

Лекция по теме Генетика. Отбор и типы скрещивания

Цель: способствовать формированию понимания, осмысления и запоминания теоретических основ селекционного процесса.

Задачи:

- образовательная: вооружить студентов системой знаний о селекционном процессе;
- воспитательная: способствовать формированию научного мировоззрения;
- развивающая: способствовать развитию у студентов познавательные; способности – восприятие, память.

Оборудование: справочная литература, персональный компьютер, Интернет-ресурсы.

Задание:

1. Изучите теоретическую информацию.
2. Посмотрите видео <https://www.youtube.com/watch?v=ond8h5NqtGQ>
3. Запишите в тетрадь информацию, выделенную фиолетовым цветом.

Основные понятия генетики

Генетика — наука о закономерностях наследственности и изменчивости. Датой «рождения» генетики можно считать 1900 год, когда Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии независимо друг от друга «переоткрыли» законы наследования признаков, установленные Г. Менделем еще в 1865 году.

Наследственность — свойство организмов передавать свои признаки от одного поколения к другому.

Изменчивость — свойство организмов приобретать новые по сравнению с родителями признаки. В широком смысле под изменчивостью понимают различия между особями одного вида.

Признак — любая особенность строения, любое свойство организма. Развитие признака зависит как от присутствия других генов, так и от условий среды, формирование признаков происходит в ходе индивидуального развития особей. Поэтому каждая отдельно взятая особь обладает набором признаков, характерных только для нее.

Фенотип — совокупность всех внешних и внутренних признаков организма.

Ген — функционально неделимая единица генетического материала, участок молекулы ДНК, кодирующий первичную структуру полипептида, молекулы транспортной или рибосомной РНК. В широком смысле ген — участок ДНК, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака.

Генотип — совокупность генов организма.

Локус — местоположение гена в хромосоме.

Аллельные гены — гены, расположенные в идентичных локусах гомологичных хромосом.

Гомозигота — организм, имеющий аллельные гены одной молекулярной формы.

Гетерозигота — организм, имеющий аллельные гены разной молекулярной формы; в этом случае один из генов является доминантным, другой — рецессивным.

Рецессивный ген — аллель, определяющий развитие признака только в гомозиготном состоянии; такой признак будет называться рецессивным.

Доминантный ген — аллель, определяющий развитие признака не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состоянии; такой признак будет называться доминантным.

Методы генетики

Основным является **гибридологический метод** — система скрещиваний, позволяющая проследить закономерности наследования признаков в ряду поколений. Впервые разработан и использован Г. Менделем. Отличительные особенности метода: 1) целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т. д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков; 2) строгий количественный учет наследования признаков у гибридов; 3) индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений.

Скрещивание, при котором анализируется наследование одной пары альтернативных признаков, называется **моногибридным**, двух пар — **дигибридным**, нескольких пар — **полигибридным**. Под альтернативными признаками понимаются различные значения какого-либо признака, например, признак — цвет горошин, альтернативные признаки — желтый цвет, зеленый цвет горошин.

Кроме гибридологического метода, в генетике используют: **генеалогический** — составление и анализ родословных; **цитогенетический** — изучение хромосом; **близнецовый** — изучение близнецов; **популяционно-статистический** метод — изучение генетической структуры популяций.

Генетическая символика

Предложена Г. Менделем, используется для записи результатов скрещиваний: **P** — родители; **F** — потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения (F_1 — гибриды первого поколения — прямые потомки родителей, F_2 — гибриды второго поколения — возникают в результате скрещивания между собой гибридов F_1); **×** — значок скрещивания; **G** — гаметы; **A** — доминантный ген, **a** — рецессивный ген; **AA** — гомозигота по доминанте, **aa** — гомозигота по рецессиву, **Aa** — гетерозигота.

Скрещивания, ограничивающиеся получением гибридов F_1 можно разделить на семь типов: простые, реципрокные, циклические, топ-кроссы, диаллельные, самоопыление и свободное опыление.

Первые пять типов представляют собой перекрестные комбинации. Последний тип — неконтролируемое скрещивание.

Простые, или несвязные, скрещивания. Это скрещивания, при которых разные родительские формы участвуют только в одной комбинации. Эти

скрещивания нельзя связать в систему, именно поэтому их часто называют несвязными скрещиваниями.

$A \times B; C \times D$ и т.д.

