). Получим в первой популяции следующие частоты генотипов  $BB = 0,215$ ,  $Bb = 0,517$ ,  $bb = 0,274$ ; во второй  $BB = 0,008$ ,  $Bb = 0,054$ ,  $bb = 0,938$ . Теперь оценим частоту аллеля  $B$  в этих популяциях. Каждая чернобурая лисица имела 2 аллеля  $B$ , сиводушка – 1 аллель  $B$  и 1  $b$ , красные лисицы не имели ни одного аллеля  $B$ . Общее число обоих аллелей равно удвоенному числу особей в выборке. Следовательно, частота аллеля  $B$  в первой популяции равна  $(2 \times 40 + 95)/(2 \times 186) = 0,470$ , а во второй –  $0,035$ . Таким же способом можно подсчитать частоту аллеля  $b$ . Хотя можно сделать это и гораздо проще. Поскольку в популяции присутствуют только два аллеля гена  $B$  и  $b$ , то сумма их частот равна единице. Если частота аллеля  $B$  равна  $p$ , аллеля  $b$  равна  $q$ , то  $p+q=1$ . Отсюда находим частоту аллеля  $b$ :  $q=1-p$ . Это будет  $0,530$  в первой популяции и  $0,965$  во второй.

Сравнение разных популяций по частотам аллелей дает нам информацию о генетической гетерогенности видов в разнообразных условиях его обитания. Обратите внимание, что частота аллеля черной окраски в островных популяциях значительно выше, чем в континентальных. Это соотношение описывается уравнением Харди-Вайнберга. Оно было выведено в начале XX века математиком Г. Харди и врачом В.Вайнбергом.

Согласно этому уравнению, частоты аллелей в популяции определяются частотами генотипов. Если частота аллеля  $B$  равна  $p$ , а  $b$  равна  $q$ , частоты генотипов  $BB$ ,  $Bb$  и  $bb$  равны  $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$ , соответственно.

**Закон Харди-Вайнберга и его биологический смысл.** Уравнение Харди-Вайнберга базируется на законах Менделя. Каждая диплоидная особь в популяции возникает от слияния двух гаплоидных гамет. Следовательно, частоты аллелей в популяции особей равны частотам аллелей в популяции гамет, от объединения которых эти особи возникли. Пусть доля сперматозоидов и яйцеклеток несущих аллель  $B$  равна  $p$ , а доля гамет несущих аллель  $b$  равна  $q$ . Если мы допускаем, что популяция достаточно многочисленна, и объединение гамет происходит случайно, то частоты возникших генотипов должны быть равны произведению частот гамет несущих аллели  $B$  и  $b$ . Вероятность оплодотворения яйцеклетки несущей аллель  $B$  сперматозоидом, несущим аллель  $B$  равна  $p \times p = p^2$ . Гомозиготы  $bb$  должны возникать с частотой  $q^2$ . Слияние сперматозоида, несущего  $B$ , с яйцеклеткой, несущей  $b$ , происходит с частотой  $pq$ . С той же частотой происходит оплодотворение яйцеклетки, несущей  $B$ , сперматозоидом, несущим  $b$ . Тогда, общая частота гетерозигот  $Bb$  равна  $2pq$ . В общем виде мы можем записать зависимость частот генотипов от частот аллелей как

$$(p(B)+q(b)) \times (p(B)+q(b)) = p^2(BB) + 2pq(Bb) + q^2(bb).$$

Эта закономерность носит статистический характер, т.е. она выявляется в том случае, если численность популяции достаточно велика. Биологический смысл этого уравнения заключается в том, что распределение частот генотипов в популяции при условии случайного скрещивания между особями однозначно определяется частотами аллелей.

***Популяция, в которой соотношение генотипов соответствует уравнению Харди-Вайнберга, называется равновесной.*** Равновесие частот генотипов в популяции поддерживается из поколения в поколение, если не нарушаются условия выполнения статистических закономерностей, то есть если скрещивания случайны, жизнеспособность особей с разными генотипами одинакова.

Графическое представление о поддержании равновесия в природных популяциях лисиц дает рисунок 3.

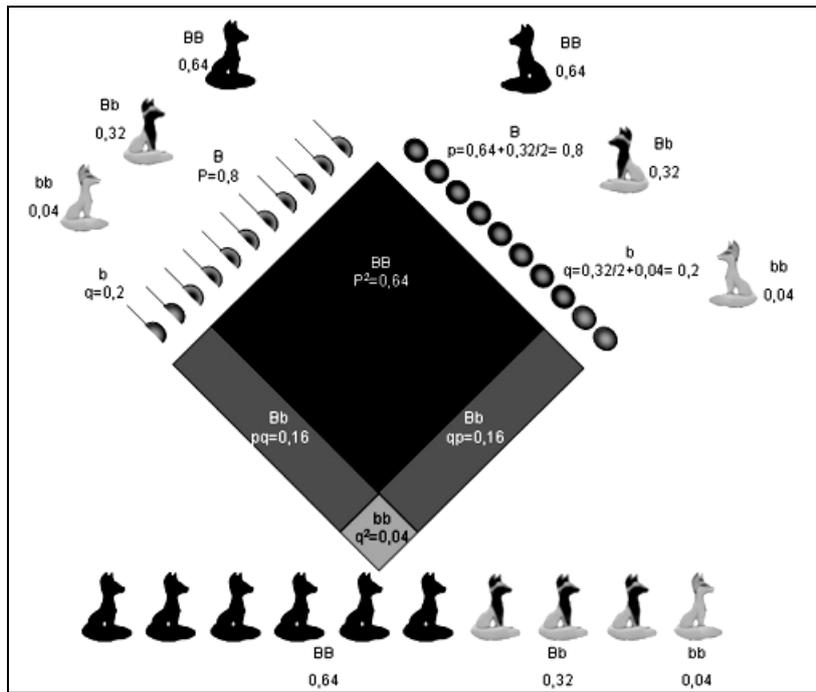


Рисунок 3. Графическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и генотипов в популяции в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга.

Известно также несколько факторов, которые могут нарушать равновесие генотипов в популяции:

- мутационный процесс
- низкая численность популяций
- избирательность скрещиваний
- миграции
- естественный отбор

Чтобы решить вопрос о том, находится ли та или иная популяция в состоянии равновесия, мы должны сравнить наблюдаемые соотношения генотипов с теми, которые должны были быть в этой популяции согласно закону Харди-Вайнберга. Проанализируем популяцию лисиц с острова Умнак, которую мы рассматривали выше.

Подставим в уравнение Харди-Вайнберга значения частот аллелей, которые мы вычислили для реальной популяции. В этой популяции  $p=0,470$ , а  $q=0,530$ . Тогда ожидаемое соотношение генотипов должно быть:  $BB=0,221$ ,

$Bb=0,498$  и  $bb=0,281$ . Если мы умножим эти значения на количество животных в выборке, мы получим ожидаемые количества генотипов.

Если популяция лисиц острова Умнак находилась в 1824 году в состоянии равновесия, то в ней должно было быть 41 черная лисица, 93 сиводушки и 52 красных.

Сравнение достоверности различий между наблюдаемым и ожидаемым распределением частот проводят с использованием методов математической статистики. Но в данном случае и без статистики видно, что эти теоретически ожидаемые значения очень близки к тем, что наблюдались в действительности: 40 черных лисиц, 95 сиводушек и 51 красная. Отсюда мы можем заключить, эта популяция действительно находилась тогда в состоянии равновесия.

Что же может нарушить равновесие в популяции? Наиболее частой причиной нарушения равновесия является естественный отбор. Если генотипы отличаются друг от друга по выживаемости и плодовитости, то доля менее приспособленных генотипов оказывается меньше, чем должна быть по закону Харди-Вайнберга. Соответственно, из поколения в поколение падает и частота аллеля, который присутствует в таких генотипах. Однако если популяция достаточно велика, то в результате первого же цикла свободного скрещивания популяция вновь возвращается в состояние равновесия, хотя и при измененном соотношении частот генотипов.

Проведем мысленный эксперимент. Представим, что в популяции лисиц острова Умнак случилась эпидемия, от которой погибли только красные лисицы. Численность популяции соответственно уменьшилась на 51 особь. В популяции осталось 40 черных и 95 сиводушек. Частота аллеля  $B$  равняется  $p=(40 \times 2 + 95)/(2 \times 135)=0,648$ , а частота аллеля  $b$  окажется  $q=1-p=0,352$ . Оставшиеся в живых лисицы случайно скрещиваются друг с другом. Черные лисицы образуют гаметы, несущие только аллель  $B$ , а сиводушки образуют равное количество гамет, несущих аллели  $B$  и  $b$ . Вероятность каждого конкретного сочетания гамет при условии случайного скрещивания равна произведению частот аллелей в популяции гамет. Поскольку частоты аллелей в родительской популяции из-

менились, изменятся и частоты генотипов в следующем поколении, но их соотношение вновь будет соответствовать уравнению Харди-Вайнберга:  $BB=0,420$ ,  $Bb=0,456$  и  $bb=0,124$ . После первого же цикла случайного скрещивания популяция вернулась в равновесное состояние. Она может оставаться в этом состоянии до тех пор, пока какой-либо из факторов не выведет ее из равновесия.

Таким образом, полиморфизм природных популяций поддерживается мутационным процессом и свободным скрещиванием особей с разными генотипами (панмиксией). В результате чего численность особей с различными генотипами в каждом следующем поколении будет определяться частотой разных типов гамет родителей. При определённых условиях частота различных генотипов в панмиктических популяциях должна быть относительно неизменной, находиться в определённом равновесии.

Популяции, половое размножение которых происходит на основе самооплодотворения, отличаются от панмиктических способом возникновения изменений и наследованием. К таким популяциям относятся самоопыляющиеся растения. Изменения у них возникают на основе различного типа мутаций, а наследование в поколениях сводится к уменьшению числа гетерозигот и увеличению гомозигот. Рассмотрим это положение на примере гороха.

Например, у гетерозиготного растения гороха, полученного от скрещивания гомозиготных растений с красными и белыми цветами, во втором поколении в результате расщепления образуется 50% гомозиготных и 50% гетерозиготных особей. В третьем поколении гетерозиготных особей останется 25%, а в десятом их число уменьшится до 0,20%. Происходит процесс гомозиготизации или разложения популяции на линии с различными генотипами. Поэтому в природе популяции самоопыляющихся растений состоят преимущественно из гомозиготных особей. Это относится и к сельскохозяйственным самоопыляющимся сортам растений, которые состоят из чистых линий или групп потомков от одного самоопыляющегося растения.

Изучение отдельных случаев генотипического и фенотипического полиморфизма требует четких знаний о характере наследования выявляемых вари-

антов. Для большинства описываемых случаев эти знания отсутствуют, поскольку проведение гибридологического анализа у природных видов затруднено и ранее специально не проводилось.

По мысли Н.В. Тимофеева-Ресовского (1940) у природных объектов нет возможности сделать вывод о характере генетического контроля наблюдаемой изменчивости (какие варианты рецессивны, какие доминантны, наследуются ли данные отличия моногенно или полигенно, независимо или сцеплено), но также существует возможность количественного изучения неоднородности популяций. В этих популяциях интерес представляют случаи четко выявляемых альтернативных изменений в проявлении признаков. Специфика их организации и структуры по имеющимся фенотипическим отличиям изучает «фенетика популяций».

Предметом фенетики популяций является изучение фенотипического разнообразия популяций в динамике поколений, в различных экологических условиях, при воздействии антропогенных факторов среды. Логическая основа фенетики популяций – закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. Сходные вариации в проявлении признаков у разных видов растений и животных определяются сходными мутациями гомологичных генов. В этой связи особый интерес представляет изучение таких фенотипических вариантов, которые гомологичны известным мутациям, характер наследования которых выяснен у модельных генетических объектов. Ниже приведены задания, в которых рассмотрены различные примеры изменчивости качественных признаков или качественные отличия по количественным признакам. Некоторые примеры в генетическом плане достаточно хорошо изучены, поэтому к ним можно обратиться для изучения всей группой студентов.

Одним из классических примеров наследственного полиморфизма является моногенно наследуемое различие по окраске надкрылий представителей вида *Adalia bipunctata* – двуточечной божьей коровки. Их название связано, вероятно, с тем обстоятельством, что пойманное насекомое выделяет капельку жидкости – «молочка», а эпитет «божья» происходит от склонности жука, по-

саженного на ладонь, сразу взлетать вверх, «к небу». Ассоциация этого насекомого с Богом (или Матерью Бога) проявляется в его названиях на языках разных народов: Божья коровка (русский), «божа овчица» (сербский), «курочка Бога» (французский), «корова Бога» (румынский), «та, чей пастух (Бог) Индра» (древнеиндийский), «птичка Богоматери» (английский), «жук девы Марии» (немецкий). Возможно, эти названия отражают какие-то древние, свойственные предкам индоевропейцев, верования.

В природе встречаются два альтернативных класса насекомых – имеющие красные пятна на черном фоне и черные пятна на красном фоне. В работах многих генетиков (Я. Лусса, Н.В. Тимофеева-Ресовского, И.А. Захарова) показано, что в природных популяциях постоянно происходит движущий отбор, направленный на повышение частоты встречаемости определенных генотипов.

Для многих видов божьих коровок характерен полиморфизм: особи одного вида отличаются друг от друга формой или числом пятен (рис. 4).

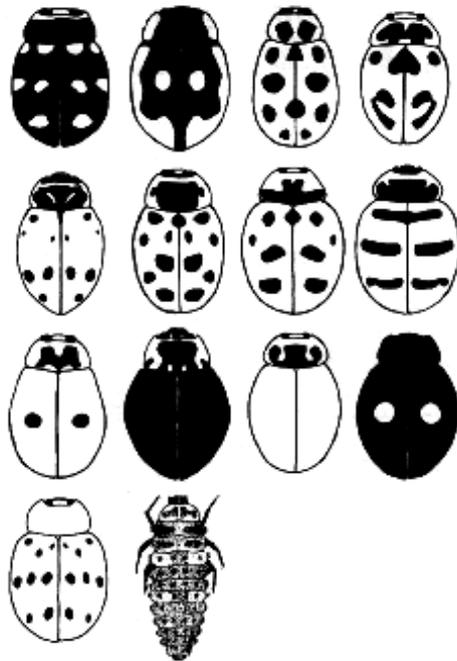


Рисунок 4. Многообразие божьих коровок (крайняя справа в нижнем ряду – личинка)

Но для адалии характерна крайняя степень изменчивости – эти жуки могут быть как с черными пятнами на красном фоне, так и с красными – на черном. В конце 1920-х – начале 1930-х годов Я.Я. Луссом показано, что полиморфизм по окраске элитр и переднеспинки у божьей коровки обусловлен серией множественных аллелей одного гена, при этом обе окраски определяются состоянием одного гена: черная – доминантный признак, красная – рецессивный. Тем не менее, в популяциях адалии чаще всего преобладают красные жуки, а доля черных обычно не превышает 10%.

Устойчивое и повсеместное присутствие в одних и тех же популяциях двух форм – красной и черной – бросает вызов простейшему варианту дарвиновской теории выживания. Столь резко отличающиеся друг от друга, они, казалось бы, не могут быть одинаково «приспособленными» – одна из них должна вытеснить другую. Если этого не происходит, значит, каждая форма приспособлена к среде по-своему.

Сезонные различия в относительной частоте красных и черных форм в популяциях двуточечной божьей коровки впервые были зарегистрированы в 20-х годах в Англии и подробно изучены в 30-х годах Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Суть его исследования состояла в следующем. С конца 1920-х до середины 1940-х годов Тимофеев-Ресовский жил и работал в Бухе (предместье Берлина), где в течение 12 лет дважды в год (осенью и весной) собирал адалий, скапливавшихся до или после зимовки на стенах старой часовни. Результат получался весьма четким: осенью было больше черных, а весной – красных. Отсюда следовал вывод: черные интенсивнее размножаются летом, и к осени их доля в популяции нарастает, но хуже красных переносят зимовку, а потому к весне достигнутое ими превосходство теряется. Таким образом, устойчивому существованию двух форм в популяции находилось весьма правдоподобное объяснение – приспособленность к условиям разных сезонов года.

Однако сделанные позже многочисленные попытки еще раз повторить наблюдения Тимофеева-Ресовского в разных странах были неудачными. И.А.Захаров также собирал адалий в Гатчине (пригород Санкт-Петербурга) и на

южной окраине Москвы и никакой устойчивой разницы между частотой встречаемости двух форм в весенних и осенних выборках обнаружить не смог. Аналогичная попытка немецкого зоолога Р.Шуммера в том же Бухе (через 40 лет после Тимофеева-Ресовского) тоже дала отрицательный результат.

Таким образом, на примере соотношения этих форм *Adalia bipunctata* продемонстрировано явление сбалансированного полиморфизма, когда под действием различно направленных селекционных сил сохраняется равновесие между формами. Эволюционный процесс в этом виде не дошел до полного обособления одной морфы и до образования изолирующих механизмов, препятствующих обмену генами между популяциями разных видов.

Интересно исследование наследственного полиморфизма у клевера ползучего (*Trifolium repens*) по признаку наличие-отсутствие «седого» пятна на листьях, по разнообразию форм этого пятна. Показано, что разнообразие растений обусловлено существованием серии множественных аллелей гена V (табл. 9).

Таблица 9

Фенотипы клевера ползучего,  
обусловленные наличием тех или иных аллелей гена V

Аллель	Фенотип	Символ фенотипа
V	Полное пятно	A
v	Пятно отсутствует	O
v <sup>H</sup>	Полное пятно, высокое	A <sup>H</sup>
v <sup>B</sup>	Разорванное пятно	B
v <sup>Bh</sup>	Разорванное высокое пятно	B <sup>H</sup>
v <sup>P</sup>	Центральная верхняя точка	C
v <sup>F</sup>	Большое сплошное пятно у основания	D
v <sup>L</sup>	Низкое треугольное пятно у основания	E

Гомозиготы по соответствующим аллелям гена представлены на рисунке 5. Различные уровни расположения пятен определены временем в онтогенезе, к которому приурочено действие соответствующих аллелей, нарушающих нормальное развитие хлорофилла. На рисунке 6 представлены наиболее часто встречаемые гетерозиготные генотипы.

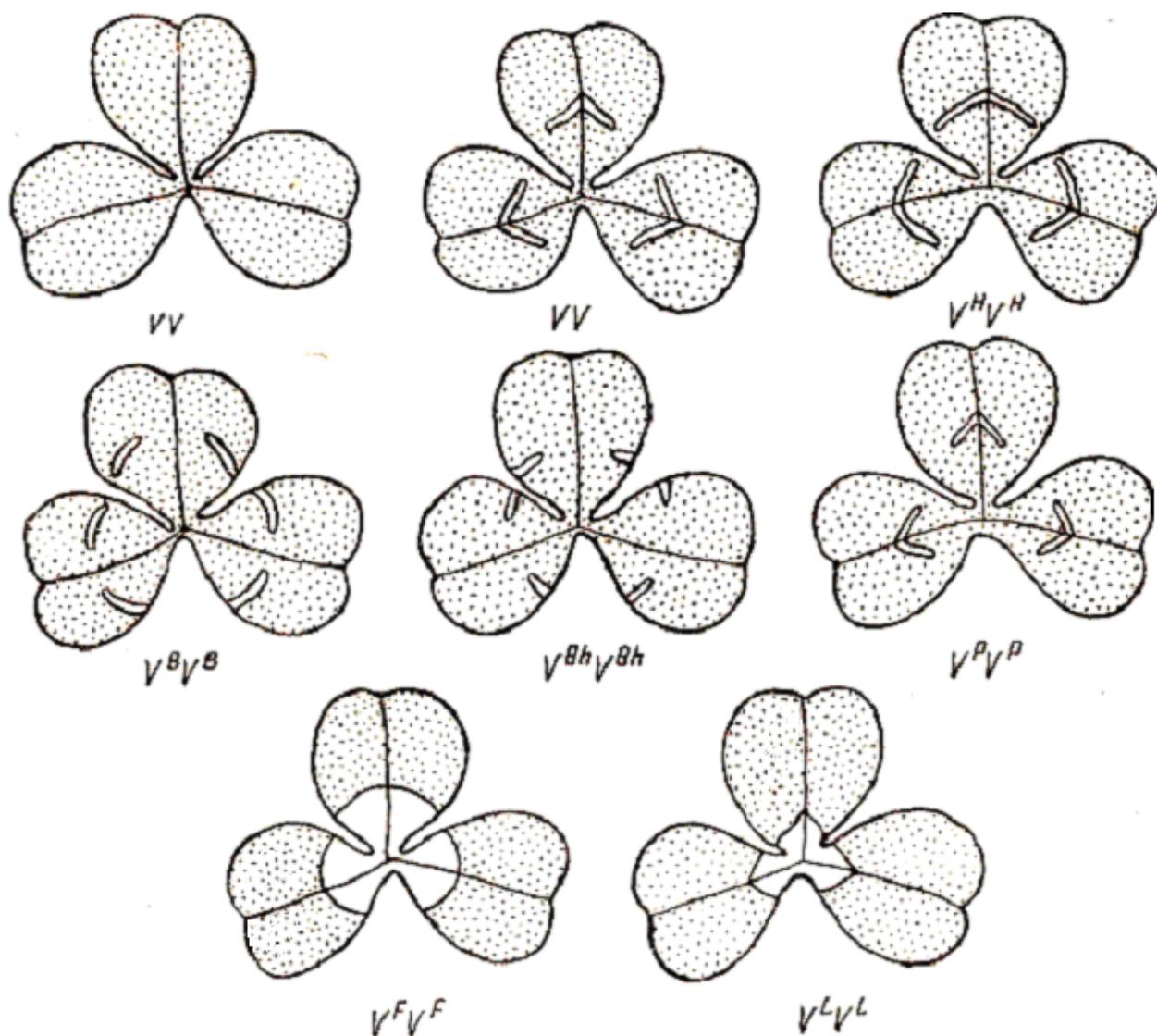


Рисунок 5. Схема рисунков седых пятен на листьях белого клевера (*Trifolium repens*) у гомозиготных генотипов:

