

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Саратовский государственный аграрный университет  
имени Н. И. Вавилова»

## **СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

**краткий курс лекций**

**для аспирантов III курса**

Направление подготовки

**35.06.01 Сельское хозяйство**

Профиль подготовки

**Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений**

Саратов 2014

**Саратов 2014**УДК 631.527: 633.1(470.44)  
ББК 43.3: 42.112(235.54)  
О66

**Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений:** краткий курс лекций для аспирантов 3 курса направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство / Сост.: Н.С. Орлова, Л.Г. Курасова // ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2014.

Краткий курс лекций по дисциплине «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для аспирантов 3 курса направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство. Курс направлен на формирование у аспирантов навыков владения основными методами и методиками создания нового исходного материала для селекции и совершенствования существующих методов и приемов селекционно-семеноводческой работы.

УДК 631.527: 633.1(470.44)  
ББК 43.3: 42.112(235.54)

Н.С. Орлова, Л.Г. Курасова 2014  
ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», 2014

## Введение

Под селекцией понимают работу человека по улучшению и созданию новых сортов растений для удовлетворения потребностей человека в питании, кормов для животных, изготовления лекарственных препаратов, эстетического наслаждения красотой и необычностью архитектоники и т.д.

Селекция растений – наука о выведении новых сортов и гибридов. Она изучает методы создания исходного материала (гибридизация, мутагенез и др.), явления изменчивости и наследственности, методы отбора для получения новых форм и методы сравнительной оценки этих форм на разных этапах селекционного процесса. Теоретическая основа селекции - генетика. В ходе селекционного процесса используются методы многих смежных наук: физиология растений, цитологии, биохимия, растениеводство, фитопатология, энтомология, биотехнологии и т.п.

По определению Н.И. Вавилова, селекция - это эволюция, направляемая волей человека. Понадобились тысячелетия, прежде чем люди перешли от бессознательного отбора к осознанному. Но наиболее быстро и эффективно улучшать растения стали всего лишь около 100 лет назад, особенно после организации научных учреждений по селекции во многих странах мира, возрождения и развития генетики.

Чтобы непрерывно создавать всё более совершенные сорта, селекционер должен проникнуть в тайны генетической программы вида и правильно научно-обосновано определить цели, приоритеты работы, стратегию и тактику создания сорта или гибрида для конкретных условий его возделывания (В.А. Крупнов, 2002).

Основным методом создания популяций для отбора до сих пор остаётся гибридизация. Основателем её у растений считается И. Кельрейтер, который ещё в 1760-х годах провел и описал огромное количество внутривидовых и межвидовых скрещиваний. А в дальнейшем мощным стимулом для развития селекции растений послужили исследования Ч. Дарвина, которые он обобщил в книге «О происхождении видов путем естественного отбора», 1859 г. и открытия Г. Менделя, 1965 г., об основных закономерностях наследования при внутривидовой гибридизации.

В 20 веке использование методов внутривидовой, отдаленной гибридизации и разработке новых методов отбора способствовали быстрому повышению продуктивности и расширению ассортимента используемых культур.

С начала 1970-х гг., когда появилась первая публикация о получении *in vitro* рекомбинантной ДНК, возникла новая наука – генная инженерия. Её основное направление – создание трансгенных растений и животных и разработка принципов генной терапии.

С развитием методов генной инженерии стало возможным выделять, клонировать и даже обрабатывать мутагенами ДНК в системе *in vitro* и затем вводить её назад в клетку. Генетически трансформированные растения впервые получены в 1982 г., основное направление в биотехнологии растений сводится к тому, чтобы получить формы, устойчивые к гербицидам, патогенным грибам, вредным насекомым, с ускоренным ростом, с большей продолжительностью хранения, улучшением их качества и количества и т.д.

# Лекция 1. Теоретические основы селекции растений

## 2.1. Селекция как наука

Селекция растений – наука о выведении новых сортов и гибридов. Она изучает методы создания исходного материала (гибридизация, мутагенез и др.), явления изменчивости и наследственности, методы отбора для выделения новых форм и методы сравнительной оценки этих форм на разных этапах селекционного процесса. Теоретическая основа селекции - генетика. В ходе селекционного процесса используются методы многих смежных наук: физиология растений, цитология, биохимия, растениеводство, фитопатология, энтомология, биотехнологии и т.п.