↓ ↓
F1 F1 (A, B, C, D — родительские формы)

Если проанализировать происхождение большинства сортов, то можно заключить, что каждый из них есть результат простого скрещивания какого-то одного сорта с другим. Кроме того, всякую систему скрещиваний можно рассматривать как совокупность простых скрещиваний, если анализировать каждое из них в отдельности.

Проведение систем скрещиваний необходимо в трех случаях:

если стоит задача максимально использовать какой-то ценный генотип в скрещиваниях (например, сортов-доноров хозяйственно важных признаков);

если необходимо реализовать комбинативную генотипическую изменчивость в потомстве, используя ограниченную совокупность исходных сортов;

если необходим генетический анализ наследования признаков.

Теоретически можно применять только простые скрещивания, хотя при этом генотипическая изменчивость ограничивается отдельными комбинациями родительских компонентов.

Реципрокные скрещивания. Это система комбинаций, включающих прямое и обратное скрещивания. Реципрокные скрещивания проводят, если хотят подтвердить или опровергнуть гипотезу о том, что гены, контролируемые соответствующий признак, локализованы в цитоплазме.

$A \times B; B \times A$

↓ ↓
F1 F1

С селекционной точки зрения реализация обратного скрещивания при малой эффективности прямого в ряде случаев дает положительные результаты.

Циклические скрещивания. Это скрещивания, которые схематически можно представить в виде замкнутой системы (цикла). Минимальное число исходных родительских форм — три, максимальное — не ограничено.

F1
↑
A — × — B

∨

× ×

↓ ∨ ↓

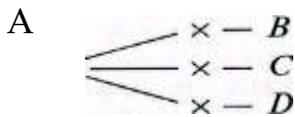
F1 C F1

Реализация циклических скрещиваний позволяет при относительно небольшом объеме скрещиваний получить достаточно разнообразное гибридное потомство.

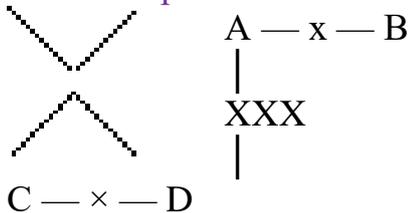
Топ-кроссы. Это скрещивания, при которых ряд исходных сортов скрещивают с определенным набором других сортов.

$$\begin{array}{l} \diagup \times - B \\ \times - C \\ \diagdown \times - D \\ E \end{array}$$

Такая система скрещиваний распространена в селекции растений и может дать достаточно много селекционно ценных генотипов, а также информацию, на основании которой можно оценить долю аддитивных эффектов и эффектов эпистаза в генетических системах, контролирующими признаки.



Диаллельные скрещивания. Это скрещивания между исходными формами во всех попарных сочетаниях, включая прямые и обратные скрещивания.



Диаллельные системы осуществляют наиболее полную комбинаторику генов на основе ограниченной совокупности исходных форм и, следовательно, должны обеспечивать отбор нужных генотипов в гибридах F1. Кроме того, диаллельные скрещивания — основной способ оценки ОКС и СКС исходных форм, для этой цели разработаны специальные статистические модели.

Осуществление диаллельных скрещиваний по полной схеме требует очень большого числа скрещиваний. Число комбинаций скрещиваний по полной схеме, включая прямые и обратные комбинации, определяют по формуле $n = K^2 - K = K(K-1)$,

где K — число исходных форм.

Если ограничиться только проведением прямых скрещиваний,

$$n = \frac{1}{2} K(K-1)$$

При планировании диаллельных схем скрещиваний следует помнить, что проведение столь большой работы по опылению и выращиванию огромного гибридного материала не всегда бывает оправдано селекционными успехами и генетически полезной информацией.

Самоопыление. Это скрещивание, при котором растение принудительно опыляют собственной пылью.

$A \times A$

↓

F1

Получение потомства от самоопыления часто необходимо при генетическом анализе наследования признаков. В случае необходимости проведения работ по частной генетике той или иной культуры очень важно и полезно получать потомство от самоопыления.

Явление гетерозиса (гибридной мощности), когда гибриды в F1 превышают родительские формы по выраженности отдельных признаков (силы роста, урожайности, скороспелости, и т. д.). Однако в силу большой гетерозиготности видов и сортов выравнивания в F1 наряду с проявлением гетерозиса добиться трудно. Выделяются лишь отдельные гетерозисные растения, получившие

название положительных трансгрессий, превышающие по отдельным признакам обоих родителей.