- |                                 |   |
|---------------------------------|---|
| vv                              | – пятно отсутствует                                 |
| VV                              | – сплошное $\wedge$ -образное пятно;                |
| V <sup>H</sup> V <sup>H</sup>   | – сплошное высокое $\wedge$ -образное пятно         |
| V <sup>B</sup> V <sup>B</sup>   | – $\wedge$ -образное пятно с разрывом               |
| V <sup>Bh</sup> V <sup>Bh</sup> | – высокое $\wedge$ -образное пятно с разрывом       |
| V <sup>P</sup> V <sup>P</sup>   | – $\wedge$ -образное пятно в центре                 |
| V <sup>F</sup> V <sup>F</sup>   | – сплошное треугольное пятно на основании           |
| V <sup>L</sup> V <sup>L</sup>   | – сплошное небольшое треугольное пятно на основании |

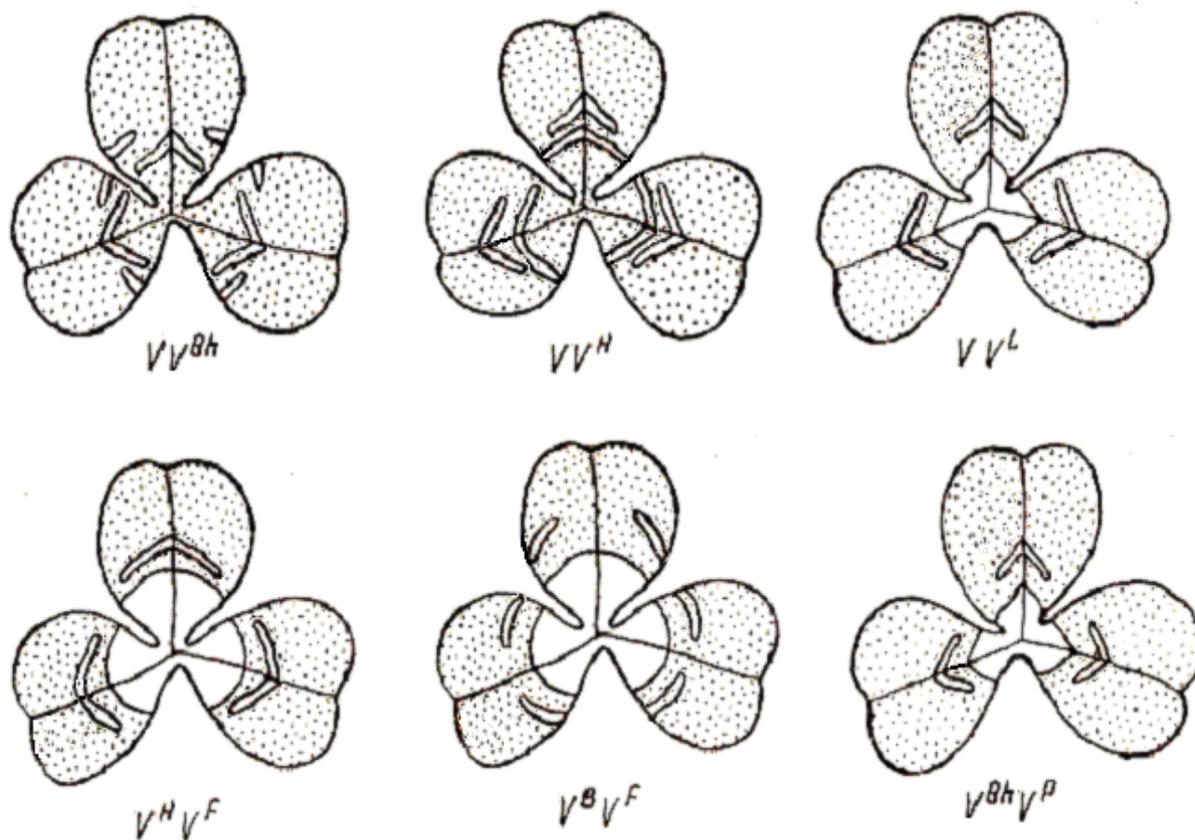


Рисунок 6. Схема рисунков седых пятен на листьях белого клевера (*Trifolium repens*) у гетерозиготных генотипов:

- $VV^{Bh}$  – сплошное  $\wedge$ -образное пятно и высокое  $\wedge$ -образное пятно с разрывом;
- $VV^H$  – сплошное  $\wedge$ -образное пятно и сплошное высокое  $\wedge$ -образное пятно
- $VV^L$  – сплошное  $\wedge$ -образное пятно и сплошное небольшое треугольное пятно на основании
- $V^H V^F$  – сплошное высокое  $\wedge$ -образное пятно и сплошное треугольное пятно на основании
- $V^B V^F$  –  $\wedge$ -образное пятно с разрывом и сплошное треугольное пятно на основании
- $V^{Bh} V^P$  – высокое  $\wedge$ -образное пятно с разрывом и  $\wedge$ -образное пятно в центре

Д. Брюбейкер описывает 11 или более аллелей этого гена, и при тщательном анализе этот исследователь дифференцирует самые разные варианты, появляющиеся в результате взаимодействия аллелей.

Гистологические исследования показали, что пятна связаны с особой группой палисадных клеток, в которых хлоропласты отсутствуют или содержатся в меньшей концентрации. При этом палисадные клетки в районе пятна уменьшены в размерах, менее вытянуты, пространство между ними оказывается большим, чем в зеленой зоне листа. Сходные пятна встречаются и у других видов клевера, например у красного, где показано, что возникновение таких пятен связано с различной скоростью роста эпидермальных и палисадных клеток. Последние подвергаются более сильному действию света, ведущего к разрушению хлорофилла.

Сравнивая рисунок на листе клевера с изображениями на схеме можно определить генотип почти каждого экземпляра, так как здесь имеет место неполное доминирование, т. е. проявление двух аллелей в фенотипе, за что этот случай доминирования называют иногда кодоминированием. Невозможно определить генотип лишь тех форм, где рисунки пятен, определяемые двумя аллелями, сливаются или имеет место полное доминирование. Например,  $V^B V^H$  и  $V^H V^H$  имеют одинаковый фенотип;  $V^B V^P$  и  $V^B V^B$  также фенотипически не различаются, так как  $V^B$  доминирует над  $V^H$  и  $V^P$ . Генотипы  $V^F V^P$  и  $V^F V^L$  не отличимы от  $V^F V^F$  в силу слияния рисунков. Гетерозиготы с  $v$  также не отличаются от доминантных гомозигот.

### ***Задания по теме 3***

***Задание 1.*** На рисунке 3 приведены данные по промыслу лисиц охотниками Российско-Американской компании. Определите частоты генов и генотипов в разных популяциях. Аргументируйте свой ответ расчетами и зарисовками.

**Задание 2.** Используя данные таблицы, представленной на рисунке, вычислите, сколько черных, красных лисиц и сиводушек должно было быть в каждой из популяций, если эти популяции находились в состоянии равновесия. Какая из популяций наиболее сильно отличается от равновесной?

**Задание 3.** Определите процентное соотношение разных генотипов (соотношение черных и красных насекомых), используя *Adalia bipunctata* – двуточечную божью коровку в двух отдаленных друг от друга популяциях, например у себя в саду, на агробиологической станции, в близлежащем парке или на полях ТатНИИСХ.

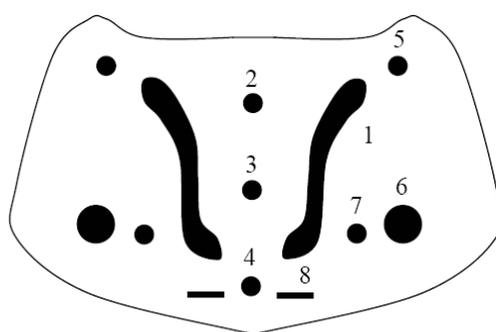
**Задание 4.** Ознакомьтесь с фенотипическим разнообразием у клевера ползучего (*Trifolium repens*) по наличию, форме и размеру «седого» пятна на листочках. Соберите гербарий листьев белого клевера в количестве не менее 100 штук. Сбор необходимо проводить таким образом, чтобы с одного растения (или куртины, которая может быть клоном, т.е. потомством одного вегетативно размноженного растения) брать только один лист. Для этого необходимо собирать листья на расстоянии не менее 5 шагов друг от друга. Каждый студент сортирует листья по фенотипу и в соответствии с таблицей и рисунком составляет представление о наличии в популяции различных аллелей гена V. Проведите исследование разных популяций, удаленных друг от друга по наличию в их генофонде разных аллелей, для того чтобы убедиться в том, что часть аллелей чаще встречается в одних популяциях, а часть – чаще в других. Исследуемые популяции должны быть разобщены пространственно и разделены водоемами, большими дорогами и т. д. Зарисуйте найденные экземпляры листьев белого клевера и определите их генотипы или фенотипические радикалы, запишите символы. Составьте серию всех встретившихся аллелей. Используя аллель V, гомозиготы по которой можно идентифицировать, проведите анализ частоты встречаемости этого аллеля гена с использованием формулы Харди-Вайнберга. Для анализа следует выбирать различные пространственно разобщенные популяции – возле дорог, в лесу, в парке и т.д.

При оценке частот встречаемости генотипов фиксацию фенотипа растения проводите с учетом возможного вегетативного размножения, т.е. фиксируйте фенотипы растений (с пятном и без пятна), которые отстоят друг от друга на расстоянии не менее 1 м. Подсчитайте соотношение на основании выборки не менее 200 растений.

**Задание 5.** Проследите генетическую гетерогенность популяции пастушьей сумки по форме прикорневых и стеблевых листьев или примулы (первоцвета) по длине пестика и месту расположения пыльников в трубочке цветка. Для этого необходимо собрать по два листа или одному цветку (у примулы) с 50 растений, разложить на белой бумаге, сгруппировать по соответствующим признакам. У примулы для определения длины пестика и расположения пыльников цветка разрезать по длине лезвием. От каждой группы зарисовать по одному листу и цветку. Желательно из них приготовить гербарий.

**Задание 6.** Проведите классификацию фенов окраски у колорадского жука, встречаемых в местных популяциях.

Структура рисунка на переднеспинке колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (схема рисунка соответствует фенотипу, в котором все элементы 1-8 представлены простыми вариациями) приведена ниже.



б

Зарегистрируйте частоту встречаемости различных фенов и сопоставьте их с теми, которые были отмечены в предыдущем году. Более подробная информация об изменчивости окраски рисунка на голове, переднеспинке и элит-

рах колорадского жука можно найти в книге А.В. Яблокова и Н.И. Лариной «Введение в фенетику популяций».

**Задание 7.** Проведите анализ популяции клопа-солдатика по сходству рисунка на спинной стороне (размер и расположение черных точек на надкрыльях, размер и форма черного пятна на передней спинке, число белых полос на тергитах брюшка). Соберите по 100 особей, зарисуйте представителей каждой группы.

**Задание 8.** Зная, что интенсивность антоциановой окраски зависит от действия экстремальных факторов среды, проследите за вариабельностью интенсивности окраски различных органов у самых разных растений: листьев у одуванчика, лебеды, смородины, калины, клена и др. Обратите внимание на онтогенетическую изменчивость – окраска ранних и поздних листьев, антоциановую окраску стеблей. Проведите оценку частот встречаемости различных вариантов в разных участках леса, биостанции, парка. Объясните причины наблюдаемых явлений.

**Задание 9.** У различных видов лютиков в сравнительном плане выявите разнообразные фенотипы. Это могут быть морфозы, затрагивающие строение цветка (махровые цветки, нарушение числа чашелистиков, гофрированные лепестки, лепестки с вырезкой), его окраску (цветки-альбиносы, наличие или отсутствие темных пятен на оборотной стороне венчика, хлорофиллизация цветка и т.д.). Проведите анализ внутри клона (на одном растении). Какова доля нормальных и измененных цветков, наблюдаемых в течение всего периода цветения. О чем свидетельствует то обстоятельство, что не все цветки данного растения аномальны? В ботанических определителях сказано, что признак число лепестков в венчике у лютиков нестабилен. В чем может быть причина этой нестабильности?

**Задание 10.** Предложите различные задания, которые вам кажутся полезными и интересными для школьников, изучающих генетику и теорию эволюции в курсе общей биологии.

## Тема 4. Половой процесс и техника скрещивания

### 4.1. Особенности полового процесса различных растений

Перекрестное опыление обеспечивает широкую комбинативную изменчивость, возможность сохранения в популяциях растений, гетерозиготных по многим рецессивным генам. В природных популяциях и у культурных видов встречается множество способов обеспечения перекрестного опыления и поддержания постоянной гетерогенности популяций.

Самонесовместимость проявляется в неспособности пыльцевых трубок определенного генотипа прорасти на рыльце и проникать в ткани пестика растения соответствующего генотипа. Она не связана с хромосомными аномалиями в спорогенезе или гаметогенезе, которые приводят к стерильности. При самонесовместимости эти процессы протекают нормально.

Самонесовместимость широко распространена среди мира растений. Обнаружена она у 10000 видов из 78 семейств. Биологическое значение несовместимости заключается в том, что она препятствует самооплодотворению и способствует перекрестному опылению между неродственными особями того же вида.

Для объяснения явления несовместимости Ист и Мангельсдорф предложили теорию оппозиционных факторов. По этой теории несовместимость контролируется серией множественных аллелей гена  $S$  ( $S_1$ -  $S_n$  аллели), когда рост пыльцевых трубок, несущих какой-либо один  $S$ -аллель, подавляется в пестиках, клетки которых содержат тот же аллель. Хорошо изучены гаметофитная и спорофитная системы несовместимости.

*Гаметофитная несовместимость* обуславливается независимым действием в пыльце и в столбике 2 аллелей несовместимости без проявления между ними доминирования или иного взаимодействия, как в столбике, так и в пыльцевом зерне (мужском гаметофите). Гаметофитная несовместимость контролируется серией множественных аллелей ( $S_1$  -  $S_n$ ), число которых у разных видов может быть различным. От сочетания  $S$ - аллелей в клетках столбика с  $S$ -

аллелем пыльцевого зерна зависит несовместимость или совместимость при скрещивании растений. Если пыльцевое зерно содержит тот же S аллель, что и в столбике, пыльцевая трубка не прорастает. При опылении растений с генотипом  $S_1S_2$  пылью растения  $S_1S_3$  прорастут лишь пыльцевые зерна, которые несут  $S_3$  аллель.

$S_1S_2 \times S_3S_4$  – прорастет вся пыльца

$S_1S_2 \times S_1S_1$  – полностью несовместимы

На рисунке 7 показано, какие результаты получаются, если рыльца опыляются пылью с различными аллелями самонесовместимости.

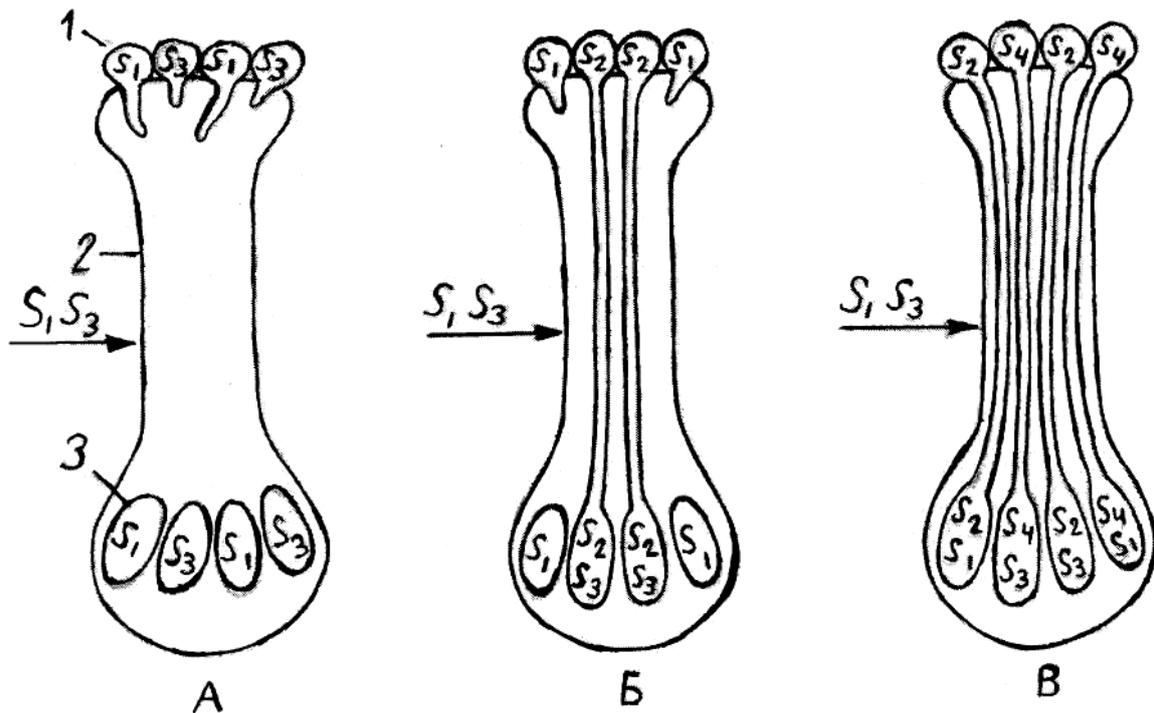


Рисунок 7. Способность к оплодотворению пыльцевых зерен с различными аллелями гена несовместимости (S) в зависимости от генетических особенностей ткани пестика

1 – пыльцевые зерна, 2 – столбик, 3 – яйцеклетки.

А – стерильная комбинация ( $\text{♀}S_1S_3 \times \text{♂}S_1S_3$ );

Б – частично фертильная комбинация ( $\text{♀}S_1S_3 \times \text{♂}S_1S_2$ );

В – полностью фертильная комбинация ( $\text{♀}S_1S_3 \times \text{♂}S_2S_4$ ).

В каждом из трех представленных случаев рыльце и столбик обладают генами стерильности  $S_1$  и  $S_3$ . Если пыльца с того же самого растения попадает на рыльце (случай А) оплодотворение не происходит. Рост пыльцевой трубки быстро приостанавливается. Если же на рыльце попадает пыльца растения, у которого один ген несовместимости такой же, как у материнского растения, а второй иной (случай Б), оплодотворение может происходить только с участием пыльцевой трубки, имеющей второй аллель несовместимости  $S_2$ . Остальные трубки приостанавливают рост, как и в случае А. В случае В все аллели несовместимости у пыльцевых зерен и столбика неодинаковы, в результате чего рост их не задерживается и происходит оплодотворение.

Гаметофитная система несовместимости обнаружена у многих культурных растений – табак, клевер, донник лекарственный, рожь, свекла, груша и многие виды плодовых культур.

При *спорофитной несовместимости* возможность роста пыльцевых трубок зависит от генотипа спорофита, т.е. растения, производящего данную пыльцу. При этом действие генов несовместимости наблюдается в самом начале мейоза или еще в материнских клетках пыльцы. Как и гаметофитная несовместимость она контролируется серией множественных  $S$  аллелей. Однако действие  $S$  аллелей не является обязательно независимым, его характер колеблется от независимого до полного доминирования. При полном доминировании реакция пыльцы или столбика будет зависеть от доминирования  $S$  - аллеля. Например, если  $S_1$  доминирует над  $S_2$ , то вся пыльца растений  $S_2S_2$  не прорастет на рыльце  $S_1S_2$ . Если растение имеет генотип  $S_2S_2$ , то на рыльце и в столбике будет расти как пыльца растений  $S_1S_1$ , так и пыльца растений генотипа  $S_1S_2$ . Спорофитную систему имеют кактус, батат, некоторые виды семейства сложноцветных и крестоцветных.

Спорофитная несовместимость обнаруживается не только у растений с одинаковыми по морфологии цветками. Несовместимость у гетероморфных по цветам растений реализуется следующим образом. Несовместимость у расте-

ний, имеющих короткопестичные и длиннопестичные цветы, контролируется аллелями  $S$  и  $S_1$ , находящимися в одном локусе.

Помимо этого у растений существует явление гетеростилии – случая, когда столбики пестика имеют разную длину. У гречихи короткопестичные растения имеют генотип  $Ss$ , длиннопестичные  $ss$ . Оплодотворение происходит в комбинациях скрещивания растений с цветками разного типа:

$ss \times Ss$  или  $Ss \times ss$   
жен. муж.      жен. муж.

На одном растении гречихи может быть от 50 до 150 цветков. При так называемом легитимном опылении донорами пыльцы являются короткопестичные растения. Такой же механизм описан и у примулы. Известны и другие более сложные генетические системы несовместимости.

Самонесовместимость ни у одного вида растений не бывает абсолютной, небольшое число растений в популяции всегда завязывает то или иное кол-во семян в результате самоопыления, т.е. оказывается самофертильными. Выявление самофертильных форм возможно путем искусственной изоляции большого числа растений в посевах сорта. Самофертильность может возникнуть в результате мутаций генов несовместимости, а также в результате псевдосовместимости. Псевдосовместимость – это когда генетическая система несовместимости не изменяется, но под влиянием внешних условий (температура, освещение, влажность) изменяется фенотипическое действие  $S$  генов. При понижении температуры в период цветения реакция самонесовместимости ослабляется, при очень высокой температуре в этот период могут разрушаться продукты генов несовместимости.