По определению Н.И. Вавилова, селекция - это эволюция, направляемая волей человека.

В 70-х годах на территории бывшего Союза для улучшения селекционно-семеноводческой работы во всех природно-экономических зонах были созданы и функционировали 53 селекционных центра (селекцентра). Из них: 21 селекцентр комплексные - занимающиеся вопросами селекции основных сельскохозяйственных культур, 14 - специализированные по группам родственных или отдельных культур, 7 - по зерновым, 6 - кормовым культурам, 2 - сахарной свекле, 3 по плодовым и ягодным. В настоящее время на территории России работают 30 селекционных центров.

На селекцентры возложены функции разработки и совершенствования методов селекции и семеноводства, оценки новых сортов и гибридов, осуществление координации селекционных работ.

В состав каждого селекцентра входят отделы по селекции и лаборатории по генетике, цитологии, иммунитету, физиологии устойчивости, технологической оценке и биохимии зерна, семеноводству и семеноведению, механизации селекционно-семеноводческого процесса и др.

Для Северо-Кавказского региона РФ функции селекцентра возложены на Краснодарский НИИСХ, Поволжского - НИИСХ Юго-Востока, Северо-Западного - Северо-Западный НИИСХ, Центральных районов Нечерноземной зоны - НИИСХ ЦРНЗ и Всероссийский НИИ кормов, Центрально-Черноземной зоны – НИИСХ ЦЧП, Западно-Сибирского - Сибирский НИИ растениеводства и селекции, Восточно-Сибирского - Красноярский НИИСХ, Дальневосточного - Дальневосточный НИИСХ и т.д.

История развития селекции растений тесно связана с историей развития земледелия. Они имеют общую закономерность – последовательное улучшение условий возделывания растений, сопровождающееся созданием сортов. В истории приемов возделывания новых сортов культурных растений выделяют четыре этапа: селекция примитивная, народная, промышленная и научная.

## 2.2. Этапы селекции

Примитивная селекция возникла у древних народов приблизительно 20 тыс. лет назад в самом начале зарождения земледельческой культуры. Ее история исчисляется многими тысячелетиями. Постоянно совершенствуясь, искусственный отбор привел к созданию большинства современных культурных растений. При раскопках в Египте были обнаружены семена ячменя, пролежавшие 17 тыс. лет. С очень давних времен человеком стали возделываться такие культуры как полба, чумиза, просо, лен, бобы, лук, виноград, оливковое дерево, финиковая пальма, фасоль, перец, грецкий орех, абрикос, сорго и др.

Для народной селекции характерно постепенное, одновременно с ростом культуры земледелия, совершенствование приемов искусственного отбора. Более определенными становились представления о различиях между формами культурных растений, расширялись и возможности их использования. Ее история охватывает многовековой период. Народная селекция достигла значительных результатов во многих странах мира. Русскими

крестьянами на протяжении длительного периода отбора среди возделываемых культур были сформулированы местные или стародавние сорта.

Промышленная селекция связана с развитием производительных сил общества и работами западноевропейских селекционеров-практиков Галлета, Лекутера, Шифера. Они создали несколько сортов пшеницы, показали их значение и способы выведения. В это время создаются селекционные и семеноводческие фирмы.

В 1774 г. под Парижем была основана известная селекционная фирма Вильморен. Начавшееся в Европе в конце XVIII - начале XIX века развитие капитализма способствовало созданию крупных селекционно-семеноводческих предприятий.

Научная селекция возникла в период развития научной основы селекции. Связывают ее с учением Ч. Дарвина (1809–1882), подытожившего результаты селекции за предшествующий период. Выдвинутое им учение об эволюции органического мира впервые подвело научную базу под селекцию и стало ее первоосновой. Значительный толчок развитию научной селекции дали работы В. Римпау, Ш. Нодена и основоположника генетика Г. Менделя. Выдающееся значение для теории и практики селекции растений имели труды И.В. Мичурина (1855-1935), разработавшего ряд оригинальных методов, используемых при отдаленной гибридизации растений.