Свободное опыление — неконтролируемые (свободные) скрещивания, не требующие искусственного опыления и сводящиеся к сбору плодов с материнского растения, выделению из них семян и последующему посеву в питомнике. Свободное опыление — наиболее архаичный метод получения гибридного потомства.

Генетическая природа гибридного потомства от свободного опыления своеобразна и включает следующие типы гибридов: с и б с ы (общие материнская и отцовская формы), п о л у с и б с ы (общая материнская или отцовская форма), потомство от самоопыления.

СКРЕЩИВАНИЕ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГИБРИДОВ F₂ И ПОСЛЕДУЮЩИХ ПОКОЛЕНИЙ.

При решении сравнительно простых селекционных задач возможно получение новых сортов растений соответствующих основным требованиям, запрограммированным в модели нового сорта в F₁. Гораздо чаще при вовлечении селекционный процесс доноров селекционно ценных признаков, сочетающихся в одном геноме с отрицательными признакам, необходимо получение второго и последующих гибридных поколений.

Получение второго поколения необходимо также для проявления ценных рецессивных признаков и увеличения размаха изменчивости. Это создает благоприятные условия для отбора ценных форм, включая и положительные трансгрессии. Необходимость получения гибридов F₂ и более старших поколений чрезвычайно высока при создании селекционно ценных форм с комплексом требуемых признаков.

Для получения гибридов F₂ используют различные системы скрещиваний.

Беккроссы, или возвратные скрещивания. Это скрещивание гибрида F₁ с одной или обеими родительскими формами

A — × — B

\ ↓ /

× ×

∨

F_B ← F₁ → F_B

Проведение беккроссов часто необходимо для усиления или ослабления некоторых признаков.

Повторные скрещивания. Это скрещивание гибрида F₁ с другими сортами, имеющими иное генетическое происхождение.

A — × — B

↓

D — × — F₁ — × — C

↓ ↓

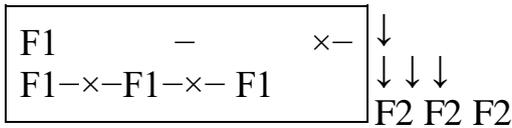
F₁ F₁

Необходимость повторной гибридизации связана с тем что в гибридах не всегда удается получить форму с нужным сочетанием и выражением хозяйственно ценных признаков. Наиболее эффективный способ преодоления недостатков,

присущих гибридам F1 — их повторная гибридизация с сортами — донорами тех признаков, которые необходимо усилить.

Сибскроссы (сибскрещивания). Это скрещивание между собой гибридов, имеющих общих родителей.

A × B



Сибскроссы проводят для рекомбинации (перемешивания) генов, чтобы отобрать среди гибридов F1 формы с нужным сочетанием признаков. Эти скрещивания целесообразны, когда среди гибридов F1 можно выделить формы с необходимым выражением отдельных хозяйственно ценных признаков, а также получить их оптимальное сочетание в одном генотипе. Кроме того сибскроссы помогают уточнить некоторые параметры генетических систем признаков.

Анализирующие скрещивания. Это скрещивание гибрида любого поколения с рецессивной гомозиготой. Для анализирующего скрещивания необходимо располагать жизнеспособной и фертильной рецессивной гомозиготой по генам, контролирующим данный признак. Такую рецессивную гомозиготу называют анализатором. Анализирующее скрещивание используют исключительно для оценки того генотипа, с которым это скрещивание проводят.

Самоопыление. Самоопыление представляет большую ценность как метод ведения строгого генетического анализа наследования признаков. Однако в ряде случаев от самоопыления гетерозиготных сортов в гибридах F2 получены положительные результаты.

Свободное опыление. Более перспективно свободное опыление гибридов F1, чем исходных форм. В гибридах F2 наблюдается гораздо больший размах изменчивости и обеспечивается более эффективный отбор.

При переопылении гибридных семян в пределах одной гибридной семьи практически имеет место получение гибридов от сибскрещиваний. При свободном переопылении с сортами, обладающими селекционно ценными признаками, необходимыми для улучшения признаков гибридов F1, идет процесс повторных скрещиваний. В обоих случаях гибридное потомство F2 перспективно для выделения более ценных для разведения гибридов, чем гибриды F1.