Генетические исследования несовместимости у различных видов позволили выявить фенотипическое сходство физиологической реакции несовместимости, которое является отражением параллелизма в их наследственной детерминации. Внутривидовая несовместимость возникает независимо и параллельно в разных семействах как механизм, регулирующий перекрестное опыление в популяции.

Наряду с описанными механизмами перекрестному размножению способствует и раздельнополость мужских и женских соцветий, дифференцируемых на одном растении. Этот тип характерен для кукурузы, огурца, бахчевых, томатов. Однодомные виды растений представляют собой переходный тип к двудомным видам, у которых существуют растения только с мужскими и только с женскими цветками. Растения обеих групп – естественные перекрестно-опылители. Наиболее известное однодомное культурное растение – кукуруза, когда початок (женское соцветие) и метелка (мужское соцветие) пространственно разделены на растении. Но это разделение также не является абсолютным.

Двудомные виды отличаются тем, что у них растения с мужскими и женскими цветками имеют различную хозяйственную ценность. Мужские растения шпината раньше женских образуют цветоносные побеги и этим ограничивают продолжительность использования и урожайность посева. Мужские растения конопли, хотя и созревают своевременно и дают белое и более тонкое волокно, чем женские, но раньше отмирают (еще до созревания женских растений), чем препятствуют одновременной уборке и снижают урожай. Соотношение полов в естественных популяциях приближается к 1:1. Однако многолетней селекцией удалось вывести сорта шпината и конопли, которые преимущественно состоят из однодомных и чисто женских растений. Долю мужских растений удалось снизить до 1%. При размножении этих сортов мужские растения следует постоянно удалять до начала цветения, иначе их доля снова возрастает до 50%.

У спаржи, наоборот, мужские растения более урожайны, и селекционер стремится выращивать на посевах только их. В свою очередь, культурный хмель имеет лишь женские растения и его размножение уже на протяжении многих веков осуществляется вегетативным путем высадкой «маток» (отрезков побегов предыдущего года с 4-5 почками).

Ниже (табл. 10) приведена сводка важнейших видов культурных растений, сгруппированных по биологии их цветения.

## Биология опыления и цветения важнейших культурных растений.

Половой тип	Культура
Самоопылители (обоеполые)	Ячмень, овес, пшеница, рис, горох, бобы конские, фасоль, соя, вика, чечевица, арахис, люпин узколистный, картофель, томат, табак, баклажан, перец.
Перекрестники (обоеполые)	Рожь, капуста, редис, редька, злаковые травы (овсяница, ежа, тимофеевка), люцерна, эспарцет, морковь, лук, сахарная свекла, кормовая свекла, столовая свекла, подсолнечник, мак, сельдерей, яблоня, груша
Однодомные растения (мужские и женские цветки расположены отдельно на растении)	Кукуруза, огурец, тыква, клещевина, грецкий орех, каштан благородный.
Двудомные растения (только мужские или только женские цветки)	Конопля, шпинат, хмель, спаржа, финиковая пальма

Следует иметь в виду, что у некоторых самоопыляющихся видов (пшеница) встречается минимальный процент перекрестного опыления, сильно зависящий от погодных условий.

#### 4.2. Строение цветка злаковых культур

Строение цветка рассмотрим на примере пшеницы. Цветки пшеницы собраны в соцветие, которое относится к сложному колосу. При этом соцветии на главной оси расположены простые колоски, которые, в свою очередь, представляют собой совокупность цветков (у некоторых форм мягкой пшеницы более 10), сидящих непосредственно на оси колоска.

Цветок пшеницы – совокупность стерильных (лодикулы и цветковые чешуи) и фертильных (пестик и тычинки) структур (рис. 8). Пестик состоит из нижней фертильной части (завязь) и верхней стерильной (столбик и рыльце). В завязи различают гнездо и стенку.

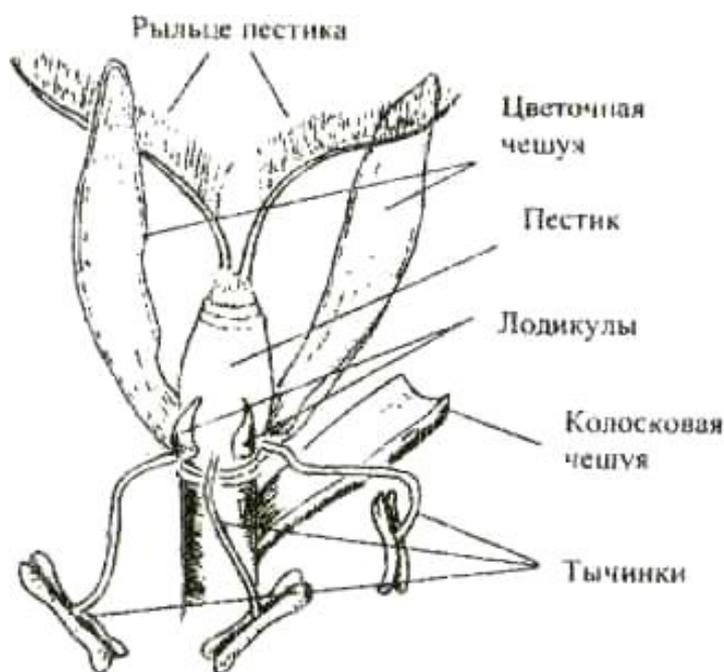


Рисунок 8. Схема строения цветка пшеницы.

Число тычинок у пшеницы три. Совокупность тычинок называют андроцеом. Тычинки, как и пестик, являются структурами, в которых формируются мужские и женские клетки (гаметы). Цветок пшеницы зигоморфен, околоцветник образован двумя чешуйками, тычинок три, гинецей состоит из одного плодolistика, завязь верхняя. У пшеницы обычно наблюдается лодикулярный тип раскрытия цветка. В случае отсутствия по какой-либо причине опыления происходит вторичное раскрытие цветка из-за разрастания завязи.

Механизм цветения осуществляется следующим образом: цветочные чешуи под влиянием набухания лодикул начинают расходиться, образуя между собой угол, близкий к  $25^\circ$ . Величина угла зависит от генотипических и средовых факторов. В благоприятных условиях он может достигать  $40^\circ$ , в засушливых – он уменьшается до  $10^\circ$ .

Цветение обычно начинается в средней части, распространяясь к основанию и верхушке колоса. В пределах колоска сначала раскрывается первый, затем второй, третий и т.д. цветки.

Оплодотворение, как известно, состоит из двух фаз: первая – от попадания пыльцы на рыльце до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок (прогамная), вторая – двойное оплодотворение.

Попавшая на рыльце пыльца начинает прорастать уже через несколько минут после опыления. Прорастание происходит выпячиванием через пору интины и при дальнейшем преобразовании ее в пыльцевую трубку.

### **4.3. Способы кастрации и опыления растений**

Одним из трудоемких звеньев комбинационной селекции является гибридизация, посредством которой создается исходный материал. Не случайно на протяжении всей истории гибридизации растений не прекращается поиск способов постоянного ее совершенствования.

Под гибридизацией или скрещиванием понимается соединение двух генотипически различных клеток при оплодотворении. Различают естественное и искусственное скрещивание. Последнее применяется для выяснения различных закономерностей наследования признаков родителей, а также для получения растений и животных, отличающихся более высокой продуктивностью. В зависимости от задач применяют различные виды скрещивания: внутривидовое, межвидовое и межродовое. Внутривидовое скрещивание может быть умеренно родственным, когда участвуют разные особи одной или разных популяций, и близкородственным, при котором скрещиваются организмы – от одних родителей (животные – брат и сестра, растения, выросшие из зерен с одного колоса). К близкородственному относится также самоопыление у растений (инбридинг).

При искусственной гибридизации растений определенными техническими приемами обеспечивается оплодотворение цветков материнского сорта пыльцой подобранного отцовского родителя для получения гибридных семян данной комбинации в требуемом количестве. Различия в применяемой технике определяются, прежде всего, строением цветка (обоеполые или раздельнополые цветки, гетеростилия и др.), способом опыления и характером цветения данной

культуры (самоопыление или перекрестное опыление, открытое или закрытое цветение и т.д.). При проведении скрещиваний необходимо также учитывать: 1) продолжительность цветения растений; 2) характер цветения в пределах соцветия (колоса, метелки, корзинки); 3) время цветения в течение суток; 4) продолжительность жизнеспособности пыльцы и рыльца. Эти показатели могут сильно изменяться в зависимости от погодных и почвенно-климатических условий. Например, вследствие неодинаковых метеорологических факторов цветение может продолжаться от нескольких часов до нескольких суток. В жаркую погоду фаза цветения резко сокращается, при влажной и умеренно теплой погоде – увеличивается. У пшеницы и ячменя цветение начинается в колосках средней части колоса, а в колоске – с боковых цветков. У проса и овса раньше начинают цвести колоски верхней части метелки, затем средней и нижней. Наибольшее число цветков у многих культур открывается в ранние утренние, а также в вечерние часы.

Гибридизация у растений – самоопылителей, как известно, состоит из трех операций: *подготовка соцветия к скрещиванию, кастрация и опыление*. Это относится как к злакам, так и к другим культурам, например, гороха, картофеля и др. Техника проведения каждой операции зависит от биологии цветения и оплодотворения конкретной культуры, особенностей строения стебля, соцветия и цветка растения. Поэтому особенности их выполнения будут описаны ниже при описании скрещивания соответствующих культур.

#### **4.3.1. Кастрация растений**

Общее представление о применяемых способах кастрации растений в селекции дает рисунок 9. Совершенствование кастрации в последнее время свелось к поиску механических, физических (термических) и химических способов в целях уменьшения трудозатрат по осуществлению этой операции. Однако по-прежнему преобладает ручной способ кастрации, гарантирующий чистоту работы и наибольший выход гибридных семян.



Рисунок 9. Классификация способов кастрации растений.

Прежде чем приступить к изложению технологии кастрации, следует отметить, что селекционер или генетик, прежде всего, сталкивается с планированием объема работ по кастрации. Для этой цели предлагается формула для определения необходимого для кастрации и опыления количества колосьев (N) при получении запланированного числа гибридных зерен (В.А.Зыкин, 1980):

$$N = \frac{G \times 100}{T \times F},$$

где N – необходимое для кастрации и опыления число колосьев;

G – планируемое число семян;

T – завязываемость, %

F – оставляемое при кастрации и опылении количество цветков в соцветии.

Под кастрацией понимается удаление пыльников из обоеполых цветков или мужских соцветий на растениях материнского сорта до созревания пыльцы. Кастрация включает три этапа: 1) выбор цветков (соцветия), 2) подготовка их к кастрации и 3) непосредственно кастрация.

Кастрацию обычно начинают за 1-3 дня до созревания пыльников. К выбору цветка (соцветия), в свою очередь, предъявляются следующие требования: 1) к моменту его кастрации он не должен быть оплодотворен; 2) цветок (или соцветие) должен быть нормально развит.

Подготовка колоса (пшеница, рожь, ячмень), намеченного к кастрации, сводится к следующему. Сначала с помощью пинцета удаляют как менее развитые нижние и верхние колоски, оставляя, обычно, по пять с каждой стороны (у остистых форм предварительно ножницами обрезают ости). Это осуществляется путем захвата пинцетом колоска и его небольшим поворотом с натяжением по окружности в противоположную от колоскового стержня сторону.

Затем у культур, у которых в колоске более двух цветков (пшеница, рожь, овес), путем пропуска кончиков пинцета между крайними цветками удаляют менее развитые средние цветки. В результате проведенной операции на подготовленном к кастрации соцветии оставляют чаще 18-22 цветка, после чего приступают непосредственно к кастрации. Под ней в данном случае понимают

удаление из цветков материнских растений пыльников. Это наиболее ответственная часть гибридизации, от аккуратности, проведения которой зависит ее результативность.

При кастрации пшеницы, ржи, ячменя колос берут в левую руку между большим и средним пальцами, а указательным слегка нажимают сверху на цветочные чешуи. В образовавшуюся между чешуями щель помещают кончики пинцета и стараются одним захватом удалить все три пыльника.

Кастрацию растений начинают, когда колосья выходят из листового влагалища. Для ячменя, который цветет рано, требуется освободить колосья из листовых влагалищ, хотя ости могут быть уже видны. В это время колосья еще очень нежные и при проведении скрещивания требуется особая осторожность. Для облегчения попадания пыльцы верхнюю часть цветочных чешуй срезают. Пыльники в этом случае извлекают через образовавшееся сверху отверстие. Обычно удаление пыльников осуществляют из цветков слева направо и путем скольжения руки снизу вверх с каждой стороны колоса.

При этом нужно стараться, как можно меньше травмировать цветок. Пыльники необходимо удалять полностью и в недозрелом состоянии, чтобы исключить любую возможность самоопыления.

После завершения кастрации соцветия (или группы соцветий, у пшеницы обычно 5-7 колосьев) на него (них) надевают изолятор (индивидуальный или групповой), изготавливаемый обычно из пергамента или целлофана. На изоляторе простым карандашом делают, например, следующую запись:

$$15 \frac{27.7}{Л.Я.}$$

Что означает: число 15 – № делянки формы, используемой в качестве материнской; в числителе – дата проведения кастрации; в знаменателе – инициалы проводившего кастрацию. После опыления окончательная запись может выглядеть, допустим, так:

$$15 \frac{27.7}{Л.Я.} \times \frac{30.7}{И.А.}$$

Учитывая то, что накануне цветения пыльники заметно размещаются выше завязи, рыльца которого в это время находятся в сомкнутом состоянии, кастрацию иногда осуществляют путем обрезки ножницами верхней части цветочных чешуй с расчетом захвата при этом пыльника (или их части). Б.Г. Рейтером и Л.П. Россеевой (1990) этот способ уточнен. Суть усовершенствования сводится к тому, что за 3-4 дня до цветения обрезают колоски на середине колосковых чешуй под углом 20-30° к прямой, параллельной основанию колоска, и проходящей через его середину, обеспечивая достаточное повреждение пыльника, и оставляя не поврежденным рыльце пестика.

Если первый способ кастрации при аккуратном исполнении гарантирует высокую надежность, то о втором этого сказать нельзя. Надежность второго можно повысить путем использования отцовских форм с ярко выраженными доминантными признаками при рецессивном состоянии их у материнских, позволяющими легко отличить гибриды первого поколения от их материнских форм.

Стебель с кастрированным колосом во избежание поломки подвязывают на уровне нижней и верхней частей изолятора к деревянному колышку или металлическому пруту. Этим заканчивается подготовительный этап работы.

Использование химических веществ для кастрации (гаметоцидов) особенно возросло в последние годы, как за рубежом, так и в России. В частности, в качестве гаметоцидов предложены такие вещества, как эпихлоргидрин глицерина, кальциевые соли ароматических кислот, метиловый эфир цис-2-метил-3-циклогексенкарбоновой кислоты, эфиры фталевой кислоты, 3-карбоксиацетидин и многие другие. Гаметоциды уже используют для промышленного производства гибридов с целью использования эффекта гетерозиса.

С большими техническими трудностями связано проведение кастрации проса, риса и некоторых других злаков. В последние годы для их кастрации предложен довольно производительный термический способ с помощью подогретого воздуха, основанный на большей устойчивости рылец по сравнению с пылью к повышенным температурам. Воздействие температурой 44-46 °С с

экспозицией 10-15 минут обеспечивает высокий процент (до 70 и более) завязывания семян после опыления. Недостаток этого метода состоит в том, что на одной и той же метелке образуются гибридные и негибридные семена, которые по внешнему виду в большинстве случаев различить нельзя.

Для селекционных и генетических целей, по-видимому, еще длительное время наиболее надежным способом кастрации будет оставаться удаление пыльников вручную. В связи с этим поиск путей ее совершенствования остается актуальным.

### 4.3.2. Опыление растений

Опыление – это нанесение пыльцы отцовских растений на рыльце цветков материнского сорта. При скрещивании применяют следующие способы искусственного опыления:

1. Принудительное – цветки материнского растения опыляют пыльцой одного отцовского родителя;
2. Ограниченно свободное (групповое) – материнское растение свободно опыляется пыльцой нескольких специально подобранных отцовских сортов;
3. Свободное – материнское растение может свободно опыляться пыльцой всех произрастающих вокруг сортов и форм.

Классификация существующих способов опыления приведена на рисунке 10. Для опыления нужна здоровая пыльца с отцовских растений. Лучше всего использовать для этого зрелые пыльники. Иногда пыльцу собирают в коробочки и бюксы. И хранят некоторое время в прохладном месте в эксикаторе или банке с притертой пробкой. Для проверки жизнеспособности хранившейся пыльцы ее проращивают в чашках Петри на агар-агаре при температуре 24-25 °С: на 1 г агар-агара берут 100 мл воды и 25 г сахара.



Рисунок 10. Классификация способов опыления растений.

Продолжительность восприимчивости рылец колеблется от 3 до 10 дней и сильно зависит от метеорологических условий. Практика показала, что максимальное количество семян завязывается при опылении на 2-3 день после кастрации. Лучшее время для опыления – ранние утренние часы, когда рыльце наиболее восприимчиво к пыльце и обеспечивается наилучшее ее прорастание.

Сейчас известно достаточное разнообразие способов опыления. Первый из них – опыление *методом сближения* скрещиваемых растений. Заранее подобранные формы высеваются смежными рядками. Кастрированные колосья материнского сорта помещают под общий изолятор с колосьями рядом растущего сорта-опылителя. Недостатком метода является заблаговременный подбор родительских пар, трудности при опылении родительских растений разных по высоте и продолжительности вегетационного периода.

Другой метод – *вложение пинцетом зрелых пыльников*, взятых непосредственно из колоса отцовского растения. Опылять можно и пыльцой, нанесенной на кисточку.

В Краснодарском НИИСХ разработан и широко применяется групповой метод опыления. Сущность его состоит в следующем.

Пять-шесть кастрированных колосьев материнских растений заключают в один общий изолятор размером 20x35 см, в который вводят вставленные в бутылку или банку с водой колосья отцовского сорта (по 2-3 колоса на каждый кастрированный колос). Колосья сорта-опылителя берут с созревшими желтыми пыльниками в момент начала их растрескивания. Их ставят под изолятор несколько выше колосьев материнского сорта и перемешивают с ними, что обеспечивает хорошее переопыление. В селекционной литературе этот метод принято называть *способ подставки* по П.П. Лукьяненко (1973) или с помощью бутылок.

В Мексиканском международном селекционном центре по гибридизации пшеницы (СИММИТ) применяют так называемый *твел-метод* (twirl method). Кастрацию проводят обычным способом, но колосковые чешуи обрезают очень низко – почти над самым рыльцем пестика. На кастрированный колос надевают

прозрачный пергаментный изолятор и закрепляют его сверху канцелярской скрепкой. Колосья отцовской формы, отбираемые из расчета по одному – два на каждый кастрированный колос ставят в банку с водой на 4-5 часов. Затем для ускорения созревания пыльников обрезают у отцовских колосьев колосковые и цветковые чешуи. Появление в колосе пыльников указывает на пригодность пыльцы для опыления.

Затем снимают скрепку на изоляторе. Осторожно вводят в него колос отцовской формы и несколько раз энергично вращают его. Отсюда и название метода (по-английски *twirl* – вращать, вертеть). После опыления закрывают изолятор скрепкой. Этот метод является наиболее производительным. Опытный работник за 1 час может опылить до 50 колосьев, причем завязываемость зерновок высокая.

Сейчас предложен ряд устройств, существенно облегчающих операцию опыления растений. Например, В.А. Зыкин и В.Ф. Куц (1978) разработали новый способ, вобравший преимущества перечисленных выше. Суть его сводится к следующему. Кастрация, как и при способе твел, завершается подрезкой цветочных чешуй. Пять-семь прокастрированных колосьев, как при способе по П.П.Лукияненко, помещаются под общий изолятор. При этом способе изолятор – полый цилиндр из пергамента диаметром 9-10 см и высотой 28-30 см. Верхняя часть изолятора закрывается путем сгиба и закрепления с помощью одной-двух канцелярских скрепок. Масса группового изолятора значительно меньше пяти-семи индивидуальных изоляторов. Это и обычно шатровое расположение растений при использовании групповых изоляторов придает устойчивое положение материнским формам без каких-либо дополнительных опор в виде кольщиков и т.п.

В Сибирском НИИСХ применяется *камерный метод*. Растения отцовских форм готовятся так же, как и при способе твел. Технология опыления отлична как от способа, разработанного П.П.Лукияненко, так и от способа твел, применяемого в СИММИТе. Она заключается в следующем. Для опыления применяют камеру, представляющую собой цилиндр диаметром 8 см с отвер-

стием в верхней части 4,0-5,5 см в виде усеченного конуса. Высота цилиндра камеры 18 см. Материалом для изготовления может служить картон, органическое стекло и т.д. Устройство используется по следующей схеме. У отцовских колосьев, предназначенных для опыления одной комбинации, обрезают верхнюю часть цветковых чешуй, как при кастрации, а затем при выбрасывании пыльников из цветков вводят их в камеру через усеченный конус крышки. Во время готовности пестика материнских форм к восприятию пыльцы верх изолятора освобождают от скрепки, открывают верхнюю часть изолятора и придают ему цилиндрическую форму. Затем во внутрь изолятора вводят камеру с тем расчетом, чтобы отцовские колосья не касались материнских. Методом колебательных движений воздействуют на отцовские колосья и пыльца с пыльников полностью сбрасываются, тщательно перемешиваются в процессе полета и в виде густого облачка пыльцы легко попадают в цветки материнских колосьев, производя их опыление без повреждений. После опыления отцовские колосья удаляют из камеры через усеченный конус, а камеру извлекают из полости изолятора. Верхнюю часть изолятора сгибают и фиксируют канцелярской скрепкой.