С развитием капитализма и повышением производительности сельского хозяйства в конце XIX века в России стала развиваться селекционная работа. Она заметно усилилась с созданием первых опытных учреждений:

в 1884 г. - Полтавского опытного поля, где А.Е. Зайкевич начал изучать сортовой состав русских видов пшеницы и люцерны;

в 1886 г. - Немерчанской и Уладово-Люлинецкой (ныне Винницкая обл., Украина) опытно-селекционных станций по сахарной свекле;

в 1896 г. - Шатиловской сельскохозяйственной опытной станции (ныне НИИ зернобобовых и крупяных культур им. П.И. Лисицина); основал ее выдающийся русский ученый П.А. Костычев. Известна работами по селекции и семеноводству озимой ржи, гречихи и клевера;

в 1899 г. - Верхнячской (ныне Черкасская обл., Украина) опытно-селекционной станции по сахарной свекле;

в 1903 г. - первой селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте (ныне Московская СХА им. К.А. Тимирязева);

в 1909 г. - Харьковской с.-х. опытной станции (ныне НИИГР Украины им. В.Я.Юрьева);

в 1909 г. - Краснокутской опытно-селекционной станции;

в 1910-1914 гг. - Саратовской, Безенчукской, Днепропетровской, Одесской, Мироновской, Ивановской опытно-селекционных и опытных станций.

Наряду с национальными институтами в отдельных развивающихся странах, начиная с 1960 г., были созданы крупнейшие международные центры, осуществляющие широкие селекционные программы по важнейшим сельскохозяйственным культурам:

в 1960 г. Международный НИИ риса (IRRI - International Rice Research Institute Los Bangs) на Филиппинах;

в 1966 г. Международный центр селекции кукурузы и пшеницы (CIMMYT - Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo, Londres) в Мексике;

в 1967 г. Международный институт тропического сельского хозяйства (ИТА - International Institute of Tropical Agriculture Ibadan) в Нигерии;

в 1968 г. Международный центр сельского хозяйства тропиков (CIAI Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali) в Колумбии;

в 1972 г. Международный центр картофеля (CIP - Centro Internacional de la Papa, Lima) в Перу;

в 1972 г. Международный НИИ возделывания сельскохозяйственных культур в полупустынной зоне тропиков (ICRISAT - International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, Hyderabad) в Индии;

в 1976 г. Международный научно-исследовательский центр сельского хозяйства для аридной зоны (ICARDA - International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, Beirut) в Ливане и Сирии;

Ассоциация развития рисоводства в Западной Африке (WARDA - West Africa Rice Development Association, Monrovia) в Либерии.

В последние годы были созданы международные центры и в высокоразвитых странах:

Международный НИИ продовольственной политики (IFPR - International Food Policy Research Institute, Washington) в США;

Международная организация национальных сельскохозяйственных исследований (ISNAR - International Service for National Agricultural Research, The Hague) в Нидерландах;

Международное правление генетических растительных ресурсов (IBPGR International Board for Plant Genetic Resources, Rome) в Италии.

Вышеупомянутые международные научно-исследовательские центры по сельскому хозяйству охватывают практически все сельскохозяйственные регионы мира и действуют как единая, хорошо скоординированная система. Каждый из этих центров имеет широкую и разветвленную сеть станций и опорных пунктов, а также связи с многочисленными организациями.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что значит селекция?
2. Какие этапы выделяют в истории селекции?
3. Что такое селекционный центр и какие функции он выполняет?
4. Основной метод селекции?
5. Место селекции среди прикладных агрономических дисциплин?
6. Какими методами создают исходный материал для отбора?
7. Назовите первые селекционные учреждения России?

#### **Список литературы**

##### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
3. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

##### *Дополнительная*

4. Совеществование законодательной базы по семеноводству и защите интеллектуальной собственности в области селекции сельскохозяйственных растений. Информационные материалы. 2009. - 96 с.
5. . Гужов Ю.Л. Селекция семеноводство культурных растений / Ю.Г. Гужов, А. Фукс, П. Валичек; под ред Ю.Л. Гужова - М.: Агропромиздат, 1991. – 463 с.
6. Компанец М.К. Ученые агрономы России. Из истории агрономической науки. Кн. 2. М.: Колос, 1976, - 160 с.

## Лекция 2. Работы по сбору и изучению растительных ресурсов (банки генетических ресурсов)

### 2.1. Интродукция: натурализация и акклиматизация

Интродукция растений представляет собой область приложения различных биологических наук, она соприкасается со многими из них, заимствуя их теоретические положения и методы (экология, систематика, география, агрономия, лесоведение). Среди ботанических дисциплин, призванных решать вопросы интродукции, одно из ведущих мест принадлежит физиологии растений, поскольку, изучая зависимость процессов жизнедеятельности растений от условий окружающей среды, она вскрывает и механизмы приспособления растений к внешним факторам.