Виды отбора

При всех селекционных работах отбор является наиболее важным и решающим процессом. В его учение значительный вклад внесли Ч. Дарвин, С. Райт и И.И. Шмальгаузен. Различают естественный и искусственный отбор.

Естественный отбор. Этот вид отбора происходит под действием климата (тепло, влага, свет, ветер), почвенных условий (мехсостав, физические, химические свойства, трофность и др.), влияния рельефа и живых организмов (паразитизм, конкуренция и др.). Естественный отбор искореняет все неприспособленные к данным условиям произрастания биотипы, оставляя только адаптировавшиеся расы или популяции, которые вовлекаются в

селекционный процесс. Т.е. естественный отбор — это выживание более приспособленных организмов в борьбе за жизнь. В результате естественного отбора сохраняются любые жизненно важные признаки, действующие на пользу организма и вида в целом, и образуются новые формы и виды. Естественный отбор встречается в форме центростремительного (стабилизирующего), центробежного (дизруптивного) и линейного (направленного) отборов, а также в форме комбинаций этих видов отбора (И.И. Шмальгаузен, 1946; Н.П. Дубинин, 1986).

Центростремительный (стабилизирующий) отбор — это отбор, при котором в случае сохранения среднего уровня условий среды обитания при репродукции сохраняются особи, выражение комплекса признаков у которых приближается к среднему для всей популяции. Отклоняющиеся от модального типа особи элиминируются. Этот отбор сохраняет в популяции определенную однородность особей, то есть стабилизирует популяцию.

Центробежный (дизруптивный, разрывающий) отбор — это естественный отбор, который осуществляется в том случае, когда исходная популяция является настолько неприспособленной к имеющимся условиям внешней среды, что практически любое отклонение особи от модального для популяции типа приобретает селекционные преимущества и поддерживается отбором в процессе репродукции. При дизруптивном отборе исходная популяция расчленяется на ряд менее объемных, но более узколокально приспособленных популяций.

Линейный (направленный, движущий) отбор — это естественный отбор, когда при размножении преимущество получают формы с отклонением признаков в определенном направлении от среднего для популяции типа. В этом же направлении в процессе непрерывного линейного отбора сдвигается и модальный тип популяции.

Искусственный отбор. Этот вид отбора проводится человеком. В результате этого отбора на основе наследственности и изменчивости создаются новые хозяйственно ценные формы и сорта, а также поддерживаются (сохраняются) признаки сорта в процессе его семеноводства. Различают бессознательный и сознательный (методический) искусственный отбор.

Бессознательный отбор — это наиболее ранняя форма селекции, при которой человек сохранял лучшие и уничтожал худшие формы. При этом цель создания новых форм и сортов им не ставилась, и результаты отбора были непредвидимыми.

Методический отбор — это сознательно применяемый человеком метод селекции, при котором заранее ставится цель создания сортов растений и пород животных с нужными признаками и свойствами. В основном методический отбор проводится по комплексу признаков, формирующих нужную для селекционера форму, и лишь в специальных случаях — по одному какому-нибудь признаку (односторонний отбор), но это, как правило, приводит к снижению общей жизнеспособности организма.

Выделяют прямой и непрямой (косвенный отбор).

Прямой отбор ведут по селективному признаку.

Непрямой — по косвенному, который связан каким-либо образом с прямым. В пределах онтогенеза проводят так называемую раннюю диагностику развития признака, то есть пытаются оценить свойства селективируемых образцов на ранних этапах онтогенеза.

Методический отбор делится на массовый и индивидуальный.

Виды массового отбора

При массовом отборе выделяют множество индивидов, наиболее отвечающих задачам селекции, и размножают их совместно. В основе массового отбора лежит оценка фенотипа. Стихийно он применялся человеком с незапамятных времен, затем сознательно использовался при выведении многих высокопродуктивных сортов культурных растений и пород домашних животных. Он не утратил своего значения и в настоящее время, так как он наиболее прост и доступен, а также может нередко давать хорошие результаты. Однако этот тип отбора имеет и существенные недостатки, обусловленные тем, что по фенотипу трудно однозначно судить о генотипе отбираемых особей, от которого зависит эффективность отбора. Фенотип представляет собой результат взаимодействия генотипа и среды, а на большинство количественных признаков, интересующих селекционера, влияние последней весьма значительно. Кроме того, в фенотипе не проявляются рецессивные гены, находящиеся в гетерозиготном состоянии, но способные проявиться в потомстве. Ввиду этого массовый отбор, как правило, действует очень медленно, а иногда оказывается и вовсе безрезультатным. Последнее характерно главным образом для тех случаев, когда популяция, в которой ведется отбор, гомозиготная или почти гомозиготная по генам, определяющим отбираемый признак, то есть коэффициент его наследуемости близок к нулю.