Принципиальным отличием твел-метода от камерного, касающегося генетической природы получаемого гибридного материала, является то, что при первом один колос материнской формы опыляется одним колосом отцовской, т.к. гибридизация осуществляется по принципу: линия x линия; при втором – группа материнских колосьев опыляется группой отцовских, т.е. гибридизация производится по принципу: популяция x популяция. Последнее же увеличивает генотипическое разнообразие в расщепляющихся популяциях, что, в свою очередь, повышает эффективность отбора.

Преимущество камерного способа опыления обусловлено следующим:

1. Меньшее травмирование генеративных органов материнских форм в сравнении с принудительным способом и твел.
2. Меньшее развитие грибных заболеваний на соцветиях и созревающих зерновках материнских форм, чем при ограниченно-свободном по

П.П.Лукьяненко. Наличие мертвых растительных тканей в виде колосьев отцовской формы и воды в банках (бутылках) при пользовании ограниченно-свободным способом способствует развитию заболеваний семян и снижению их завязываемости.

3. Своевременность воздействия пыльцы на пестик в отличие от ограниченно-свободного способа.

4. Большая, благодаря камере, насыщенность пыльцой, чем при опылении способом твел.

5. Лучшие физические (свет, воздухообмен) условия для завязываемости и роста развивающихся зерновок.

6. Большая со всеми сравниваемыми способами опыления производительность труда и меньшая себестоимость гибридных семян при использовании камеры, Камера в случае механизированного сбора пыльцы (пыльников с пыльцой) позволяет механизировать и процесс опыления.

#### ***Задания по теме 4***

***Задание 1.*** Получить гибридные семена первого поколения от скрещивания разных сортов пшеницы. Для скрещивания высевают два сорта (одного вида), отличающиеся одним или несколькими внешними признаками. Проводят два варианта скрещиваний: в одном – мать, сорт – пшеница остистая, отец – безостая, в другом – мать – безостая, отец – остистая (реципрокное скрещивание). Скрещивание проводят в период колошения растений.

Подготовка материнских растений к скрещиванию: Отбирают наиболее развитые здоровые растения с крупным колосом, только что вышедшим из влагалища листа; берут колос в левую руку (большим и указательным пальцами), пинцетом удаляют недоразвитые колоски в верхней и нижней части колоса, а также слаборазвитые средние цветы в оставшихся колосках; у остистой пшеницы обрезают ости.

Кастрация цветков: кастрация – это удаление еще незрелых пыльников из цветков материнского растения для того, чтобы не допустить самоопыления. При кастрации колос придерживают осторожно большим и безымянным пальцами снизу, а указательным и средним – сверху. Указательным пальцем слегка нажимают на верхушки цветочных чешуй, в образовавшуюся щель вводят пинцет, раздвигают чешуйки и осторожно, не повреждая рыльце пестика, удаляют все три пыльника. Начинают кастрацию с нижнего колоска, затем переходят к вышележащему колоску того же ряда. Кастрировав все цветки в колосках этого ряда, колос поворачивают и кастрируют цветки другого ряда в том же порядке. При переходе от одного цветка к другому пинцет тщательно протирают ватой, чтобы не занести пыльцу, если она была созревшей в предыдущем цветке. После кастрации на колос надевается пергаментный изолятор размером 4x10 см с надписью – «яровая пшеница Прохоровка, кастрир. 15/УІ, цветков 20, Иванова». Сверху изолятор привязывается к поставленному кольшку, а снизу – к основанию колоса.

Опыление кастрированных растений. Опыление – это процесс нанесения на рыльце пестика материнского растения пыльцы отцовского растения. Опыление производится через 1-3 дня после кастрации, когда созреет рыльце. В дождливую погоду срок созревания рыльца увеличивается до 5-6 дней. Пыльцу собирают с отцовского растения в баночки или пакеты непосредственно перед опылением, так как она быстро теряет жизнеспособность (при температуре +2...+4<sup>0</sup>С сохраняется до 5 дней). Берут пинцетом только зрелые, но еще не лопнувшие пыльники. Они имеют желтую, желтовато-зеленую или красноватую окраску и наполнены легкой сыпучей пыльцой. (Если отцовских растений много, то срезают несколько цветущих колосьев, вынимают из них зрелые пыльники и переносят их в цветки материнского растения).

Перед опылением снимают изолятор с кастрированного колоса и в каждый вкладывают по 1-2 пыльника или пинцетом наносят на рыльце высыпавшуюся из них пыльцу. Опыляют в том же порядке, в котором проводили ка-

страцию. Опыленный колос снова изолируют. На изоляторе дополняют запись – «опыл. яр. пшеница Тулайковская 10, 16/УІ, цветков 20».

Через 5-7 дней проверяют результаты скрещиваний, данные записывают по форме 1. После созревания колосья срезают и складывают в мешочек, в который кладут 1-2 изолятора с вышеуказанной надписью. Каждый студент кастрирует и опыляет 5 колосьев двух сортов.

В дневнике описать цель опыта и технику проведения скрещивания.

Форма 1

Комбинация		Номер растений	Дата	Число кастрированных цветков	Завязалось зерен
♀	♂				
Яровая пшеница Прохоровка	Яровая пшеница Тулайковская 10	1	16.06.07	20	14

**Задание 2.** Скрещивание ржи. Техника скрещивания ржи в основном такая же, как и у пшеницы. В качестве материнских растений берут такие, у которых после выхода из влагалища последнего листа прошло 1-2 дня (до созревания пыльников).

Подготовка к кастрации. Ножницами обрезают ости и кончики цветочных чешуй. Удаляют 2-3 верхних и нижних незрелых колоска, а из оставшихся в колосе оставляют половину, остальные срезают через один с одной и другой стороны колоса. Кастрация ржи проводится так же, как и у пшеницы. Пинцетом удаляют из каждого цветка все (3) пыльники. На кастрированный колос надевают изолятор с соответствующей надписью. Опыление проводят через 1-3 дня после кастрации. Перед опылением в чистый пергаментный изолятор, примерно на 1/3 объема, собирают пыльцу с колосьев отцовского сорта. Сбор последней производят следующим образом: растение слегка нагибают, на колос надевают изолятор и осторожно ударяют пинцетом по изолятору. Изолятор с отцовской пылью несколько раз осторожно встряхивают над материнским растением, затем надевают изолятор и переходят к опылению следующего колоса.

После опыления выполняют такие же работы, которые указаны для пшеницы.

**Задание 3.** Скрещивание гороха. Горох – самоопыляющееся растение. Соцветие – кисть. Цветок мотылькового типа, состоит из 5 лепестков; паруса, двух крыльев и лодочки, образованной в результате срастания двух лепестков. По месту срастания лодочки образуется вырост, называемый килем. Цветки обоеполые имеют пестик и 10 тычинок, из них 9 сросшихся. Рисунок 11 дает представление о строении цветка.

Подготовка соцветия к скрещиванию. Удаляют отцветшие и недоразвитые цветки. В кисти оставляют 1-2 цветка, пригодные для кастрации в фазе бутона, когда лепестки венчика имеют еще зеленоватую окраску.

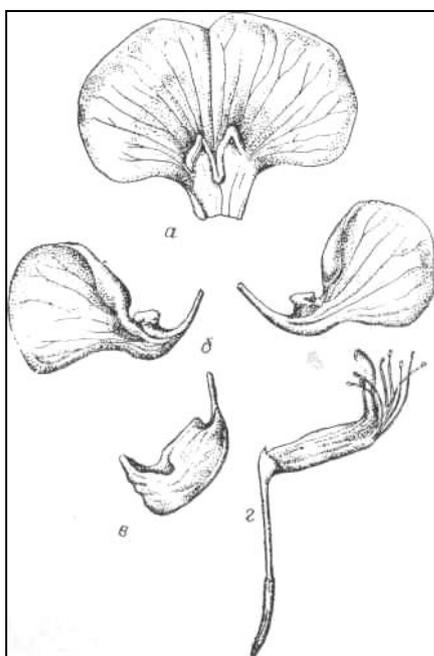


Рисунок 11. Строение цветка гороха  
*a* – парус  
*б* – крылья  
*в* – лодочка  
*z* – тычинки (девять сросшихся в тычиночную трубку и одна свободная)

При кастрации пинцетом отгибают в сторону парус, весла, прикрывающие лодочку, и придерживают их в таком состоянии пальцами левой руки. Острым концом пинцета или препаровальной иглой разрезают лодочку вдоль кили, открывают цветок и удаляют все тычинки. При их удалении следует захватывать пинцетом тычиночные нити, а не сами пыльники, так как последние легко лопаются. Тычинки удаляют по счету. После этого бутон приводят по возможности в прежнее состояние и заключают в пергаментный изолятор вместе с частью цветоноса и листом.

Кастрированные цветки можно опылять сразу после кастрации или через 1-2 дня, во время созревания пестика. Наносить пыльцу можно двумя способа-

ми: 1) собирают пыльцу с цветов отцовских растений, осторожно кисточкой или пинцетом наносят ее на рыльце кастрированных цветков; 2) срезают цветки с отцовского растения со зрелыми пыльниками и прикасаются ими к рыльцу кастрированного цветка.

К цветоносу каждого цветка привязывают этикетку с соответствующей надписью. Каждый студент производит опыление цветков 10 растений, из них у 5 – рецiproкное. Изоляторы снимают с растений после образования завязи. Бобы (стручки) убирают после их созревания (в конце июля). Этикетки привязывают к бобам. Результаты обработки записывают в дневнике по форме 2.

Форма 2

Комбинация		Номер растений	Дата	Число кастрированных цветков	Завязалось зерен
♀	♂				
Горох Казанец	Горох Флагман 10	1	5.06.07	12	8

**Задание 4.** Скрещивание кукурузы с целью получения межлинейных или двойных гибридов. Межсортовое и межлинейное скрещивание начинают с отбора материнских и отцовских растений (рис. 12).

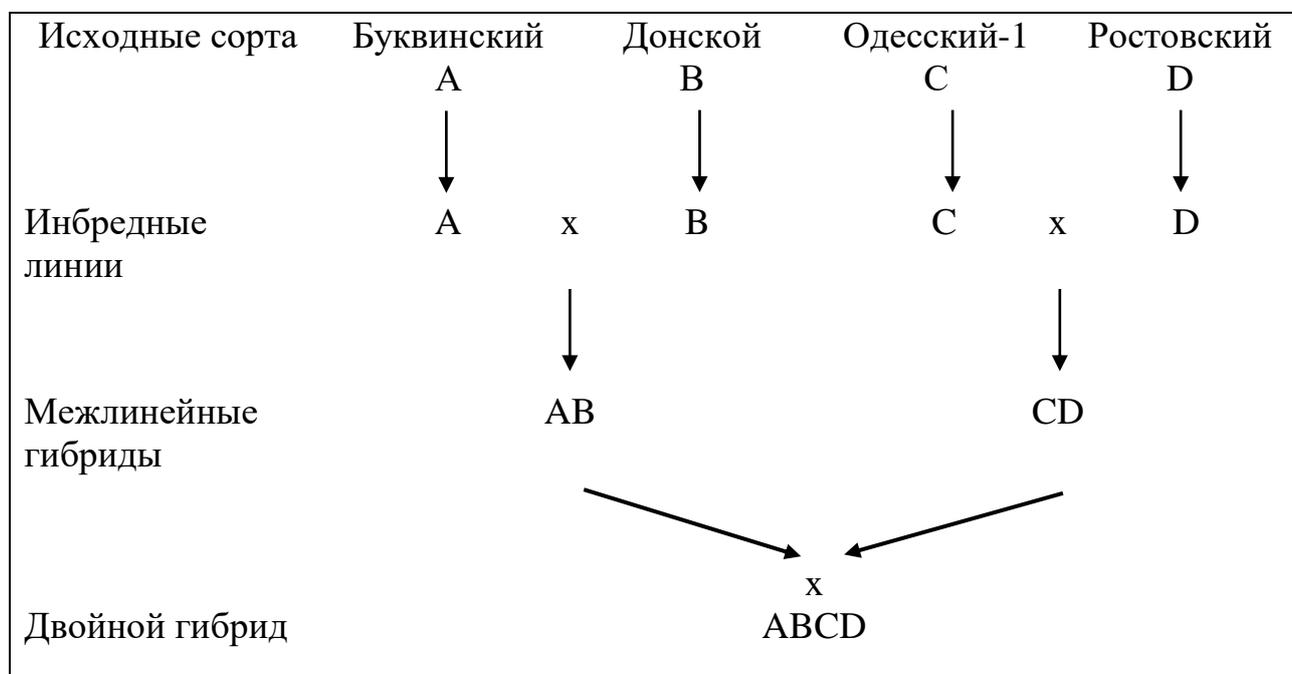


Рисунок 12. Схема получения двойных межлинейных гибридов кукурузы

У отобранных материнских растений изолируют женские и отцовские соцветия. Женские соцветия (початки) изолируют за несколько дней до появления рылец. Для этого берут 1-2 хорошо развитых початков. Мужские соцветия (метелку или султан) материнского растения изолируют перед цветением для того, чтобы не попала своя пыльца при опылении пылью отцовского растения. Опыление производят разными способами.

А) Пыльцу собирают в бумажные пакеты или коробки путем осторожного стряхивания с метелок отцовских растений. Собрав пыльцу, снимают изолятор с початка материнского растения и наносят пыльцу на рыльца путем её высыпания из пакета или щеточкой, изготовленной из мягкой шерсти. После опыления на початок снова надевают изолятор. В связи с многоцветностью початка и одновременным цветением цветков опыление повторяют 2-3 раза через 1-3 дня. Лучшее время для сбора пыльцы и опыления – утро с 7 до 10 часов.

Б) Мужское соцветие (метелку) срезают с отцовского растения и вводят под изолятор на материнском растении. При таком опылении мужские соцветия перед цветением изолируют большим изолятором (15-40 см), потом вместе с метелкой надевают на початок. Чтобы метелка не завяла, её основание опускают в небольшую бутылку с водой, привязанную к стеблю. После опыления, как первым, так и вторым способом к стеблю привязывают этикетку, в которой указывают название материнского и отцовского сорта, даты изоляции и опыления, метод и фамилию.

Результаты работы записывают по форме 3.

Форма 3

Комбинация		Номер растений	Дата		Способ опыления	Завязалось зерен
♀	♂		изоляция	опыления		
Буквинский	Донской	1,5	27.07	3.08	Камерный	26
Одесский 1	Ростовский	2,4	27.07	4.08	Камерный	22

**Задание 5.** Скрещивание картофеля является достаточно трудоемким. У большинства сортов картофеля пыльники созревают позднее, чем рыльца приобретают способность к восприятию пыльцы. Поэтому в практической селекции кастрация может быть необязательна. Однако в научных опытах кастрация необходима. Удаление пыльников проводят очень осторожно, так как пестик и венчик чувствительны к повреждениям. Изоляторы лучше делать из пергамента. Кастрированные и изолированные цветки необходимо защищать от сильного солнечного освещения.

**Задание 6.** Самоопыление кукурузы. Цель опыта – получить инбредные линии у кукурузы и провести сравнительный анализ их с родительскими линиями. У кукурузы самоопыление проводят для получения гомозиготных (инбредных) линий. Эти линии являются необходимой основой при получении двойных гибридов, отличающихся более высокой урожайностью от простых и межлинейных гибридов. Инбредная линия создается в течение 5-6 лет путем самоопыления. Более высокую урожайность имеют гибриды, полученные от скрещивания инбредных линий разных сортов.

Подготовка растений к самоопылению (изоляция мужских и женских соцветий) и техника опыления такие же, как при межсортовом скрещивании. Главное отличие в том, что пыльцу берут из пыльников (султана) того же растения, на котором находится и женское соцветие (початок). Пыльцу можно наносить на рыльца вышеописанными способами (лучше вторым). После самоопыления привязывают этикетку с соответствующей надписью.

Каждый студент производит самоопыление у двух растений. Изоляторы с початков не снимают до уборки урожая (конец сентября). При уборке початки отрывают от стебля, очищают от упаковочных листьев, привязывают к каждому свою этикетку и складывают в мешок.

**Задание 7.** Самоопыление ржи. Самоопыление проводят для получения чистых линий и выявления закона полезности скрещивания, вредоносности длительного близкородственного скрещивания и самоопыления. Выше указано, что рожь – перекрестноопыляющееся растение. После принудительного само-

опыления в колосе ржи развивается мало зерен, причем большинство из них мелкие и щуплые. Из большинства из этих зерен вырастают слабые растения.

Техника самоопыления. Приготавливают изоляторы так же, как и для скрещивания. На изоляторе указывают дату проведения операции и свою фамилию. Отбирают 15 растений, у которых после выколашивания прошло 1-2 дня. На колосья надевают изоляторы, снимают их после окончания цветения ржи на участке. На растения вешают этикетку. После созревания колосья срезают и складывают в мешочек вместе с этикеткой. Обработку производят при уборке или позднее. Результаты записывают по форме 4. В дневнике зафиксируйте номер этикетки и цель проводимого опыта. Отметьте завязываемость семян у самоопыленных растений и рядом стоящих, которые опылялись обычным способом. Обратите внимание на то, что самоопыление у ржи оказывается эффективным в очень редких случаях, что обусловлено явлением самонесовместимости.

Форма 4

Название сорта	Номер растений	Дата		Завязалось зерен		Масса 100 зерен, г	
		изоляция	уборки	число	%	контроль	самоопыление
Рожь Эстафета Татарстана	8	12.06	4.08	4	0,1	3,4	1,3

**Задание 8.** Ознакомиться с некоторыми методами определения жизнеспособности пыльцы у разных видов растений (рожь, пшеница, горох).

Жизнеспособность пыльцы особенно необходимо определять при использовании отдаленных гибридов у растений, подвергавшихся действию мутагенных факторов. Применяется несколько методов: морфологический, биохимический, прорастания на рыльце или питательной среде.

а) Морфологический. Пыльцу из зрелого пыльника высыпают на предметное стекло, затем на нее капают капли ацетокармина, накрывают покровным стеклом и слегка подогревают на спиртовке. Препарат рассматривают под микроскопом. Нормально развитые пыльцевые зерна пшеницы имеют правильную

шаровидную форму, содержат два спермия и вегетативное ядро. На поверхности пыльцевого зерна хорошо видна пора.

Недоразвитые (стерильные) пыльцевые зерна, особенно у форм, обладающих цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС), а также у отдаленных гибридов первых поколений, имеют неправильную округловатую форму, одно ядро. Иногда стерильные пыльцевые зерна содержат две клетки – вегетативную и генеративную, но спермии в них не образуются.

б) Проращивание пыльцы на искусственной среде (1%-ный раствор агар-агара с 10–15%-ным раствором сахарозы).

Приготовление среды. Мелко нарезают сухой агар-агар, отвешивают 1 г, высыпают в колбу с 50 мл дистиллированной воды и ставят в термостат при температуре 40-60° на несколько часов для набухания. Затем готовят раствор сахарозы – 50 мл дистиллированной воды кладут 10-15 г сахара. После растворения сахара и набухания агар-агара растворы сливают вместе, ставят на водяную баню и доводят до кипения.

Готовый раствор наливают в чистую стерильную пробирку, закрытую пробкой, через которую пропущена стеклянная палочка. Пробирку ставят в стеклянный цилиндр с горячей водой. На чистое обезжиренное предметное стекло наносят каплю агар-агара с сахарозой. На эту каплю высевают пыльцу из зрелых пыльников изучаемого растения, и предметное стекло помещают во влажную камеру (на дно чашки Петри кладут фильтровальную бумагу, смоченную водой, на нее помещают предметное стекло с пылью, а чашку закрывают крышкой). Чашку ставят в термостат с температурой 20-25° на 50-60 минут. Затем препарат рассматривают под микроскопом и зарисовывают. В трех-пяти полях зрения подсчитывают пыльцевые зерна: с длинными пыльцевыми трубками, короткими, а также не проросшие лопнувшие пыльцевые зерна. Результаты подсчета записывают по форме 5.

Культура, сорт	Число пыльцевых зерен				
	Всего	Непроросших	Проросших,		
			Всего	в том числе	
				Длинные пыльцевые трубки	Короткие пыльцевые трубки
Горох Труженик	240	86	154	132	22

**Задание 9.** У растений примулы, гречихи или медуницы подсчитайте количество коротко- и длинопестичных форм, оцените количественно соответствует ли соотношение теоретически ожидаемому 1:1 методом  $\chi^2$ .

**Задание 10.** Найдите мужские и женские растения крапивы. Почему на одной куртине растут только мужские, а на другой – только женские растения, подсчитайте их соотношение. Это же задание можно выполнить на растениях дремы или щавеля. Генетику соотношения полов у этих видов можно найти в книге П.Я. Шварцман «Полевая практика по генетике с основами селекции».

**Задание 11.** Проведите анализ морфологии пыльцы различных злаков путем окраски йодом или ацетокармином в капле воды. Зарисуйте строение зрелого пыльцевого зерна.

## Тема 5. Генетические основы селекции

Конец прошлого и начало нынешнего века ознаменовались крупными успехами селекционеров, работающих над созданием новых сортов и гибридов всех основных сельскохозяйственных культур. Несомненно, немалую роль в этом сыграли данные, полученные при разработке вопросов общей и частной генетики растений. В то же время основу селекционного процесса продолжают составлять положения, разработанные генетиками еще в начале XX века, о которых Н.И. Вавилов писал: «История селекции последних десятилетий наглядно показывает исключительную значимость в практике селекции основных генетических установлений, как понятие генотипа и фенотипа, т.е. различение наследственной и ненаследственной изменчивости, обоснованного исследова-

ниями Иогансена понятия гомозиготности и гетерозиготности, доминирования и рецессивности признаков. Без этих понятий по существу трудно представить себе в наше время селекционную работу. Огромную роль сыграло установление менделевских закономерностей дискретной наследственности в явлениях гибридизации, ставших по существу отправным пунктом всей гибридизационной работы в применении как к растениям, размножающимся семенами, так и к животным» (Вавилов, 1987, С. 225–226). К этому следует добавить и получившее широкое распространение в процессе селекции создание гетерозисных гибридов различных сельскохозяйственных культур, отдаленную гибридизацию с целью интрогрессии хозяйственно ценных признаков от диких и/или реликтовых видов культурных растений, мутагенез, полиплоидию, а в самое последнее время методы получения трансгенных растений. Все это – разработки генетиков, без которых мы не имели бы прогресса селекции, который мы имеем.