Физиологические исследования призваны помочь интродуктору в поиске и отборе исходных форм растений, изучении их жизнедеятельности в новом месте обитания и в выработке рекомендаций эффективных приемов воздействия на интродуценты для облегчения процесса их адаптации и повышения продуктивности.

Интродукцию растений отличает целеустремленность исследователя при работе с интродуцентами, то есть осмысленное овладение их полезными свойствами и качествами. Характерно также и то, что вид или его популяция вводится в культуру в пределах его ареала, так и за его границами, поскольку в природе нет совершенно идентичных условий, и нормы реакции ограничивают адаптационные возможности вида не только в пределах ареала, но и вне его.

Интродукторы занимаются изучением подбора и переноса растений из одних условий существования в другие, познанием закономерностей изменчивости растительных организмов и разработкой методов освоения и использования в народном хозяйстве.

Акклиматизация (от лат. «ad»- к и греч. «klīma»- климат) – приспособление организмов к новым условиям существования.

Это суммарная реакция растений на изменившиеся условия среды или воздействия человека при интродукции.

Акклиматизация возможна двумя путями: 1) изменением обмена веществ организмов. Такого рода изменения (модификации) не наследуются и определяется нормой реакции организма. В этом случае происходит натурализация (например, многие злостные и карантинные сорняки и вредители, имеющие широкую норму реакции генотипа и свободно распространяющиеся по планете). При этом генетическая структура популяции или вида не изменяется. 2) изменением генетической структуры вида. Это истинная акклиматизация.

Фактором, определяющим генетическую структуру вида и обуславливающим акклиматизацию является естественный отбор. В онтогенезе акклиматизация определяется богатством генофонда популяции. Некоторое значение при акклиматизации имеют спонтанные мутации, но частота их невелика.

Акклиматизация происходит при переселении организмов в новые для них районы или места, где они ранее были истреблены (реакклиматизация).

Акклиматизация наблюдается при изменении условий обитания, например, при вырубке лесов или посадке лесных полос, орошении пустынь или осушении болот. В этих случаях одни организмы откочевывают или (как растения) гибнут, другие приспособляются к новым условиям, т.е акклиматизируются.

Акклиматизироваться могут как культурные виды животных и растений при их интродукции (искусственная акклиматизация), так и дикие виды в природных условиях (ес-

тественная акклиматизация) при переселении в новые районы (миграции или кочевки животных, случайный перенос растений человеком, животными, ветром). Еще в глубокой древности кочующие племена переносили с собой семена полезных диких растений и переселяли животных, которые акклиматизировались в новых для них условиях. Расселению животных и растений способствовали позже развитие мировой торговли и средств транспорта.

Что касается термина «натурализация», введенного А. Декандром (1855), то разные авторы вкладывают в него различные понятия. Сам Декандоль понимал под натурализацией высшую степень приспособленности интродуцируемого вида, способного в новом районе не только проходить полный жизненный цикл без помощи человека, но и выживать, то есть входить в состав местной флоры и выдерживать конкуренцию с местными видами. Такого же мнения придерживаются и другие авторы (Малеев, 1933; Базилевская, 1964; Харкевич, 1966 и др.).

## 2.2. ВНИИР - ресурсное подразделение отрасли в России

Ресурсное подразделение отрасли представлено учреждениями, функция которых заключается в мобилизации растительных ресурсов - это сбор коллекций растительных форм, изучение, сохранение и вовлечение в селекционную работу путем передачи их селекционным учреждениям.

Сбор различных образцов растений осуществляется путем экспедиций, обменом между различными учреждениями и другими способами.

Изучение ведется в различных зонах, соответствующих биологическим особенностям той или другой формы, с целью выяснения ценности материала (урожайности, стойчивости к болезням. Присутствия каких-то ценных генов и т.д.).

Задача сохранения коллекций вытекает из ограниченности жизненного цикла во многих случаях одним годом. Материал приходится пересевать, так как семена с течением времени утрачивают жизнеспособность. Чтобы делать это как можно реже, хранение семян осуществляют в специальных режимах - при низкой температуре и определенной влажности воздуха. Образцы семян - национальное богатство, поэтому крупные хранилища часто имеют статус национальных.