Хорошей иллюстрацией безуспешности отбора в гомозиготных популяциях, несмотря на наблюдаемую в них фенотипическую изменчивость, могут служить опыты Йоганнсена.

Следовательно, в гомозиготном материале отбор бессилен, так как там изменчивость зависит не от генетических, а от паратипических факторов. Чистые линии остаются константными до тех пор, пока их гомозиготность не будет нарушена возникшей мутацией.

При проведении массового отбора по фенотипу в гетерозиготной популяции перекрестников изменение признака в желаемую сторону обычно идет относительно быстро в первых поколениях, а затем замедляется по мере того как отбираемые особи становятся все более гомозиготными по желательным генам. Однако иногда отбор по фенотипу остается эффективным в течение десятков поколений, как это бывает при высокой генетической гетерогенности популяций и большом числе отбираемых в каждом поколении особей, что препятствует наступлению гомозиготности (СМ. Гершензон, 1979).

Учитывая значительную гетерогенность лесных древесных пород и трудность применения к ним других видов отбора, массовый отбор широко используется в их селекции. Выбор желательных, наиболее пригодных для селекции типов (как правило, небольшой процент), называют позитивным массовым отбором, а искоренение нежелательных форм — негативным. Последний не следует

смешивать с отрицательно действующим отбором, когда из популяции удаляются наследственно ценные компоненты насаждения и сохраняются менее ценные (например, в результате так называемых выборочных рубок).

К негативному массовому отбору в лесных популяциях относят рубки ухода, когда в первую очередь удаляют наименее ценные, **больные** и худшие растения; сплошная рубка насаждений, отбор в питомнике, когда удаляют нежелательные типы по ветвлению и устойчивости среди сеянцев и растений.

При позитивном массовом отборе в лесном хозяйстве применяют разные методы:

- отбор лучших географических происхождений, или климатипов;
- отбор лучших эдафотипов в пределах какого-либо географического района;
- отбор лучших (плюсовых) насаждений;
- отбор лучших (плюсовых) деревьев;
- отбор лучших сеянцев в питомниках и семян по крупности и качеству.

Отбор географических происхождений, или климатипов

Изучение насаждений из привозных семян еще в XIX веке, что лучшим ростом и качеством отличаются насаждения, выращенные из местных семян. Это было замечено при выращивании на Тимирязевской даче из семян, привезенных из Германии (Н.С. Нестеров, 1935, цит. по А.В. Альбенскому, 1959). В Воронежской области в культурах сосны, созданных из семян, импортированных из Германии (г. Дармштадт), выростали большей частью так называемые «пьяные» деревья (М.М. Вересин, 1981). То же явление было отмечено и у других пород, например при выращивании ольхи черной в Германии из семян, привезенных из Бельгии, когда первоначально быстрый рост сменялся его притуплением и заболеванием деревьев в целом.

Исключением из этого правила является южная Швеция, где насаждения ели из семян, привезенных из Средней Европы, растут лучше местных. Это объясняется тем, что после ледникового периода ель не могла проникнуть в южную Швецию с юга через Балтийское море, она постепенно продвигалась туда из северной Швеции через Финляндию, подвергаясь отбору суровым климатом. Наиболее быстрорастущие, но чувствительные к холоду биотипы, вероятно, выпали. В результате этого ели из южной Швеции растут медленнее привозных (Э. Ромедер, Г. Шенбах, 1962). Имеются и другие исключения, когда интродуцированные географические экотипы растут лучше местных (М. Giertych, 1991).