Научной основой современной селекции является учение о наследственности и изменчивости, творческой роли отбора, исходном материале, принципах отборов и проверке родоначальников по потомству, а также о совокупности отношений растений и растительных сообществ к среде обитания.

Современная селекция располагает рядом действенных методов создания новых форм растений. Здесь следует отметить отбор как метод селекции, рекомбинационную селекцию (на основе внутривидовых скрещиваний), мутационную селекцию, отдаленную гибридизацию, селекцию на гетерозис, полиплоидию и т.д.

Несмотря на интенсивное развитие новых селекционно-генетических методов (генетическая и генная инженерия), гибридизация, по-прежнему, является основным методом получения генетической изменчивости в селекции растений. В связи с этим внимание исследователей привлечено к процессу рекомбинации. Первостепенной задачей повышения эффективности современной селекции является расширение спектра генетической изменчивости. Поэтому особый интерес представляют методы индуцирования рекомбиногенеза, приводящие к изменению частоты и спектра рекомбинаций, а также методы сохране-

ния и идентификации редких генотипов. А.А. Жученко (1980) выделяет следующие подходы к управлению процессом рекомбинации, значимые для селекционной практики:

1. Подбор пар для скрещивания.
2. Выбор направления скрещивания и условий получения гибридов  $F_1$ . Эффективность рекомбинации во многом зависит от цитоплазмы и её взаимодействия с ядром.
3. Выбор фона для выращивания гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и т.д. способствуют, увеличению нетрадиционных рекомбинаций в мейозе. Метод стрессового фона может быть использован для получения новых сочетаний генов, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам.

В основе рекомбинационной селекции лежит гибридизация, при которой происходит перераспределение наследственных факторов при мейозе. Как известно, мейоз приводит к перегруппировке хромосом родительских форм, перераспределению генов и перестройке хромосом. В первом случае осуществляется рекомбинация хромосом, во втором – их участков и в третьем, благодаря кроссинговеру – между генами, находящимися в одной паре гомологичных хромосом. Анализ родословной 91 сорта яровой мягкой пшеницы показал, что на долю сортов, полученных путем гибридизации, приходится 95,6%.

До тех пор пока в скрещивании используют сорта, отличающиеся друг от друга только по одному признаку, обусловленному одним геном (или экспериментатор учитывает только один признак) достичь селекционного прогресса достаточно сложно. Как усложняются числовые отношения при расщеплении по мере возрастания числа наследственных факторов, будет показано на нескольких примерах.

Пример с наследованием трех признаков, каждый из которых обусловлен одним геном. При скрещивании сорта фасоли, у которого безволоконистые желтые бобы и черные семена, с сортом, имеющим волоконистые зеленые бобы и белые семена, гибридные растения  $F_1$  имеют безволоконистые зеленые бобы с черными семенами, так как эти признаки доминируют. Растения  $F_1$  образуют

восемь различных типов гамет. В поколении  $F_2$  гомозиготная форма с безволокнистыми желтыми бобами и белыми семенами встречается с частотой  $1/64$  или около 2%. Любая другая гомозиготная комбинация встретиться с такой же частотой.

Пример наследования четырех признаков, каждый из которых обусловлен одним геном. При скрещивании многорядного, плотноколосого, желтопленчатого, фуркатного ячменя (ости здесь преобразованы в так называемые фурки, этот признак часто встречается у форм ячменя из Средней Азии) с двурядным, рыхлоколосым, чернопленчатым, остистым ячменем поколение  $F_1$  характеризуется двурядностью, рыхлоколосостью, чернопленчатостью и фуркатностью. Эти признаки доминантные. Растения  $F_1$  образуют уже 16 различных типов гамет. В результате этого расщепление в  $F_2$  будет еще более сложным, и определенный гомозиготный тип, например двурядный, рыхлоколосый, желтопленчатый и остистый ячмень, который соответствует нашим возделываемым сортам, встретится с частотой  $1/256$ . Таким образом, в то время как при двух факторах в  $F_2$  каждый гомозиготный тип встречается в среднем один раз на 16 растений, при трех факторах – один раз на 64 растения и при четырех – только один раз на 256 растений.

Теоретически и практически необходимые минимальные количества растений, требующиеся для образования всех возможных новых гомозиготных комбинаций, быстро возрастают по мере увеличения числа признаков или генов, по которым различаются скрещиваемые родительские сорта. При 10 признаках, каждый из которых определяется одним геном, это число уже составляет больше миллиона, а именно 1048576. Даже у зерновых культур при площади питания одного растения  $5 \times 20$  см для выращивания этих растений необходимо более 1 га. Лишь на такой площади в указанном скрещивании можно было бы выявить все возможные комбинации. Поэтому при селекции растений необходимо работать с относительно большим количеством материала и селекционер не может ограничиться отбором немногих отдельных растений.

Обычно селекционная работа связана с повышением урожайности зерна, клубней, корнеплодов или зеленой массы путем нахождения новых благоприятных комбинаций генов в сочетании с такими ценными признаками, как качество продукции и устойчивость к неблагоприятным факторам среды и болезням.

### **5.1. Подбор пар для гибридизации**

Успех комбинационной селекции в значительной степени зависит от удачного подбора родительских форм для гибридизации. «Подбор – это вершина селекции, наиболее творческая ее часть» (А.С.Серебровский,1969).

В 1935 г. Н.И. Вавилов в книге «Научные основы селекции пшеницы» констатировал, что, несмотря на сотни генетических исследований, вопрос о подборе пар для скрещивания разработан недостаточно. Теории подбора пар, по существу, нет. Кстати, аналогичной точки зрения придерживался и И.В. Мичурин (1949). В частности, он писал, что «делать подбор пар для скрещиваний на сколько-нибудь научном основании мы не в состоянии....помощи науки (мы) можем ожидать лишь в будущем». Позднее в «Селекции животных и растений» А.С. Серебровский (1969) на вопрос, возможно ли установление какой-либо теории подбора, каких-либо правил подбора, отмечает, что на него нельзя ответить однозначно. К сожалению, эти утверждения верны до сих пор.

Сам Н.И. Вавилов (1935) в разработку вопроса о подборе пар внес солидный вклад. Основное содержание его подхода сводится к следующему:

- 1) «...широкое географическое использование компонентов для скрещивания. Эколого-физиологическое исследование ... дает до известной степени научную базу для подбора пар»;
- 2) учет генотипических индивидуальностей сортов и их специфических свойств, используемых в гибридизации;
- 3) важность сведений о видовом разнообразии селективируемой культуры;

- 4) роль различных типов скрещиваний в создании форм с необходимым сочетанием признаков;
- 5) необходимость комплексных исследований в поиске путей повышения эффективности селекции.

В учебной литературе по селекции растений (М.М. Максимович, 1962; Г.М. Попова, З.В. Абрамова, 1968; Г.В. Гуляев, Ю.Л. Гужов, 1978) указывается преимущественно на четыре принципа подбора пар для гибридизации:

1. Эколого – географический;
2. Подбор пар по элементам структуры урожайности;
3. Подбор пар по продолжительности отдельных фаз вегетации;
4. Подбор пар на основе различий в устойчивости к болезням.

А.С. Серебровский указывал на два принципа: лучшее с лучшим и взаимное исправление недостатков.

По существу разнообразие имеющихся принципов можно свести к двум:

- 1) использование формы-носителя гена признака, отсутствующего или недостаточно выраженного у улучшаемой формы;
- 2) вовлечение в гибридизацию формы с ярко выраженным признаком, находящимся в положительной корреляции с селективируемым признаком.

Наибольшую известность среди селекционеров получил эколого-географический принцип подбора пар для гибридизации. Общеизвестно, что его основоположником является И.В. Мичурин (1949). Суть принципа такова: «...чем дальше отстоят между собой пары скрещиваемых растений – производителей по месту их родины и условиям среды, тем легче приспособляются к условиям среды и новой местности гибридные сеянцы». Первым, обратившим внимание на эффективность использования в скрещиваниях пшеницы географически отдаленных форм, был К.А. Фляксбергер (1934). Генетическая природа этого принципа стала понятной с позиций учения Н.И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений и географических закономерностях в распределении генов (1967). При этом, как отмечает А.Ф. Мережко (1981),

«...успех селекции зависит от степени генетической дивергенции сортов, используемых в скрещиваниях».

При этом А.Ф. Мережко (1981) вполне справедливо отмечает, что географическая отдаленность родительских форм сама по себе не является залогом успеха. П.П. Лукьяненко (1973), говоря о принципе скрещивания географически и экологически отдаленных форм, одновременно упоминает необходимость систематического изучения больших коллекций пшениц, выбор соответствующей системы скрещиваний, направленный индивидуальный отбор. Одним словом, наступила пора системного подхода к решению этого вопроса.

Системный подход в решении проблемы подбора пар для гибридизации с учетом оптимизации режима в достижении цели отражен в таблице 11.

Таблица 11.

Элементы и их содержание при системном решении проблемы подбора пар для гибридизации

Элемент и его содержание	Автор
1. Поиск источников генов контролируемых интересующие селекционера признаки, на основе учения о центрах происхождения культурных растений и закона гомологических рядов в наследственной изменчивости.	Н.И.Вавилов, 1967
2. Выявление доноров на основе изучения комбинационной способности источников генов желаемых признаков.	В.Г.Вольф, 1969; М.А.Федин, 1980; В.К.Савченко, 1973; А.В.Турбин, Л.В.Хотылева, Л.А.Тарутина, 1974; В.А.Rodas, 1951; В.Griffing, 1956
3. Частные вопросы использования доноров или источников генов необходимых признаков в различных системах скрещивания.	А.А.Сапегин, 1922, 1923; К.А.Фляксбергер, 1934; Н.И.Вавилов, 1953; И.В.Мичурин, 1949; В.Е.Писарев, 1964; А.С.Серебровский, 1969; М.С.Катаржин, 1970; П.П.Лукьяненко, 1973;
4. Определение практической эффективности используемых в скрещиваниях родительских форм.	

Научной основой поиска источников желаемых генов являются работы Н.И. Вавилова. Наша страна по зерновым культурам, в частности, по пшенице, располагает лучшей коллекцией в мире. Ее качественный состав, проблемы по сбору, географии, сохранности и использованию в селекции отражены в многочисленных публикациях Н.И. Вавилова и сотрудников Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова. В последние годы гибридизации для практических целей селекции обычно предшествует изучение комбинационной способности выделившихся в местных условиях сортов, гибридов или форм по интересующим селекционера признаков. Выявленные в процессе этих исследований доноры широко используются в скрещиваниях для практической селекции.

Как известно, комбинационная способность – это способность линии или сорта при скрещивании с другими формами давать потомство ( $F_1$ ), отличающееся различным относительно некоторого, условно принятого уровня выражением того или иного признака. Она подразделяется на общую и специфическую.

Общая комбинационная способность (ОКС) – средняя величина гетерозиса гибридов интересующих исследователя линий или сортов в изучаемой системе скрещиваний (диаллельные скрещивания, топкросс, поликросс).

Специфическая комбинационная способность (СКС) – комбинационная способность линий или сорта, определяемая величиной гетерозиса какой-либо конкретной комбинации.

Как известно, первоначально идея определения комбинационной способности в селекции возникла применительно к перекрестно опыляющимся растениям. Для этой цели разработаны и соответствующие математические модели. Позднее они были приспособлены и к растениям-самоопылителям.

Однако в последние годы от использования громоздких систем скрещивания с целью изучения комбинационной способности и их компонентов отказываются, так как средние фенотипические значения, обычно используемые в

селекционных программах, обеспечивают хороший прогноз для многих признаков.

Что касается селекции на отдельные признаки (урожайность, соответствующий вегетационный период, устойчивость к болезням и т.д.), то эти вопросы достаточно отработаны. Следует только отметить, что как в отечественной, так и в зарубежной литературе по селекции растений очень слабо освещена эффективность отдельных типов скрещиваний. Влияние последних на формообразовательный процесс велико. Исключение составляют только ступенчатые (А.П. Шехурдин, 1961; Л.Г.Ильина, 1970, В.Н.Мамонтова, 1980) и беккроссные скрещивания (И.В. Яшовский, 1975).

## **5.2. Типы скрещиваний, их генетическая и селекционная сущность**

Реализация замыслов селекционера первоначально обычно осуществляется в выборе генотипов и того или иного типа их скрещиваний. Выбор типа скрещиваний зависит от биологических особенностей опыления селектируемой культуры, генетического разнообразия и потенциальных возможностей исходного материала, а также конкретных задач селекции. Насколько он важен, достаточно привести пример, когда тип скрещивания предопределяет успех целого учреждения, имеется в виду научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, где были блестяще разработаны и с успехом использованы А.П. Шехурдиным (1961) и его учениками В.Н.Мамонтовой (1980) и Л.Г.Ильиной (1970, 1986) ступенчатые скрещивания. Следует подчеркнуть, что от выбора типа скрещивания также зависят особенности формообразовательного процесса, темпы гомозиготизации в гибридных популяциях растений-самоопылителей, время целесообразного отбора элитных форм и т.д.

Существенное значение имеет выбор того или иного типа скрещивания для изучения генетики количественных признаков. Таким образом, типы скре-

щиваний и равно их классификация значимы как для практики, так и для теории селекции.

Классификация типов скрещиваний (В.А.Зыкин, А.Х.Шакирзянов, 2001) приведена на рисунке 13. Она включает разнообразие как простых, так и сложных скрещиваний, а также типы скрещиваний, применяемые в работе с растениями-самоопылителями и с растениями - перекрестниками, а также в статистической генетике.

В соответствии с предлагаемой классификацией типов скрещиваний рассмотрим ряд из них, используемых, в частности, в генетике и селекции растений-самоопылителей.

Простые (парные) скрещивания. Сюда относятся несистематические, т.е. собственно простые скрещивания и инбридинг, а также важная, особенно для гибридологического анализа, группа систематических скрещиваний (поликроссные, топкроссные и диаллельные).

Собственно простые скрещивания предполагают гибридизацию только между двумя родительскими формами. При тщательном подборе родительских форм, взаимно дополняющих друг друга по степени выраженности друг друга, в F<sub>2</sub> вероятность появления рекомбинантов с положительными признаками обоих родителей достаточно высока.

Реципрокные (взаимные) скрещивания – скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае используется в качестве материнской, в другом – отцовской формы ( $\text{♀A} \times \text{♂B}$  и  $\text{♀B} \times \text{♂A}$ ). Реципрокные скрещивания позволяют локализовать цитоплазматические наследственные факторы.

Сложные скрещивания. К ним относятся ступенчатые, насыщающие (беккроссы), конвергентные типы скрещиваний.

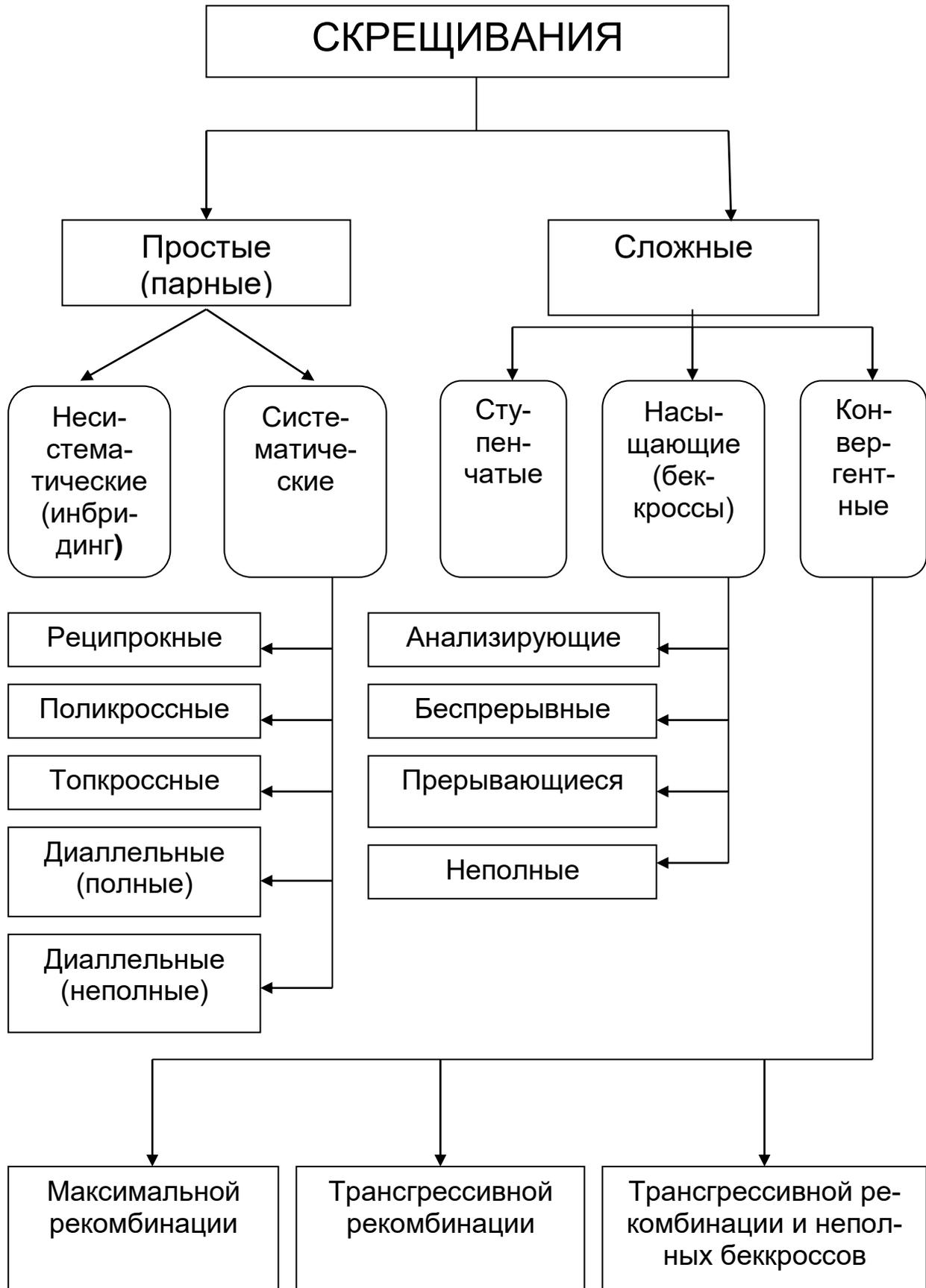


Рисунок 13. Классификация типов скрещиваний растений.

Селекционная сущность ступенчатых скрещиваний наиболее полно разработана А.П. Шехурдиным (1961) и его последователями (Л.Г.Ильина, 1970; В.Н.Мамонтова, 1980). Она заключается в том, что «полученные в результате скрещивания перспективные сорта и формы, характеризующиеся рядом положительных признаков, например, засухоустойчивостью в сочетании с быстрым и хорошим наливом, но с пониженной продуктивностью вновь скрещивают с лучшими селекционными сортами или гибридными формами, имеющими другие положительные свойства, каких нет у гибридных перспективных сортов или форм».

С.Бороевич понимает под ступенчатыми скрещиваниями схему  $\{(A \times B) \times C\} \times D$ , при которой каждый из родителей несет те признаки, которые желательно объединить в новом сорте; в таком случае в скрещивание включают четвертого и даже пятого родителя:

$$(1) A \times B$$

$$(2) F_1 \times C$$

$$(3) F_1 \times D$$

или (по участию ядерного материала):

$$\{(A \times B) \times C\} \times D$$

$$12,5\%, \quad 12,5\% \quad 25\% \quad 50\%$$

При использовании метода ступенчатых скрещиваний особенно важно, чтобы родительская форма, с которой на последней ступени проводится скрещивание, была представлена сортом, обладающим как можно большим количеством положительных признаков, поскольку только он передает гибриду 50% своего наследственного материала, в то время как доля всех остальных форм, участвующих в скрещивании, составляет 50%.

Широкое применение в селекции, особенно на устойчивость к болезням, получили возвратные (от английского слова «backcross» ВС) скрещивания. Генетическую сущность этих скрещиваний, по мнению И.В.Яшовского (1975), отражает термин «насыщающие скрещивания» (НС).

Проблема сочетания необходимых генов в одном сорте на основе простых скрещиваний эффективней разрешается с помощью насыщающих скрещиваний (табл. 12).

Генетический контроль формообразовательного процесса при гибридизации на современном уровне развития селекции наиболее полно осуществляется при использовании насыщающих скрещиваний. Этот тип скрещиваний нашел наибольшее распространение при создании болезнеустойчивых сортов.

Насыщающие скрещивания позволяют сочетать все желаемые признаки и свойства улучшаемого сорта (рекуррентного) с одним или несколькими желаемыми признаками донора. Они используются для создания аналогов различных сортов и самоопыленных линий.

Таблица 12.  
Схема различных видов насыщающих скрещиваний

Год скрещивания	Вид насыщающего скрещивания		
	Беспрерывные	Прерывающиеся	Неполные
1-й год	A x B	A x B	A x B
2-й год	F <sub>1</sub> BC <sub>1</sub> x B	Посев гибридных семян	F <sub>1</sub> BC <sub>1</sub> x B
3-й год	F <sub>1</sub> BC <sub>2</sub> x B	Отбор элит	Посев гибридных семян
4-й год	F <sub>1</sub> BC <sub>3</sub> x B	Испытание линий	Отбор линий. Пересев популяций
5-й год	F <sub>1</sub> BC <sub>4</sub> x B	Беккросс	Отбор линий. Пересев популяций
6-й год	F <sub>1</sub> BC <sub>5</sub> x B	Посев гибридных семян	Отбор линий. Пересев популяций
7-й год	Посев гибридных семян	Отбор элит	Испытание линий. Отбор элит
8-й год	Отбор элит	Испытание линий	Сравнительное испытание линий.
9-й год	Испытание линий	Беккросс	Сравнительное испытание линий
10-й год	Сравнительное испытание линий	Посев гибридных семян	Сравнительное испытание линий

Они позволяют резко сократить объем скрещиваний при сохранении высокой результативности селекции. Чем же привлекают селекционера насыщающие скрещивания? Во-первых, резким возрастанием количества рекомбинантов с необходимым сочетанием наследственных факторов, которое даже при однократном насыщающем скрещивании возрастает в квадрате по сравнению с простыми скрещиваниями. Во-вторых, меньшим объемом скрещиваний. Объем скрещиваний или число растений в  $F_1$   $BC_1$ , необходимое для появления в нем с определенной вероятностью особей, обладающих нужным сочетанием генов, определяют при помощи таблицы 13, разработанной Мазером.

Таблица 13

Необходимая численность популяции от насыщающих скрещиваний

Уровень вероятности	При доле растений, обладающих желаемой комбинацией генов						
	1/2	1/3	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64
0,95	5	8	11	23	47	95	191
0,99	7	12	16	35	72	146	236

Так, если сорту Д (с генотипом Rst) планируется от донора С передать три не сцепленных признака, контролируемых генами r, s и T, то какой должна быть численность популяции  $F_1$  от скрещивания  $F_1$  (Д x С) x Д, чтобы при определенном уровне вероятности, хотя бы одно растение ее сочетало в себе желаемые гены в гетерозиготном сочетании? В этом случае надежная доля растений с генотипом RrSsTt равна 1/8 ( $1/2 \times 1/2 \times 1/2$ ). По таблице 13 (графа 1/8) находим, что популяция BC должна состоять не менее чем из 23 растений (лучше, естественно, из 35).

Количество насыщающих скрещиваний зависит от сходства скрещиваемых форм и от поставленных целей селекции. Для создания аналогов сортов или линий используют многократные (5–8-кратные) внутривидовые скрещивания. При сочетании трансгрессивной и комбинационной селекции применяют чаще 2–3-кратные насыщающие скрещивания.

Анализирующие скрещивания – частный случай насыщающих скрещиваний, при котором потомство  $F_1$  простого гибрида скрещивается с рецессивной гомозиготной формой по анализирующему признаку. Так, при скрещивании  $AA \times aa$  мы получим однотипное по фенотипу потомство ( $Aa$ ), при  $Aa \times aa$   $1/2$  потомства будет иметь  $Aa$  и  $1/2$  -  $aa$ . Таким образом, этот тип насыщающих скрещиваний используется для выявления генотипа анализируемых форм.

Возвратные скрещивания, при которых гибрид повторно скрещивают с одной из родительских форм, применяют:

1). для преодоления бесплодия гибридов первого поколения при отдаленной гибридизации

$$(A \times B) \times B$$

2). для усиления в гибридном потомстве желаемых свойств одного из родителей (насыщающие). Предложены Сапегиним для ремонта сортов.

$$(A \times B)-F_1$$

$$(A \times B) \times A - BC_1$$

$$(A^2 \times B) \times A - BC_2$$

$$(A^3 \times B) \times A - BC_3$$

$$(A^4 \times B) \times A - BC_4, \quad \text{где } A - \text{рекуррентный родитель}$$

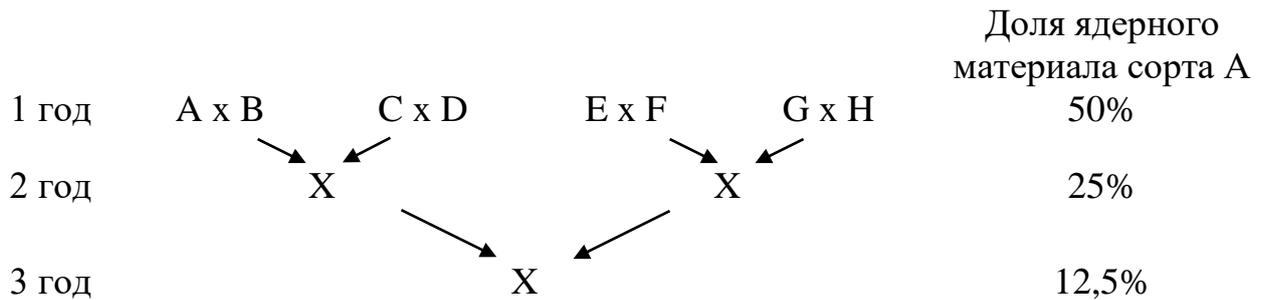
Не меньшее разнообразие мы встречаем и среди самих сложных скрещиваний. Они особенно перспективны при селекции в регионах с высокой лабильностью элементов погоды (тепло, осадки), к каковым относятся Западная и Восточная Сибирь, Урал и центральное Поволжье с их резко континентальным климатом. Схематично ниже приводятся схемы различных типов сложных скрещиваний.

Поскольку при использовании этих скрещиваний в гибридизацию вовлекается большое количество исходных форм, по нашему мнению, вероятность возникновения трансгрессивных рекомбинантов, т.е. форм, которые по продуктивности и другим ценным признакам превосходят родителей, возрастает.

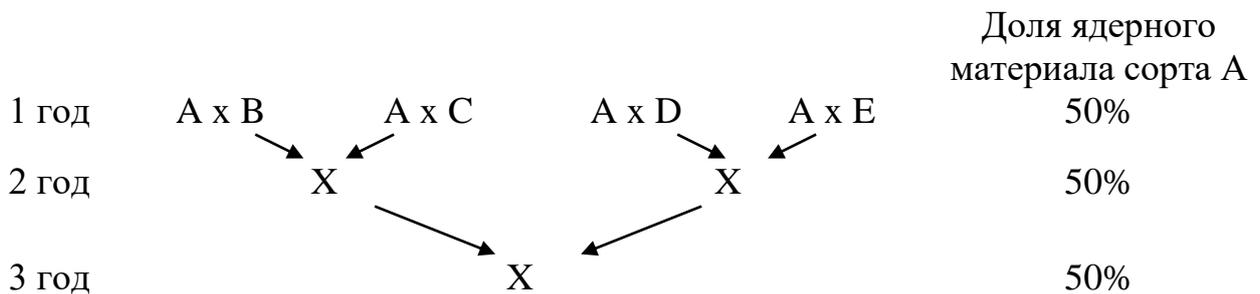
Трансгрессивное расщепление наблюдается в тех случаях, когда родительские формы, используемые при скрещивании, не обладают крайней степе-

ную выражения какого-либо признака, т.е. когда оба родителя несут доминантные и рецессивные аллели в разных локусах. Например, в случае  $P_1 AABVcc \times P_2 aavvCC$  в  $F_1$  мы будем иметь  $AaVvCc$ , а в популяции  $F_2$  – от  $aavvcc$  до  $AABVCC$ . Трансгрессия – явление довольно редкое. Она может быть положительной и отрицательной.

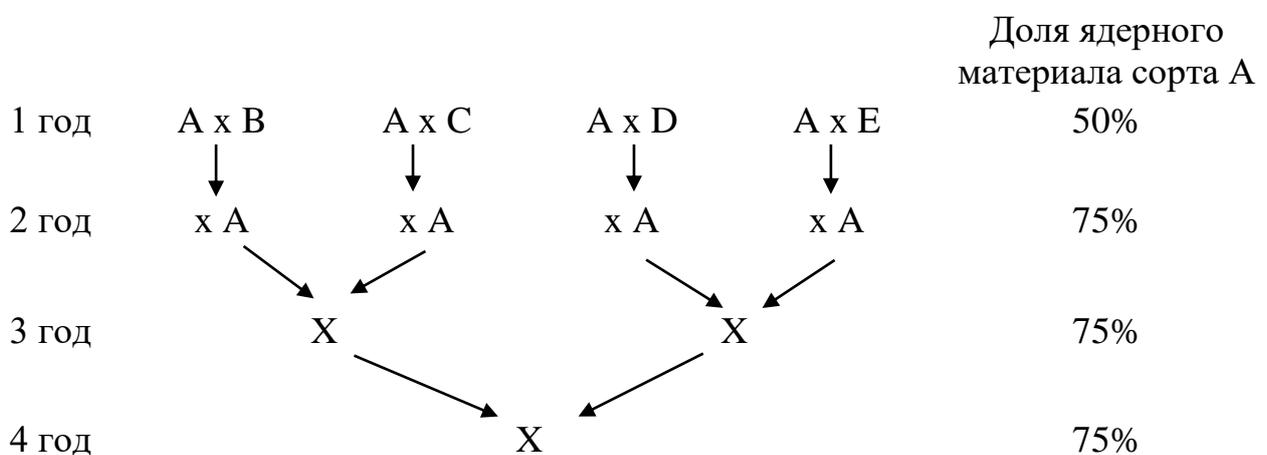
Сложные скрещивания по принципу максимальной рекомбинации



Сложные скрещивания по принципу трансгрессивных рекомбинаций



Сложные скрещивания с трансгрессивными рекомбинациями и неполными беккроссами



### 5.3. Основные методы селекции растений

Ниже приведем краткую информацию о наиболее эффективных методах селекции растений. Эти методы основаны на создании оптимального уровня ploидности, гетерозиготности и гетерогенности, увеличивающие спектр генетической изменчивости.

#### 5.3.1. Полиплоидия

О высоких возможностях полиплоидов говорит широкое распространение их в растительном мире. Около 50% всех цитологически изученных видов покрытосеменных оказались полиплоидными. По образному выражению П.М. Жуковского (1964), человечество питается в основном продуктами растительной полиплоидии, настолько широко распространение полиплоидов среди возделываемых культурных растений. Отмечено также возрастание доли полиплоидов в северных широтах.

Сам факт наличия у многих растений полиплоидных рядов свидетельствует о том, что полиплоидизация является одним из направлений эволюционного процесса и, следовательно, может носить адаптивный характер после длительного, естественного отбора. Для каждой культуры характерен свой оптимальный уровень ploидности: пшеница (гексаплоидный), картофель и хлопчатник (тетраплоидный), земляника (октаплоидный), что определяется, по мнению П.М. Жуковского (1964), искусственным и естественным отбором.

В настоящее время применяют много различных методов получения полиплоидных растений. Большинство из них основано на применении колхицина. Колхицин – желтовато-белый порошок, относится к группе алкалоидов. Получают его из растения безвременника осеннего, относящегося к семейству лилейных. Слабые растворы колхицина нарушают процесс расхождения хромосом к полюсам, в результате чего образуется ядро с двойным хромосомным набором.

Возможности полиплоидии, как метода селекции, могут быть значительно повышены в сочетании с методами отдаленной гибридизации, а также гетерозиса. Наиболее ярким примером может служить получение триплоидных гетерозисных гибридов сахарной свеклы, арбуза, тритикале.

Серьезным недостатком при получении искусственных полиплоидов является пониженная их фертильность, связанная с нарушениями в мейозе и образованием анеуплоидов, поэтому «сырые» полиплоиды подвергаются длительному отбору. Повысить эффективность получения хозяйственно ценных полиплоидов можно путем правильного выбора исходного материала, прошедшего предварительный отбор, перевод на полиплоидный уровень разнообразных генотипов, преимущественного использования растения с небольшим числом хромосом, а также растений, продуктивной частью которых являются вегетативные органы (корнеплоды, листья и др.). В полной мере к адаптивным методам селекции можно отнести и гаплоидию, которая позволяет не только ускорить селекционный процесс, но и с помощью метода культуры пыльцы сохранить редкие мутации и рекомбинации, быстро достигнуть гомозиготного состояния.

### **5.3.2. Отдаленная гибридизация**

Приоритет в изучении теоретической основы отдаленной гибридизации принадлежит отечественным ученым (Вавилов, 1960; Карпеченко, 1971). Г.Д. Карпеченко выполнены классические работы по изучению капустно-редечных гибридов, сформулированы теоретические положения о конгруэнтных (соответственных) и инконгруэнтных (несоответственных) скрещиваниях.

В настоящее время предлагается разделять скрещивания на близкие и отдаленные по степени соответствия генетических структур скрещивающихся форм, непосредственно определяющих их жизнеспособность, гаметогенез, фертильность и характер расщепления гибридов. Конгруэнтными считаются скрещивания между родителями, хромосомы которых могут нормально конъюгиро-

вать и комбинироваться у гибридов без значительного понижения жизнеспособности и фертильности (близкие виды, разновидности и роды). Инконгруэнтные скрещивания характеризуются несоответствием хромосомных наборов родителей, низкой фертильностью гибридов.

Межвидовая гибридизация является методом создания новых пород животных. Сюда относятся опыты по гибридизации архара с мериносами, а также скрещивание яка и крупного рогатого скота, одногорбого и двугорбого верблюда, осла и лошади, дикого козла с домашними козами. При этом все породы собак от крошечного карликового пинчера до громадного дога относятся к одному виду, в то время как обладающие значительным внешним сходством лошадь и осел классифицируются как разные виды. Хотя последние могут скрещиваться между собой (ослица x жеребец= лошак, кобыла x осел= мул), но потомство бывает плодовитым лишь в редчайших случаях, да и то только особи женского пола. Это бывает так редко, что в древние времена рождение жеребенка мулом или лошаком считалось дурным предзнаменованием.

Напротив, представители различных растительных видов не только во многих случаях скрещиваются между собой сравнительно легко, но часто их гибриды более или менее фертильны, а в отдельных случаях могут и нормально размножаться.

Успех отдаленной гибридизации оценивается в первую очередь по скрещиваемости. Скрещиваемость учитывают по количеству гибридных семян, точнее по проценту образовавшихся семян от числа проведенных опылений. Завязывание семян варьирует от 0 до 50-60%, но иногда приближается к 100%, хотя, как правило, завязываемость ниже, чем при внутривидовой гибридизации. Реакция несовместимости при скрещивании отдаленных форм обнаруживается на всех этапах гибридизации: при прорастании пыльцевого зерна, оплодотворении, при развитии зиготы, эндосперма, эмбриона. Несовместимость возможна уже при контакте пыльцевого зерна с поверхностью рыльца. В определенных комбинациях скрещивания большая часть пыльцевых зерен не прорастает на рыльце растений других видов. Описаны случаи, когда нарушение поверхности

рыльца или удаление его поверхностного слоя приводит к прорастанию пыльцы.

Прорастающая пыльца и растущие пыльцевые трубки находятся во взаимодействии с тканями пестика. Их взаимосвязь выражается в морфологических и физиолого-биохимических изменениях, происходящих в процессе прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. При внутривидовых скрещиваниях в момент контакта пыльцевых зерен с рыльцем осуществляется их взаимная активация; при этом ферменты легко диффундируют из пыльцы и вызывают ее прорастание.

Существуют различные способы преодоления изоляционных барьеров при отдаленной гибридизации: предварительная прививка, опыление смесью пыльцы, полиплоидия, метод последовательных насыщающих скрещиваний, культура зародышей и другие. Именно с помощью отдаленной гибридизации Л. Бербанком и И.В. Мичуриным достигнуты выдающиеся результаты при выведении сортов плодовых культур, Г.В. Пустовойтом получены сорта подсолнечника с устойчивостью к комплексу заболеваний, С.М. Букасовым и А.Я. Каме-разом – фитофтороустойчивые сорта картофеля, Н.В. Цициным – пшенично-пырейные гибриды. Крупнейшим достижением генетики и селекции последних десятилетий является создание новой зерновой культуры – тритикале – межродового гибрида пшеницы и ржи.

### 5.3.3. Гетерозис

Гетерозис – явление более мощного развития по сравнению с родительскими формами (сортами, линиями) и стандартным сортом: растения дают больший урожай зеленой массы, плодов и семян, более скороспелы и высоко-рослы, чем стандартный сорт.

Наиболее резко гетерозис выражен у гибридов первого поколения. Во втором и последующих поколениях продуктивность гибридных растений, как правило, снижается. При этом следует иметь в виду, что не при любом скрещи-

вании гибриды имеют более высокую мощность, чем родительские формы. Процесс подбора и оценки сортов и инбредных линий, дающих при скрещивании высокопродуктивное потомство, получил название селекции на комбинационную способность.

Гетерозисная селекция является одним из наиболее перспективных направлений селекции, широко применяемых у различных культур.

Выделяются ее следующие основные этапы:

1. Выбор исходного материала;
2. Создание инбредных линий;
3. Оценка комбинационной способности линий;
4. Производство гетерозисных гибридов.

Более короткая длительность цикла гетерозисной селекции, а также необходимость оценки комбинационной способности линий создают хорошие предпосылки для использования экологических подходов в селекционном процессе.

К их числу относятся:

1. Оценка общей и специфической адаптивной способности исходного материала при его испытании в различных условиях среды. Выбор генетически разнородных родительских форм.
2. Создание инбредных линий, обладающих комплексной устойчивостью к болезням, вредителям и абиотическим факторам среды. Повышение продуктивности и устойчивости инбредных линий и гибридов на их основе в результате периодического отбора.
3. Оценка адаптивной способности и экологической стабильности гибридов при испытании комбинационной способности линий.

Принципиальным является вопрос, всегда ли гетерозисное состояние гибридного организма обеспечивает большие приспособительные возможности в сравнении с исходными родительскими формами.

Выделяется две формы проявления гетерозиса:

1. эугетерозис (настоящий гетерозис), проявляющийся в высокой жизнеспособности особей,

2. мощь, выражающаяся в ненормальной величине роста, которая может быть использована только человеком у культурных растений и не представляет ценности в природных условиях.

Густафссон выделил три основных типа гетерозиса:

1. соматический (более мощное развитие вегетативных частей организма),
2. репродуктивный (более мощное развитие репродуктивных органов) и
3. адаптивный (повышенная жизнеспособность организма).

Исходя из современных генетических и физиологических концепций гетерозиса, повышенные адаптивные возможности гибридного организма могут быть объяснены лучшей генетической сбалансированностью генома, что проявляется на всех уровнях организации: молекулярном, биохимическом, физиологическом, клеточном, организменном. Генетический баланс организма на биохимическом уровне проявляется в комплементации ферментов и устранении узкого звена в ферментативных процессах: на физиологическом – в комплементации физиологических систем, на клеточном – в повышении митотической активности и на организменном – в ускорении ростовых процессов. В результате активизируются все физиологические системы (фотосинтез, дыхание, ростовые функции), что может быть одной из причин лучшей приспособленности гибридов к более широкому диапазону внешних условий.

Явление гетерозиса используют в производстве как средство повышения урожайности у ряда сельскохозяйственных культур. Особенно широкое распространение получили гибриды кукурузы, а также сахарной свеклы, томатов, лука, табака, мака и других культур.

#### **5.3.4. Гаметная и зиготная селекция**

Традиционным для селекционеров является отбор на уровне спорофита. Между тем в жизненном цикле однолетних растений из 12 этапов органогенеза 7 относятся к репродуктивным фазам развития: формирование цветков, микро и макроспорогенез, гаметогенез, прорастание и рост пыльцевых трубок, зигота и

эмбриогенез. Именно на этих этапах жизненного цикла растения происходит интенсивная элиминация нетрадиционных рекомбинантных генотипов, носящая характер стабилизирующего отбора. До стадии взрослого растения доходит только очень малая часть генотипов. Этот процесс в большинстве случаев не контролируется селекционером и протекает в зависимости от условий культивирования генотипов  $F_1$ . В связи с этим большой интерес представляет новое направление селекционной работы, предполагающее отбор на уровне гамет и зигот.

Гаметная селекция имеет ряд преимуществ перед традиционными методами:

1. Селекционер оперирует с пылью или женским гаметофитом, причем в первом случае число генотипов, подвергаемых отбору, исчисляется миллионами.
2. Микроскопический размер гаметофита позволяет выполнять отбор в лабораторных условиях, используя для этого регулируемые условия среды (фитотрон, теплица), анализировать небольшое число растений.
3. Гаплоидный генотип гаметофита дает возможность обнаружить редкие рецессивные аллели, выявить сбалансированность генома.
4. Гаплоиды более уязвимы для действия факторов среды, что позволяет вести отбор на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам.

Методы, направленные на расширение спектра генетической изменчивости, могут быть использованы при получении трудно скрещивающихся гибридов (межвидовых, межродовых), после прохождения мейоза у гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и в последующих поколениях, а также при внутривидовой гибридизации для сочетания потенциальной продуктивности и экологической устойчивости.

Второе направление гаметной и зиготной селекции предполагает создание на одной из репродуктивных фаз развития селективного фона (повышенная или пониженная температура, инфекционный фон и т.д.) и отбор устойчивых генотипов. В этом случае отбор носит движущий характер, отсекая группу неустойчивых генотипов в популяции. Успех селекции при этом возможен, если

есть корреляция между проявлением устойчивости на уровне гаметофита и спорофита.

Гаметная и зиготная селекция имеет большие перспективы как метод адаптивной селекции в связи с её относительной простотой и возможностью оперировать с большим числом генотипов. Однако в каждом конкретном случае необходимо подтверждение связи между устойчивостью гаметофита и спорофита растений.

Таким образом, в современной селекции применяются как традиционные (гибридизация, отбор, полиплоидия), так и современные методы (гетерозис, гаметная и зиготная селекция, генетическая инженерия и др.).