Для изучения влияния географического происхождения или «климатических экотипов» на рост, развитие, устойчивость и качество древостоев уже в начале XIX века были заложены первые опыты Луи-де-Вильмореном во Франции (1823-1832 гг.), М. К. Турским в России (1877-1891 гг.), Кинитцем в Германии (1877-1878 гг.), Цизляром в Австрии (1893-1896 гг.), Энглером в Швейцарии (1890), Шотте в Швеции (1903-1904 гг.), В.Д. Огиевским в Европейской части России (1910-1916 гг.) и др. Проанализировав результаты этих и других опытов, О. Г. Каппер (1946) впервые у нас в стране дал полную картину характера поведения климатических экотипов. Учитывая значение географического происхождения семян для лесного хозяйства, приведем хотя бы в сокращенном

виде эти выводы, поскольку на них базировались все последующие исследования географических экотипов, по крайней мере, в нашей стране.

1. Общие:

- Главные лесные породы различного географического происхождения имеют ясно выраженные наследственные свойства по габитусу крон, ветвей и других морфолого-физиологических признаков. Это показали еще опыты Цизляра с силезской и тирольской лиственницами, Энглера и Мюнха с елью и др.
- Переброска семян из одного климатического района в другой должна осуществляться на основании опытов по изучению климатических экотипов.
- Лучший производственный эффект, наибольшую успешность и благонадежность имеют, как правило, посевы в посадках из местных семян.

2. Биологические особенности климатипов:

- Фенология отдельных климатипов имеет свои особенности. Энглер в Швейцарии отмечал, что в 4-5-летнем возрасте разница во времени окончания роста у скандинавских и русских сосен, по сравнению со швейцарскими и южно-германскими, равна двум неделям, а в 6-7-летнем возрасте эта разница доходит до трех недель. В общем, начало вегетации разных климатипов зависит от хода весны. При наступлении сразу высоких температур вегетация начинается почти у всех климатипов (одновременно), тогда как медленное нарастание высоких температур весной вызывает развитие северных и южных форм в разное время. Окончание вегетации происходит у разных климатипов не одновременно. Более северные климатипы заканчивают вегетацию раньше, а южные — позже.

3. Изменчивость морфологических признаков у климатипов:

- Форма кроны у деревьев северных климатипов узкая, часто пирамидальная, тогда как у южных форм она более широкая и раскидистая.
- Длина хвои и листьев у северных форм более короткая, чем у южных форм.
- Размеры шишек и длина семян у северных климатипов меньше, чем у южных.
 - Цвет семян северных климатипов более светлый, чем у южных форм.
 - Более быстрый рост соответствует большей величине листьев.

4. Анатомическая изменчивость климатипов:

Мощность покровных тканей — эпидермиса и гиподермы — в хвое сосны к северу увеличивается. По другим анатомическим признакам определенные тенденции О.Г. Каппер не выявил.

5. Биохимические исследования климатипов:

- Содержание смол увеличивается от северных к южным климатипам.
- Содержание жиров уменьшается с севера на юг.

7. Анализ роста климатипов:

- Местные растения (в среднем) имеют наибольшие показатели прироста по высоте.

- Дубы, полученные от быстрорастущих материнских деревьев, обнаруживают быстрый рост в высоту, если климат родины и климат места разведения не сильно отличаются один от другого.
- Рост культур (в общем) тем более медленный, чем географически дальше на север, восток или юго-восток отстоят районы заготовок семян от района культур.
- Перенос южных сосен в северные условия, в связи с длительной их вегетацией, приводит к уменьшению процента поздней древесины, а следовательно, и к большей рыхлости и ломкости ветвей и деревьев.

Отбор лучших эдафотипов

Закономерности, отмеченные в поведении климатипов, не всегда проявлялись в результате того, что при сборе семян не учитывались почвенно-экологические условия. На это в свое время обратил внимание О.Г. Каппер (1946), некоторые рекомендации разработал М.М. Вересин (1946), которые вошли и в более поздние справочники и учебники. Основные выводы М.М. Вересина сводились к трем положениям:

1. в целях повышения успешности и продуктивности насаждений сбор и использование семян следует, как правило, производить с учетом типов леса и условий произрастания, группируя их соответствующим образом;
 2. в пределах каждой группы сбор семян следует производить в наиболее продуктивных древостоях, на лучших почвах;
 3. при нехватке семян в некоторых группах переброску их можно допускать из смежной группы с более продуктивными древостоями и почвами в менее продуктивную в данном экологическом ряду, но не наоборот, а для равноценных по продуктивности групп — с учетом их экологических условий и диапазона приспособляемости получаемого от каждой из них лесокультурного материала. При этом для дуба в условиях лесостепи он наметил пять групп типов леса и условий произрастания, которые необходимо разграничивать при сборе и использовании желудей.
- Первая группа охватывает нагорные свежие дубравы и переходные от них к влажным и сухим — дубняки снытевый, снытево-осоковый и осоковый (эдаптоны D_{2-3} D_2 D_{2-1}).
 - Вторая группа — нагорные дубняки на солонцеватых почвах «солонцах» (осолоделые суглинки) (эдаптоны D_{1-0} , D_0 , C_0).
 - Третья группа — дубняки по тальвегам и нижним склонам оврагов, на овражном аллювии и делювиальных шлейфах (эдатоп D_3).
 - Четвертая группа — комплекс пойменных дубрав, эдаптоны колеблющегося увлажнения (D_{2-5} , C_{2-5}).
 - В пятую группу выделились подборовые левобережные дубняки.
- Исследование желудей, семянцев и культур обнаружили наследственную и селекционную неравноценность дубняков указанных групп местопроизрастания. Так, семена из желудей второй группы характеризовались чрезвычайно большим коэффициентом изменчивости по энергии роста, обилием вильчатых и тройчатых растений. Культуры из желудей этой группы в

эдаotope D₂ показывали худшую приживаемость и в 17-летнем возрасте отставание в росте на 25-30% от культур местного (D₂) происхождения.

Сеянцы из желудей третьей группы в вегетационных опытах обнаружили меньшую засухоустойчивость и продуктивность транспирации и большую интенсивность последней, чем сеянцы плакорного дуба (первая группа), а наибольшая энергия фотосинтеза наблюдалась у них при более высокой влажности почвы. Крупные желуди дубняков четвертой группы дают крупные сеянцы с малым количеством вильчатых и тройчатых побегов. Изменчивость по энергии роста у них невелика. По данным вегетационных опытов и культур дубки пойменного происхождения значительно менее засухоустойчивы и менее продуктивны в плакорных условиях, чем местные.

Отбор лучших (плюсовых) насаждений Отбор насаждений вышесреднего качества — это одно из направлений позитивного отбора. У нас в стране его называют еще «групповым» (А.Я. Любавская, 1982; М.М. Котов, 1997), хотя по принципиальным особенностям он является типично массовым отбором. Производится он следующим образом. В данном географическом или лесосеменном районе выбирают лучшие по продуктивности, форме стволов и другим качествам насаждения и только их используют для заготовки семян и последующего выращивания растений.

Степень генетического улучшения следующей генерации зависит в первую очередь от того, насколько возможно по фенотипу отличить высокоценные наследственные качества от малоценных. Нередко хорошие наследственные качества не проявляются из-за плохих условий местопрорастания, и наоборот, в хороших условиях более высокую ценность могут показывать фенотипы с относительно худшими наследственными качествами.

Однако есть такие признаки, как, например, слабая устойчивость к снеголому равнинных елей и высокая — горных елей, которые четко проявляются в фенотипе (в районе обильных снегопадов). Сбор семян с неповрежденных снеголомом растений может обеспечить значительное улучшение наследственных свойств будущего поколения. В целом результаты этого фенотипического отбора можно оценить уже в течение нескольких десятилетий.

Кроме отбора лучших насаждений, в лесах может проводиться негативный отбор в виде верхового и отборного прореживания. При этом для успешного роста лучших деревьев удаляют менее продуктивные независимо от качества их наследственных задатков. Так как успех этого метода также зависит от возможности распознавания генотипов вышесреднего качества по фенотипу, то больших результатов от этого метода ожидать не приходится. Хотя мероприятия по приданию лесу нужного внешнего вида и повышению его полезных качеств способствуют некоторому улучшению состава наследственных задатков, накапливающихся в течение многих поколений (Э. Ромедер, Г. Шенбах, 1962).

Отбор лучших (плюсовых) деревьев Выбирают наиболее соответствующие задачам селекции старые деревья, которые также называют отборными, материнскими, плюсовыми или элитными. Из черенков этих деревьев без

предварительной оценки их наследственных свойств создают прививочные плантации (так называемые прививочные семенные плантации первого поколения или порядка). Ожидается некоторое повышение продуктивности насаждений, созданных из семян, полученных на этих плантациях. Однако эти ожидания особенно при селекции на продуктивность по массе не всегда оправдываются. При селекции на другие признаки (форму ствола и кроны, устойчивость и др.) массовый отбор по фенотипу может быть более эффективным. Примерами могут служить массовый отбор на позднее распускание елей в местах, где часто бывают поздневесенние заморозки; массовый отбор завезенных из средней Европы экологических рас елей на устойчивость к зимним морозам в Средней Швеции; массовый отбор сосны веймутовой на устойчивость к пузырчатой ржавчине.