### ***Задания по теме 5.***

***Задание 1.*** Проведите скрещивание между двумя видами яровой пшеницы – мягкой и твердой в прямой и обратной комбинации. Запишите в дневнике схему, технику и результаты проведенного скрещивания.

***Задание 2.*** Определите основные признаки тритикале в сравнении с растениями пшеницы и ржи, особое внимание следует обратить на озерненность колоса. Опишите несколько форм тритикале, а также достоинства и недостатки метода отдаленной гибридизации. Для этого используйте дополнительную литературу, приведенную в данном пособии. Какие новые формы растений получены этим методом и выращиваются в нашей зоне?

***Задание 3.*** На примере родов капустные Brassica и пшеница Triticum проведите геномный анализ с описанием числа хромосом и геномных формул, входящих в их состав биологических видов. Подумайте, как можно использовать эти виды в практике селекции. По каким культурам наиболее широко используются автополиплоидные сорта?

***Задание 4.*** Какие методы подбора пар для гибридизации используются в селекционной работе с озимой рожью, пшеницей, ячменем, горохом, гречихой,

просом, многолетними травами и плодовыми культурами. В ходе экскурсии сделайте соответствующие записи в дневнике.

**Задание 5.** Какие типы скрещиваний используются в селекции и генетическом анализе? Приведите наиболее распространенные схемы гибридизации, используемые при работе со злаковыми культурами. Желательно дать подробное описание родословной одного из известных сортов.

### **Тема 6. Достижения селекции растений в Российской Федерации и Республике Татарстан**

Успех в селекционной работе определяется созданием новых урожайных, высокоценных и устойчивых к комплексу неблагоприятных факторов сортов сельскохозяйственных культур.

Государственное научное учреждение «Татарский НИИСХ» является единственным в республике учреждением в области селекции зерновых, зернобобовых, крупяных и плодовых культур, многолетних трав и картофеля. За годы работы селекционного центра создано свыше 70 сортов сельскохозяйственных культур, которые возделываются в 35 областях Российской Федерации, а также на Украине, в Казахстане и Молдове. Селекционеры располагают разнообразным и качественно новым селекционным генофондом, который насчитывает свыше 70 тыс. селекционных номеров по всем селективируемым культурам.

Таблица 14

Реестр сортов, допущенных к использованию в Республике Татарстан  
на 2006 г.

Культура, сорт	Год включения в реестр	Оригинатор	Примечание
<b>РОЖЬ ОЗИМАЯ – 7 сортов</b>			
Безенчукская 87	1993	Самарский НИИСХ	
Татарская 1	1994	Татарский НИИСХ	
Саратовская 6	1994	НИИСХ Юго-Востока	
Эстафета Татарстана	1998	Татарский НИИСХ	
Радонь	2001	Татарский НИИСХ	

Антарес	2001	Самарский НИИСХ	
Огонек	2003	Татарский НИИСХ	
Татьяна	2005	НИИСХ ЦРНЗ	
<b>ПШЕНИЦА МЯГКАЯ ОЗИМАЯ – 5 сортов</b>			
Безенчукская 380	1997	Самарский НИИСХ	сильная
Казанская 285	1999	Татарский НИИСХ	ценная
Казанская 560	2000	Татарский НИИСХ	ценная
Волжская 100	2005	Ульяновская ГСХА	
Московская 39	2005	НИИСХ ЦРНЗ	сильная
<b>ПШЕНИЦА МЯГКАЯ ЯРОВАЯ – 12 сортов</b>			
Люба	1988	НИИСХ ЦРНЗ	сильная
Приокская	1993	НИИСХ ЦРНЗ	ценная
Прохоровка	1997	Ершовская опыт.станция	ценная
Керба	1998	Татарский НИИСХ	ценная
Амир	2001	НИИСХ ЦРНЗ, Татарский НИИСХ	
Памяти Азиева	2001	СибНИИСХ	сильная
Омская 33	2002	СибНИИСХ	ценная
Тулайковская 10	2003	Самарский НИИСХ	сильная
Дебют	2003	част.селекционер Э.Ф.Ионов	
МИС	2003	НИИСХ ЦРНЗ, Владимирский НИИСХ	
Казанская юбилейная	2004	Татарский НИИСХ, СибНИИСХ	сильная
Эстер	2004	НИИСХ ЦРНЗ	ценная
<b>ПШЕНИЦА ТВЕРДАЯ ЯРОВАЯ</b>			
Безенчукская 182	1993	Самарский НИИСХ	
<b>ЯЧМЕНЬ ЯРОВОЙ – 5 сортов</b>			
Московский 2	1984	НИССХ ЦРНЗ	пивоваренный
Эльф	1997	НИССХ ЦРНЗ	пивоваренный
Рахат	1998	НИИСХ ЦРНЗ, Татарский НИИСХ	пивоваренный
Раушан	1998	НИИСХ ЦРНЗ, Татарский НИИСХ	пивоваренный
Нур	2002	НИИСХ ЦРНЗ	пивоваренный
<b>ОВЕС – 4 сорта</b>			
Друг	1985	НИССХ ЦРНЗ	ценный
Скакун	1988	НИССХ ЦРНЗ	
ЛОС 3	1991	Льговская опыт.станция	ценный
Аллюр	1997	Ульяновский НИИСХ	ценный

ЗЕРНОБОБОВЫЕ			
ГОРОХ ПОСЕВНОЙ – 5 сортов			
Труженик	1984	Луганское НПО «Элита»	ценный
Казанец	1996	Татарский НИИСХ	
Тан	2001	Татарский НИИСХ	
Венец	2005	Татарский НИИСХ	
Флагман 10	2005	Самарский НИИСХ	ценный
КРУПЯНЫЕ			
ГРЕЧИХА – 5 сортов			
Каракитянка	1991	Татарский НИИСХ	ценный
Кама	1993	Татарский НИИСХ	ценный
Саулык	1997	Татарский НИИСХ	ценный
Черемшанка	2001	Татарский НИИСХ	ценный
Чатыр Тау	2004	Татарский НИИСХ	ценный
ПРОСО ПОСЕВНОЕ - 4 сорта			
Камское	1973	Татарский НИИСХ	
Казанское кормовое	1991	Татарский НИИСХ	на корм
Татарское красное	1993	Татарский НИИСХ	
Лучистое	2003	Татарский НИИСХ	

Для знакомства с современными достижениями селекционеров РФ и РТ ниже приведена краткая характеристика новых сортов, допущенных к использованию.

### Яровая пшеница

**Тулайковская 10.** Сорт создан в Самарском НИИСХ им. Тулайкова. Разновидность лютеценс. Масса 1000 зерен 30-36 г. Среднеспелый, среднерослый (95-110), устойчивость к полеганию выше средней, засухоустойчив. Полный иммунитет к бурой ржавчине и мучнистой росе. Хлебопекарные качества соответствуют требованиям, предъявляемым к сильным пшеницам. В условиях Татарстана имеет содержание белка 16,5%, сырой клейковины 34,9%.

**Дебют** – Оригинатор частный селекционер Ионов Эрнест Филиппович. Разновидность лютеценс. Создан с участием озимой пшеницы Мироновская 808. Масса 1000 зерен - 35-36 г. Среднеспелый (81-85 дней), среднеустойчив к полеганию и засухе, умеренно восприимчив к пыльной головне, бурой ржавчине и мучнистой росе. Хлебопекарные качества на уровне филера (слабой пшеницы).

**МИС (Москва и Суздаль).** Сорт создан совместно НИИСХ ЦРНЗ и Владимирским НИИСХ. Разновидность лютесценс. Масса 1000 зерен - 28-36 г. Средне-спелый, устойчив к полеганию и средnezасухоустойчив. Пшеница – филер. Восприимчив к бурой ржавчине, пыльной и твердой головне, септориозу.

**Омская 32.** Сорт создан в Сибирском НИИСХ. Разновидность лютесценс, среднеранний. Устойчивость к засухе в первой половине вегетации выше, чем во второй. Практически устойчива к пыльной головне. Устойчивость к полеганию высокая. Сорт обладает высокой потенциальной урожайностью. По совокупности показателей качества зерна сорт включен в список ценных пшениц.

**Омская 33.** Сорт создан в Сибирском НИИСХ. Разновидность лютесценс. Средне-спелый. Практически устойчив к пыльной головне, незначительно поражается мучнистой росой и твердой головней. Уровень поражения бурой ржавчиной слабый. Устойчивость к полеганию относительно высокая. Показатели качества сорта: содержание сырой клейковины – 34,6%, белка – 17%.

**Памяти Азиева.** Сорт создан в Сибирском НИИСХ. Разновидность лютесценс. Сорт среднеранний. Устойчивость к весенне-летней засухе высокая. Устойчив к поражению мучнистой росой и пыльной головней. Устойчивость к полеганию средняя. Хлебопекарные качества высокие, включен в список сортов сильной пшеницы.

**Амир.** Сорт создан совместно в НИИСХ ЦРНЗ и в Татарском НИИСХ. Разновидность лютесценс. Средне-спелый, вегетационный период 105-113 дней. Устойчивость к полеганию высокая – 5 баллов. Зерно крупное, масса 1000 зерен 36,2-42,2 г. Хлебопекарные качества хорошие.

### **Озимая пшеница**

**Казанская 285.** Сорт создан в Татарском НИИСХ методом индивидуально-семейственного отбора из гибрида, полученного от скрещивания сорта Nadmesleber 15080 (Германия) при свободном ветроопылении. Разновидность эритро-спермум. Сорт средне-спелый, вегетационный период 314-330 дней. Зимостойкость высокая. Засухоустойчивость высокая. Потенциальная урожайность 7,0-

7,5 т/га. Устойчивость к полеганию высокая. Бурой листовой ржавчиной и мучнистой росой поражается слабо. Устойчив к твердой головне. Масса 1000 зерен 35 г, натура - 800 г/л, выравненность 89,6%, стекловидность 92%.

**Казанская 560.** Сорт создан в Татарском НИИСХ путем отбора по спектру глиаина из сорта Мешинская. Разновидность - эритроспермум. Сорт среднеспелый. Отличается высоким уровнем морозо-зимостойкости. Сорт обладает высокой устойчивостью к засухе. Потенциальная урожайность 6,0 т/га. Слабовосприимчив к мучнистой росе и бурой листовой ржавчине. Масса 1000 зерен 38-42 г, содержание сырой клейковины – 32,0%, содержание сырого протеина в зерне – 14%, общая хлебопекарная оценка - 4,5.

**Безенчукская 380.** Сорт создан в Самарском НИИСХ методом индивидуального отбора из гибридной линии F<sub>5</sub> Лютесценс 246 (Мироновская 808 ×Северокубанка) ×Мироновская 808. Разновидность лютесценс. Сорт среднеспелый, вегетационный период 314-336 дней. Средняя урожайность 4,3 т/га. Устойчив к мучнистой росе. Восприимчив к бурой и стеблевой ржавчине, септориозу, снежной плесени, твердой головне. Масса 1000 зерен 37-46 г. Хлебопекарные качества хорошие. Сильная пшеница.

### Озимая рожь

**Татарская 1.** Сорт выведен в Татарском НИИСХ методом создания сложной гибридной популяции на основе 37 лучших короткостебельных аналогов сортов отечественной и зарубежной селекции. Отличается высокой адаптивностью, зимостойкостью, стабильной урожайностью, меньшей требовательностью к условиям возделывания. Диплоидная форма. Масса 1000 зерен - 27-37 г. Среднеспелый. Вегетационный период 316-340 дней. Высота растений 101-115 см. Устойчивость к полеганию высокая. Зимостойкость выше средней. Средневосприимчив к мучнистой росе, бурой, стеблевой ржавчинам, снежной плесени. Хлебопекарные качества хорошие.

**Эстафета Татарстана.** Сорт создан в Татарском НИИСХ методом индивидуально-семейственного отбора из сложной гибридной популяции на основе 14

короткостебельных доноров устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе. Сорт характеризуется высоким потенциалом продуктивности, устойчивостью к группе грибных болезней (мучнистая роса, бурая и стеблевая ржавчины), крупнозерностью и хорошими хлебопекарными качествами. Сорт диплоидный, среднепоздний, вегетационный период 321-340 дней. Потенциал урожайности 8 т/га. Высота растений 110-125 см, стебель прочный. Зерно крупное, масса 1000 зерен 32-38 г, содержание белка в зерне 12-14 %, хлебопекарные качества хорошие.

**Радонь.** Сорт создан в Татарском НИИСХ методом направленного переопыления гибридов с участием сортов Новозыбковская 150, Саратовская 5, Радзима с лучшими сортообразцами местной селекции и периодическим индивидуально-семейственным отбором из сложной гибридной популяции. Среднеспелый, вегетационный период 319-340 дней. Высота растений 105-120 см, стебель прочный. Устойчивость к полеганию высокая. Зимостойкость высокая, хлебопекарные качества отличные. Сорт обладает полевой устойчивостью к мучнистой росе и к бурой ржавчине. Зерно крупное, масса 1000 зерен - 32-38 г. Сорт Радонь характеризуется хорошей зимостойкостью, крупным выровненным зерном, хорошими хлебопекарными достоинствами, имеет преимущества перед стандартом по содержанию протеина и числу падения.

**Огонек.** Сорт создан в Татарском НИИСХ. Среднеспелый, вегетационный период 316-340 дней. Высота растений 98-109 см, стебель прочный. Тип короткостебельности – рецессивно-полигенный. Устойчивость к полеганию высокая. Зимостойкость выше средней, хлебопекарные качества хорошие. Отличается высокой засухоустойчивостью. Кроме того, его отличают высокие физические и технологические качества зерна (масса 1000 зерен, натура, выравненность, выход хлеба), хорошие кормовые достоинства и высокая общая биологическая ценность зерна.

**Безенчукская 87.** Сорт выведен в Самарском НИИСХ им. Н.М.Тулайкова и ВНИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова методом направленного переопыления сложного гибрида с лучшими коллекционными образцами и многократным

отбором на интенсивном фоне. Диплоидная форма. Сорт среднепоздний, вегетационный период 285-339 дней, созревает одновременно со стандартом. Зимостойкость повышенная. Более устойчива к полеганию. Средняя высота растений 108-110 см. Засухоустойчивость хорошая. Зерно выше средней крупности, масса 1000 зерен 25,8 - 39,1 г. Среднеустойчив к мучнистой росе, восприимчив к снежной плесени и бурой ржавчине.

**Саратовская 6.** Сорт выведен в НИИСХ Юго-Востока методом непрерывного индивидуального отбора из гибридной популяции от переопыления высокопродуктивных низкорослых форм, отобранных в селекционных питомниках сортов Низкорослая 3, Саратовская 5, Саратовская 4 (метод сложных гибридных популяций). Диплоидная форма. Зерно крупное, масса 1000 зерен 32-50 г. Средне-спелый, вегетационный период 311-333 дня. Зимостойкость средняя. Засухоустойчивость высокая. Высота растений 98-129 см, высоко устойчив к полеганию. Хлебопекарные качества хорошие. Среднеустойчив к мучнистой росе, сильно восприимчив к бурой и стеблевой ржавчине, снежной плесени.

### **Яровой ячмень**

**Раушан.** Сорт получен индивидуальным отбором из гибридной популяции (Grand Prix x Московский 3). Разновидность нутанс. Зерно средnekрупное (масса 1000 зерен 47-49 г). Сорт защищен от поражения пыльной головней геном Run 15. Средневосприимчив к листовым заболеваниям. Сорт включен в список пивоваренных и ценных по качеству ячменей.

**Рахат.** Сорт создан с использованием методов биотехнологии: удвоенная гаплоидная линия от скрещивания (Визит x ДГ 1 Н6/F<sub>1</sub> x *Hordeum bulbogum*). Разновидность нутанс. Зерно крупное, овальное (масса 1000 зерен 49-57 г). Сорт генетически защищен от поражения головней геном Run8. Сорт включен в список пивоваренных и ценных по качеству ячменей.

**Нур.** Сорт создан в результате скрещивания (Верас x Московский 3/125). Разновидность нутанс. Сорт защищен от поражения пыльной головней геном Run15, средневосприимчив к сетчатой пятнистости.

**Эльф.** Сорт выведен в НИИСХ ЦРНЗ и Рязанском НИПТИ путем гибридизации Роланд х линия 1325. Разновидность нутанс. Масса 1000 зерен 40-54 г. Средне-спелый. Vegetационный период 73-95 дней. Устойчивость к полеганию высокая. Засухоустойчивость средняя. Сорт обладает геном устойчивости к пыльной головне Rnp 8. Слабо восприимчив к мучнистой росе, стеблевой ржавчине, гельминтоспориозным пятнистостям всех трех видов. Сорт включен в список пивоваренных и ценных по качеству.

### Овес

**Скакун.** Выведен коллективами авторов НПО «Подмосковье» и Ульяновской государственной областной сельскохозяйственной станции. Разновидность мутика. Сорт среднеспелый, крупнозерный. Масса 1000 зерен 30,3-40,4 г.

**ЛОС-3.** Выведен на Льговской опытно-селекционной станции индивидуальным отбором из гибридной популяции Л-10<sup>-2</sup> х д15-6<sup>9</sup>. Разновидность мутика. Высота 118-125 см, Сорт среднеспелый, созревает одновременно с сортом Скакун. Высокоустойчив к полеганию и осыпанию. Среднеустойчив к засухе. Устойчив к поражению корончатой ржавчиной. Слабо поражается твердой головней. Сорт не требователен к предшественникам. Зерно крупное, масса 1000 зерен – 45 г. Пленчатость ниже средней 23-25%. Технологические качества отличные – включен в список наиболее ценных по качеству сортов. Обладает высоким потенциалом урожайности.

**Аллюр.** Выведен в НИИСХ Центральные районы Нечерноземной зоны индивидуальным отбором из четвертого поколения h1051 (22h383 х 37h358). Разновидность мутика. Среднеспелый. Vegetационный период 79-89 дней. Устойчивость к полеганию выше средней. Засухоустойчивость средняя – на уровне сорта Скакун. Сорт сильно восприимчив к головневым заболеваниям, восприимчив к корончатой и стеблевой ржавчинам. Зерно крупное, масса 1000 зерен 33-38 г. Пленчатость 23-28%, натура зерна 437-700 г/л, содержание белка 12-18%. Включен в список ценных по качеству сортов.

## Просо

**Татарское красное.** Сорт создан в Татарском НИИСХ из гибридной комбинации Саратовское 2 x Казанское 430. Разновидность – субсангвинеум. Масса 1000 зерен 8-9 г, натура зерна 750 г, выход крупы 76-80%. Цвет крупы, цвет и вкус каши, яркость пшена оцениваются в 4,0-4,2 балла. Сорт среднеранний, вегетационный период 72-80 дней. Устойчив к полеганию. Обладает повышенной устойчивостью к некротическому меланозу.

**Казанское кормовое.** Сорт создан в Татарском НИИСХ из гибридной комбинации Кормовое 1 x Казанское 506. Разновидность – субфлявум. Зерно мелкое – масса 1000 зерен – 6,2-6,5 г. Окраска зерна кремовая. Сорт среднеспелый, вегетационный период от всходов до укосной спелости 55-60 дней, до созревания зерна 78-80 дней. Обладает повышенной устойчивостью к пыльной головне и бактериальным болезням. Высокие показатели качества зеленой массы. В 1 кг зеленой массы содержится около 3,5% сырого протеина, 1-1,5% сырого жира, 50-60 мг каротина, значительное количество минеральных элементов и витаминов, до 8,5% сахара.

## Горох

**Казанец.** Создан в Татарском НИИСХ многократным индивидуальным отбором из образца 86-3, который создан путем сложной ступенчатой гибридизации с участием сортов Уладовский 10, Неосыпающийся 1 и образца Ус.-16, полученного из ВНИИЗБК. Разновидность экадукум. Окраска семян желто-розовая, Масса 1000 семян 240-270 г. Среднеспелый сорт продолжительностью вегетационного периода 72-78 дней. Высокая устойчивость растений к полеганию и осыпанию семян. Высокая устойчивость растений к полеганию позволяет проводить однофазную уборку. Качество семян соответствует требованиям, предъявляемым к продовольственным сортам.

**Тан.** Сорт создан в Татарском НИИСХ индивидуальным отбором из гибридной комбинации (Аккорд x Неосыпающийся 1) x Б-511-97(Самарский НИИСХ). Разновидность экадукум. Стебель полегающий. Длина растений 75-110 см. Окраска семян светло-розовая, масса 1000 семян 230-260 г. Среднеспелый сорт

продолжительностью вегетационного периода 72-78 дней. По сбору белка с гектара превышает стандартный сорт на 10,7 %. Высокая устойчивость к засушливым условиям в начальной фазе развития растений. Толерантность к злаковым культурам позволяет использовать сорт в смешанных посевах.

### Гречиха

**Каракитянка.** Сорт выведен в Татарском НИИСХ совместно с Марсовской средней школой Дрожжановского района Республики Татарстан в 1988 году повторным индивидуально-семейным отбором из сложногибридной популяции РП-149, сформированной из материалов отбора сорта Троянда. Разновидность *alata*. Сорт среднеспелый, заканчивает вегетацию за 78-80 дней. Засухоустойчивость повышенная. Сорт устойчив к полеганию. Технологические и кулинарные свойства – высокие. Сорт представляет ценность для крупорушильного производства. Благодаря крупноплодности, выравниванию зерна облегчается процесс переработки зерна на крупу при значительном снижении энергозатрат, повышается общий выход крупы. Масса 1000 плодов – 36-40 г, пленчатость – 22-26%, выравнивание – 96-99,7%, выход крупы – 69-73%, крупность ядра – 68-83%. Содержит 18 % белка. Потенциальная продуктивность достигает 3,5 т/га.