Отбор в питомниках и среди семян Этот отбор может включать сортировку: растений по величине и семян по массе.

Сортировка растений по величине. При всех одинаковых условиях выращивания (размещение, масса семян и плодов и др.) сортировкой растений в однолетнем и более старшем возрасте удается несколько изменить состав наследственной массы в направлении более быстрого роста в молодом возрасте. По данным Мюнхенского института семеноведения и селекции лесных культур у 8-10-летних деревьев сосны и ели повышение роста в высоту у отобранных соответственно в 1-2- и 4-6-летнем возрасте наиболее крупных сеянцев сохранилось на уровне 5-10 % (Э. Ромедер и Г. Шенбах, 1962).

Сортировка семян и отбор их по абсолютной массе. Многочисленные исследования показали, что семена и плоды лиственных и семена хвойных пород с высокой абсолютной массой имеют более высокую всхожесть. Растения из них в молодом возрасте устойчивы к неблагоприятным факторам и опережают в росте растения, выросшие из семян с меньшей абсолютной массой. Это преимущество в росте может сохраняться у ели и сосны в 2-4 года; у видов с крупными плодами (дуб, каштан) — в 8-10 лет. Позже растения сравниваются в своем росте, и в дальнейшем решающую роль играют уже наследственные задатки, а не факторы внешней среды. В целом, в интересах хозяйства нельзя отказываться от отбора на высокую абсолютную массу семян, потому что растения с энергичным ростом в молодом возрасте быстрее уходят от различных опасностей (сорняки, обкусывание дичью, повреждение заморозками и т. п.). Однако нельзя и преувеличивать значение сортировки семян для достижения положительных результатов (М.М. Вересин, 1946; И. Добринов, 1983). Только сочетание высоких наследственных свойств (продуктивности, формы ствола, качества древесины и устойчивости) и сортировки семян обеспечат высокую эффективность.

Таким образом, при массовом отборе на увеличение прироста в случае гетерогенности исходной популяции можно получить относительный, хотя и не очень большой эффект. Больших результатов можно ожидать при отборе на улучшение формы, а также на устойчивость к болезням. В целом, эффективность массового отбора зависит от наследуемости признака, размера популяции и ее гетерогенности.

Несмотря на достигнутые успехи использования массового отбора, его основные недостатки значительно снижают его эффективность. К ним можно отнести:

« Невозможность проверки отбираемых растений по их потомству. Массовый отбор стараются проводить на участках, однородных по рельефу и плодородию почв. Но это не избавляет от наличия в общем сборе семян наряду с семенами наследственно ценных деревьев и таких, которые выделяются в результате положительных модификаций, вызванных лучшим увлажнением почв, микрорельефом и действием других случайных благоприятных условий. В последующих повторных отборах в результате неоднородности условий выращивания выбраковка таких малоценных растений очень затруднена, а при однократном отборе она вообще исключена.

- Массовый отбор не позволяет выделить из популяций наиболее ценные в селекционном отношении формы и реализовать их преимущества. Это происходит ввиду того, что в каждой популяции вследствие случайного характера изменчивости число растений, обладающих сочетанием наиболее ценных признаков, обычно невелико. Они могут быть значительно более продуктивными по сравнению с большинством хороших типичных растений, но на общую продуктивность всех отобранных растений ценные качества таких форм не окажут существенного влияния.

Особенностью массового отбора является его относительная односторонность, выражающаяся в отборе генотипов только по материнской линии, а также то, что все его результаты основаны на аддитивном генетическом эффекте.

- Кроме всего прочего, следует иметь в виду, что при небольшом числе отбираемых растений массовый отбор вследствие действия генетико-автоматических процессов (дрейф генов) или инбридинга у перекрестноопыляющихся растений может иногда привести даже к ухудшению сорта (Г.В. Гуляев, Ю.Л. Гужов, 1987).

Некоторые недостатки, присущие методу массового отбора, устраняются при использовании индивидуального отбора.

ДОМАШНЕЕ ЗАДАНИЕ: ПОВТОРИТЬ МАТЕРИАЛ