**Кама.** Сорт создан в Татарском НИИСХ многократным отбором на провокационных фонах из сложной гибридной популяции, полученной при переопылении сортов Сокуровская и Майская. Разновидность *alata*. Сорт раннеспелый, созревает дружно и заканчивает вегетацию за 68-72 дня. Отличается повышенной холодостойкостью: на ранних фазах развития выдерживает кратковременные заморозки. Максимальная урожайность – 3,8 т/га. Технологические и крупяные качества высокие. Пленчатость – 22-23%, выравнивание зерна – 97-98%. Ценный по качеству зерна.

**Саулык.** Сорт создан Татарским НИИСХ совместно с Всероссийским институтом пчеловодства (г. Рыбное, Рязанской обл.) сочетанием индивидуально-семейного и семейно-группового отборов из сложно-гибридной популяции Кама-100, сформированной переопылением крупноплодных термостойких форм. Разновидность *alata*. Плоды крупные с массой 1000 шт. – 34-35г, Среднеранний,

в обычные годы заканчивает вегетацию за 71-75 дней. Имеет дружное и интенсивное цветение, благодаря которому на его посевах отмечается активная работа медоносных пчел. Сорт отличается повышенной засухоустойчивостью. Устойчив к полеганию. Максимальная урожайность - 4,1 т/га. Крупяные и диетические свойства высокие. Ценный по качеству зерна.

**Черемшанка.** Сорт создан в Татарском НИИСХ сочетанием индивидуального и семейно-группового отбора на высокую и стабильную урожайность и отличное качество зерна из гибридной популяции КЦЧ-1. Разновидность *alata*. Плоды крупные, с массой 1000 шт. – 33-36 г. Сорт среднеспелый, созревает за 82-86 дней. Отличается повышенной засухоустойчивостью. Устойчив к полеганию. Ценный по качеству зерна. Белок крупы отличается повышенным содержанием незаменимых аминокислот.

### *Задания по теме 6*

**Задание 1.** Используя гербарные образцы, живой материал, собранный на полях ТатНИИСХ опишите главные признаки разных сортов гороха (длина стебля, форма листа, размер и форма боба, число зерен в бобе, форма, окраска горошины и др.). Для описания разных сортов необходимо взять по 30-50 растений, результаты анализа запишите по форме 6.

Форма 6

Признаки	Сорт 1	Сорт 2	Сорт 3
Длина стебля, см			
Окраска цветка			
Форма боба			
Длина боба, см			
Число бобов			
Число зерен в бобе			
Форма зерна			
Цвет зерна			
Масса 100 зерен			
Форма листа			

**Задание 2.** Опишите основные признаки разных сортов одной злаковой культуры (пшеницы, ржи, ячменя) согласно признакам, указанным в форме 7. Для этого следует собрать во время экскурсий по 30 растений трех сортов, различающихся по морфологическим признакам.

Форма 7

Признаки	Сорт 1	Сорт 2	Сорт 3
Длина стебля, см			
Наличие остей			
Число колосков в колосе			
Число зерен в колосе			
Число продуктивных стеблей на растении			
Масса 1000 зерен			

**Задание 3.** Во время экскурсий познакомьтесь и опишите разнообразие признаков у различных сортов гороха, яровой и озимой пшеницы, озимой ржи, ячменя, многолетних трав на разных стадиях онтогенеза. Выявите отличительные признаки и зафиксируйте в протоколе. При необходимости используйте гербарные образцы и описания, приведенные в литературных источниках.

**Задание 4.** Подготовьте реферат об основных селектируемых культурах в Республике Татарстан и достижениях селекции последних лет.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	<b>ВВЕДЕНИЕ</b>	4
1.	<b>ИЗМЕНЧИВОСТЬ</b>	6
1.1.	Модификационная изменчивость	6
1.2.	Комбинативная изменчивость (на примере количественного признака)	9
1.3.	Комбинативная изменчивость (на примере качественного признака)	13
1.4.	Статистические характеристики выборки при изучении количественной изменчивости признака	17
1.5.	Статистические характеристики выборки при изучении качественных признаков	28
	<i>Задания по теме 1</i>	33
2	<b>МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ</b>	33
	<i>Задания по теме 2</i>	42
3	<b>ГЕНОТИПИЧЕСКИЙ И ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ</b>	43
	<i>Задания по теме 3</i>	53
4	<b>ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС И ТЕХНИКА СКРЕЩИВАНИЯ</b>	55
4.1.	Особенности полового процесса различных растений	55
4.2.	Строение цветка злаковых культур	59
4.3.	Способы кастрации и опыления растений	60
4.3.1	Кастрация растений	61
4.3.2	Опыление растений	65
	<i>Задания по теме 4</i>	69
5	<b>ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ</b>	75
5.1.	Подбор пар для гибридизации	78
5.2.	Типы скрещиваний, их генетическая и селекционная сущность	81
5.3.	Основные методы селекции растений	87
5.3.1.	Полиплоидия	87
5.3.2.	Отдаленная гибридизация	88
5.3.3.	Гетерозис	89
5.3.4.	Гаметная и зиготная селекция	90
	<i>Задания по теме 5</i>	91
6	<b>ДОСТИЖЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН</b>	92
	<i>Задания по теме 6</i>	99
	Оглавление	101
7	Рабочая программа по курсу	102
8	<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b>	103
8.1	Основная	103
8.2.	Дополнительная	105
9	Приложения	106

## РАБОЧАЯ ПРОГРАММА

по курсу «Генетика с основами селекции»

(полевая практика)

Тема	Количество часов	Краткое содержание работы
Модификационная изменчивость	10	Материал собирается во время экскурсии в лес, в поле. Объекты: земляника, подорожник, рожь, пшеница, различные насекомые. Признаки: длина и ширина среднего листа, число зубчиков листьев земляники, взятых в чаще леса и на открытой поляне; длина колоса, число колосков ржи и пшеницы, взятых с краю поля и в середине. Студенты проводят по 50 измерений и статистическую обработку материала, выявляют биологические и статистические закономерности модификационной изменчивости разных видов растений и животных, живущих в природе и разводимых человеком.
Мутационная изменчивость	12	Материал собирается в ходе экскурсий на опытные поля ТатНИИСХ, зверосовхоза «Бирюли», на колхозных полях и пришкольных участках. Студенты знакомятся с сортовым и породным разнообразием культурных растений (пшеница, рожь, горох, гречиха, ячмень, просо) и животных (норки), проводят наблюдения за количественными и качественными признаками спонтанных и индуцированных мутантов, а также полиплоидов (рожь, тритикале, клевер). Описывают и составляют характеристики генетических коллекций этих растений. Выявляют роль инбридинга и разных форм отбора в создании генетических коллекций.

Поли-морфизм природных популяций	6	Материал собирается во время экскурсий в поле, посещения опытных полей ТатНИИСХ и др. Объекты: белый клевер, лютик едкий, клоп-солдатик, божья коровка, примула (первоцвет), пастушья сумка и т.д. На основе собранного материала студенты выявляют генотипическую гетерогенность природных популяций, по закону Харди-Вайнберга вычисляют относительные частоты разных генотипов в конкретной популяции и приводят сравнение разных популяций по этим признакам.
Половой процесс и техника скрещивания	10	На основе экспериментов и экскурсионного материала студенты знакомятся с расщеплением по полу в природе, однодомностью и двудомностью. Получают практические навыки проведения гибридизации – подготовка материнских растений к скрещиванию, кастрация цветков, опыление кастрированных растений, этикетирование, сбор пыльцы и протокол опыта. Объекты: горох, пшеница, рожь, кукуруза. Студенты проводят разные типы скрещиваний (прямые, рецiproкные, возвратные) и самоопыление растений.
Генетические основы и основные достижения селекции	10	На основе экскурсий в ТатНИИСХ, звероводческие хозяйства, районные семенные предприятия РТ и литературных данных студенты знакомятся с основными направлениями, методикой селекционной работы и достижениями отечественной и зарубежной селекции. Изучаются биологические и хозяйственные признаки районированных сортов сельскохозяйственных культур и результаты работы селекционеров в Республике Татарстан. В конце практики каждый студент представляет дневник – отчет, общий альбом – отчет – на подгруппу с гербарным материалом, реферат по отдельной теме.

## ЛИТЕРАТУРА

**Основная**

1. Аэсли Дж. Ф. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. – М.: Колос, 1982. – 327с.
2. Борович С. Принципы и методы селекции растений. – М.: Колос, 1984. – 344с.
3. Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. – М.: Колос, 1966. – 220с.
4. Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1935. – 246с.
5. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (Учение об исходном материале в селекции). /Избр. соч. – М: Колос, 1966. – С.176-225.
6. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. /Избр. произв. в двух томах. – Л.; Наука, 1967. – т. 1. – С.7-61.
7. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. /Избр. произв. в двух томах. – Л.: Наука, 1967. – т.1. – С.88-202.
8. Вавилов Н.И. Селекция как наука. /Избр. произв. в двух томах. – Л.: Наука, 1967. – т.1– С.328-342.
9. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию (сорта растений). – М., 2006. – 78с.
10. Гуляев Г. В., Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство полевых культур. /3-е изд., перераб. и доп. /М.: Агропромиздат, 1987. – 447с.
11. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351с.
12. Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. – М.: Наука, 1967. – 591с.
13. Иогансен И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. – М.: Колос, 1970. – С.47-84.
14. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. – Кишинев: Штиница, 1980. – 587с.
15. Захаров И.А. Взаимодействие антропогенных и природных факторов в развитии городского меланизма в популяциях *Adalia bipunctata* L. Восточной

Европы // Генетика. – 1990. – Т. 26. – С. 1932-1941.

16. Зыкин В.А., Шакирзянов А.Х. Гибридизация – основа рекомбинационной селекции растений / Методические рекомендации. – Уфа: БНИИСХ, 2001. – 68с.
17. Ильина Л.Г. Селекция яровой пшеницы в НИИСХ Юго-Востока // Науч. тр. /МСХ РСФСР, НИИСХ Юго-Востока, Саратов, 1970. – вып.27. – С.5-126.
18. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. – Минск: Тэхналогія, 1985. – 372с.
19. Купцов А.И. Элементы общей селекции растений. – Новосибирск: Наука, 1971. – 376с.
20. Лукьяненко П.П. Новый способ искусственного опыления пшеницы // Селекция и семеноводство озимой пшеницы. – Избр. тр. – М.: Колос, 1973. – С.52-54.
21. Мацеевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. – М.: Высш. Школа, 1988. – 248с.
22. Маркель А.Л. Современные концепции эволюционной генетики /Под ред. В.К. Шумного. – ИциГ СО РАН, 2000. – с.
23. Мережко А.Ф. К вопросу о принципах подбора родительских пар для скрещивания в селекции пшеницы // Бюлл. ВИР. – вып. 106. – Л.: ВИР, 1981. – С.65-69.
24. Мичурин И.В. Итоги шестидесятилетних работ. /5-е изд., – М.: Сельхозгиз, 1949. – 671с.
25. Петухов В.Л., Эрнст Л.К., Гудилин И.И. Генетические основы селекции животных. – М.: Агропромиздат, 1989 – 396с.
26. Пономарева М.Л., Пономарев С.Н. Методические основы селекции озимой ржи на повышение питательной ценности зерна // «Принципы и методы оптимизации селекционного процесса сельскохозяйственных растений». Мат. Международной научно-практической конференции. – 14-15 июля 2005 г. Жодино, Минск, 2005. – С.95-100.

27. Пономарева М.Л. Озимая рожь (глава монографии) // В книге: Руководство по апробации сортовых посевов. – Казань, 2002. – С.10-22.
28. Попова Г.М., Абрамова З.В. Селекция и семеноводство полевых культур. – Л.: Колос, 1968. – 36с.
29. Савченко В. К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнокачественных наборов родительских форм // Методики генетико-селекционного и генетического эксперимента. – Минск: Наука и техника, 1973. – С.48-77.
30. Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. – Минск: Наука и техника, 1984. – 223с.
31. Серебровский А.С. Селекция животных и растений. – М.: Колос, 1969. – 295с.
32. Тимофеев-Ресовский Н.В. Анализ полиморфизма у *Adalia bipunctata* L. // Биологический журнал. – 1940. – т.60. – С.130-137.
33. Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диаллельный анализ в селекции растений. – Минск: Наука и техника, 1974. – 184с.
34. Фляксбергер К.А. Система пшениц и скрещивания географически отдаленных форм // Природа. – 1934, № 4. – С.85-90.
35. Хатт Ф. Генетика животных. – М.: 1969. – С.22-96.
36. Шварцман П.Я. Полевая практика по генетике с основами селекции. – М.: Просвещение, 1986. – 111с.
37. Шехурдин А.П. Избранные труды. – М.: Сельхозгиз, 1961. – 327с.
38. Юрьев В.А., Кучумов П.В., Линник Г.Н., Вольф В.Г., Никулин Б.Т. Общая селекция и семеноводство полевых культур. /2-е изд. – М.: Сельхозгиз, 1950. – 432с.
39. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. – М.: Высшая школа, 1985. – С.12-89.
40. Яшовский И.В. Теоретические основы и практическое использование насыщающих скрещиваний в селекции растений // Использование насыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции с.-х. растений. – Киев: Наукова думка, 1975. – С.4-15.

**Дополнительная:**

1. Гужева Ю.Л., Евгеньева М.Б. Тритикале – первая зерновая культура, созданная человеком. – М.: Колос, 1978. – 264с.
2. Жученко А.А., Кравченко А.Н. Некоторые подходы и перспективы гаметной и зиготной селекции растений //Генетические методы ускорения селекционного процесса. – Кишинев: Штиница, 1986. – С.5-17.
3. Зыкин В.А. О совершенствовании классификации типов скрещиваний // Селекция и семеноводство зерновых культур в Сибири /Сб. научн. тр. Сиб.НИИ сел. хозяйства. – Новосибирск, 1981. – С.34-37.
4. Зыкин В.А. Системный анализ проблемы подбора пар для гибридизации //Селекция и семеноводство с.-х. культур /Сб. научн. тр. Сиб.НИИ сел. хозяйства. – Новосибирск, 1984. – С.3-12.
5. Зыкин В.А., Куц В.Ф. Новый способ опыления пшеницы при гибридизации //Селекция и семеноводство. – 1980, № 4. – С.20
6. Лус Я.Я. Анализ явления доминирования при наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* L. // Труды лаборатории генетики АН СССР. – 1932, №9. – С.135-162.
7. Лус Я.Я. О биологическом полиморфизме окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. // Латвийская энтомология. – 1961, №4. – С.3-29.
8. Ригин Б.В., Орлова И.Н. Пшенично – ржаные амфидиплоиды. – Ленинград: Колос, 1977. – 265с.
9. Сечник Л.К., Сулима Ю.Г. Тритикале. – М.: Колос, 1994. – 294с.
10. Тритикале – первая зерновая культура, созданная человеком. /Перевод с английского под редакцией проф. Ю.Л. Гужова, М.: Колос, 1978. – 283с.
11. Турбин Н.И., Хотылева Л.В., Володин В.Г. Создание и перспективы использования тритикале. – М.: «Наука и техника», 1986. – 422с.

## Значения критерия t на 5, 1 и 0,1%-ном уровне значимости

Число степеней свободы	Уровень значимости		
	0,05	0,01	0,001
1	12,71	63,66	-
2	4,30	9,93	31,60
3	3,18	5,84	12,94
4	2,78	4,60	8,61
5	2,57	4,03	6,86
6	2,45	3,71	5,96
7	2,37	2,50	5,41
8	2,31	3,36	5,04
9	2,26	3,25	4,78
10	2,23	3,17	4,59
11	2,20	3,11	4,44
12	2,18	3,06	4,32
13	2,16	3,01	4,22
14	2,15	2,98	4,14
15	2,13	2,95	4,07
16	2,12	2,92	4,02
17	2,11	2,90	4,97
18	2,10	2,88	3,92
19	2,09	2,86	3,88
20	2,09	2,85	3,85
21	2,08	2,83	3,82
22	2,07	2,82	3,79
23	2,07	2,81	3,77
24	2,06	2,80	3,75
25	2,06	2,79	3,73
26	2,06	2,78	3,71
27	2,05	2,77	3,69
28	2,05	2,76	3,67
29	2,05	2,76	3,66
30	2,04	2,75	3,65
50	2,01	2,68	3,50
100	1,98	2,63	3,39
∞	1,96	2,58	3,29

Значения критерия  $\chi^2$  на 5 и 1%-ном уровне значимости

Число степеней свободы	Уровень значимости	
	0,05	0,01
1	3,84	6,63
2	5,99	9,21
3	7,81	11,34
4	9,49	13,28
5	11,07	15,09
6	12,59	16,81
7	14,07	18,48
8	15,51	20,09
9	16,92	21,67
10	18,31	23,21
11	19,68	24,72
12	21,03	26,22
13	22,36	27,69
14	23,68	29,14
15	25,00	30,58
16	26,30	32,00
17	27,59	33,41
18	28,87	34,81
19	30,14	36,19
20	31,41	37,57
21	32,67	38,93
22	33,92	40,29
23	35,17	41,64
24	36,42	42,98
25	37,65	44,31
26	38,89	45,64
27	40,11	46,93
28	41,34	48,28
29	42,56	49,59
30	43,77	50,89
40	55,76	63,69
50	67,50	76,15
60	79,08	88,38
70	90,53	100,42
80	101,88	112,33
90	113,14	124,12
100	124,34	135,81

## Значения критерия F на 5%-ном уровне значимости (вероятность 95%)

Степени свободы для меньшей дисперсии (знаменателя)	Степени свободы для большей дисперсии (числителя)													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	24	50	100
1	161	200	216	225	230	234	237	239	241	242	244	249	252	253
2	18,51	19,00	19,16	19,25	19,30	19,33	19,36	19,37	19,38	19,39	19,41	19,45	19,47	19,49
3	10,13	9,55	9,28	9,12	9,01	8,94	8,88	8,84	8,81	8,78	8,74	8,64	8,58	8,56
4	7,71	6,94	6,59	6,39	6,26	6,16	6,09	6,04	6,00	5,96	5,91	5,77	5,70	5,66
5	6,61	5,79	5,41	5,19	5,05	4,95	4,88	4,82	4,78	4,74	4,68	4,53	4,44	4,40
6	5,99	5,14	4,76	4,53	4,39	4,27	4,21	4,15	4,10	4,06	4,00	3,84	3,75	3,71
7	5,59	4,74	4,35	4,12	3,97	3,87	3,79	3,73	3,68	3,63	3,57	3,41	3,32	3,28
8	5,32	4,46	4,07	3,84	3,69	3,58	3,50	3,44	3,39	3,34	3,28	3,12	3,03	2,98
9	5,12	4,26	3,86	3,63	3,48	3,37	3,29	3,23	3,18	3,13	3,07	2,90	2,80	2,76
10	4,96	4,10	3,71	3,48	3,33	3,22	3,14	3,07	3,02	2,97	2,91	2,74	2,64	2,59
11	4,84	3,98	3,59	3,36	3,20	3,09	3,01	2,95	2,90	2,86	2,79	2,61	2,50	2,45
12	4,75	3,88	3,49	3,26	3,11	3,00	2,92	2,85	2,80	2,76	2,69	2,50	2,40	2,35
13	4,64	3,80	3,41	3,18	3,02	2,92	2,84	2,77	2,72	2,67	2,60	2,42	2,32	2,26
14	4,60	3,74	3,34	3,11	2,96	2,85	2,77	2,70	2,65	2,60	2,53	2,35	2,24	2,19
15	4,54	3,60	3,29	3,06	2,90	2,79	2,70	2,64	2,59	2,55	2,48	2,29	2,18	2,12
16	4,49	3,63	3,24	3,01	2,85	2,74	2,66	2,59	2,54	2,49	2,42	2,24	2,13	2,07
17	4,45	3,59	3,20	2,96	2,81	2,70	2,62	2,55	2,50	2,45	2,38	2,19	2,08	2,02
18	4,41	3,55	3,16	2,93	2,77	2,66	2,58	2,51	2,46	2,41	2,34	2,15	2,04	1,98
19	4,38	3,52	3,13	2,90	2,74	2,63	2,55	2,48	2,43	2,38	2,31	2,11	2,00	1,94
20	4,35	3,49	3,10	2,87	2,71	2,60	2,52	2,45	2,40	2,35	2,28	2,08	1,96	1,90
21	4,32	3,47	3,07	2,84	2,68	2,57	2,49	2,42	2,37	2,32	2,25	2,05	1,93	1,87
22	4,30	3,44	3,05	2,82	2,66	2,55	2,47	2,40	2,35	2,30	2,23	2,03	1,91	1,84
23	4,28	3,42	3,03	2,80	2,64	2,53	2,45	2,38	2,32	2,28	2,20	2,00	1,88	1,82
24	4,26	3,40	3,01	2,78	2,62	2,51	2,43	2,36	2,30	2,26	2,18	1,98	1,86	1,80
25	4,24	3,38	2,99	2,76	2,60	2,49	2,41	2,34	2,27	2,24	2,16	1,96	1,84	1,77
26	4,22	3,37	2,98	2,74	2,59	2,47	2,39	2,32	2,25	2,22	2,15	1,95	1,82	1,76
28	4,20	3,34	2,95	2,71	2,56	2,44	2,36	2,29	2,24	2,19	2,12	1,91	1,78	1,72
30	4,17	3,32	2,92	2,69	2,53	2,42	2,34	2,27	2,21	2,12	2,09	1,89	1,76	1,69
40	4,08	3,23	2,84	2,61	2,45	2,34	2,25	2,18	2,12	2,07	2,00	1,79	1,66	1,59
50	4,03	3,18	2,79	2,56	2,40	2,29	2,20	2,13	2,07	2,02	1,95	1,74	1,60	1,52
100	3,94	3,09	2,70	2,46	2,30	2,19	2,10	2,03	1,97	1,92	1,85	1,63	1,48	1,39