Распространение коллекционных материалов для работы с ними в селекционных учреждениях происходит различными путями, но неизменным элементом этой работы является информация о свойствах образцов, которыми располагает ресурсное учреждение.

В России центром мобилизации растительных ресурсов является ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, расположенный в Санкт-Петербурге. Для того чтобы изучать и поддерживать коллекционные образцы, ВНИИ растениеводства имеет сеть опытных станций, расположенных в различных климатических зонах.

ВИР имеет также национальное хранилище семян на Кубани (опытная станция «Отрада Кубанская»).

Структура ВИРа состоит из отделов по культурам или группам культур. Имеется отдел интродукции.

Информация о свойствах образцов, которыми располагает ВИР, дается в виде каталогов. Эти каталоги часто строятся по тематическому принципу, например «Образцы пшеницы с высокими хлебопекарными качествами».

ВИР проводит семинары по какой-либо культуре на одной из станций, где представлен максимально возможный набор образцов, чтобы селекционеры имели возможность ознакомиться с исходным материалом для селекции в полевых условиях.

Чтобы сократить время до включения ценных образцов в селекционный процесс крупные селекционные учреждения организовали свои ресурсные отделы и лаборатории по важнейшим культурам и свои карантинные питомники с целью напрямую получать ма-

териалы из-за границы. Такие подразделения имеют ВНИИ кормов, Краснодарский НИИ-ИСХ, ВНИИ льна, ВНИИ ССОК. По сути коллекции институтов являются неотъемлемой частью национального генетического банка растительных ресурсов, который курирует ВИР. Принципиальное отличие коллекций ВИРа от коллекций учреждений заключается в том, что последние представлены образцами, непосредственно вовлекаемыми в селекционную работу, ВТО время как коллекции ВИРа более обширны и содержат образцы, которые, возможно, будут использованы в будущем. Таким образом, здесь представлен, насколько это возможно, весь потенциал данной культуры, и ВИР занимается не только селекцией, но и систематизацией культурной флоры, т.е. ботанической. Похожую работу проводит ВНИИ льна, поэтому его коллекция имеет статус национальной.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что такое интродукция, акклиматизация и натурализация растений?
2. Какие способы акклиматизации применялись И. В. Мичуриным?
3. Какова структура ВНИИР им. Н.И. Вавилова и его основные функции?
4. Роль ВНИИР им. Н.И. Вавилова в мобилизации исходного материала для селекции.

### **Список литературы**

#### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
3. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

#### *Дополнительная*

4. Совешенствование законодательной базы по семеноводству и защите интеллектуальной собственности в области селекции сельскохозяйственных растений. Информационные материалы. 2009. - 96 с.
5. . Гужов Ю.Л. Селекция семеноводство культурных растений / Ю.Г. Гужов, А. Фукс, П. Валичек; под ред Ю.Л. Гужова - М.: Агропромиздат, 1991. – 463 с.
6. Компанеец М.К. Ученые агрономы России. Из истории агрономической науки. Кн. 2. М.: Колос, 1976, - 160 с.

### Лекция 3. Исходный материал для селекции

В настоящее время число жителей планеты удваивается каждые 40, а потребность в ресурсах каждые 20-30 лет. Человеком за всю историю существования в культуру земледелия введено 5 тыс. видов растений и лишь 15-20 видов обеспечивают 90 % всей производимой и потребляемой продукции.

Все разнообразие растительных форм, как дикорастущих, так и возделываемых человеком, которые используются для создания новых сортов культурных растений, называют исходным материалом.

Любая культура может быть представлена множеством видов, подвидов, экологических групп, разновидностей, форм, сортов, биологических типов, различающихся морфологическими, биологическими и хозяйственными признаками и свойствами – все это и есть исходный материал.

По происхождению исходный материал делят на местный (который в течение длительного времени формировался в каком-то регионе и хорошо приспособлен к местным условиям) и интродуцированный, т.е. перемещенный в местность, где он раньше не произрастал. Он может быть сформирован простейшими приемами искусственного отбора в естественных условиях (сорта народной селекции) или естественным отбором - дикорастущие формы и создаваться искусственным путем: гибридизацией, мутагенезом, культурой клеток, тканей и т.д.

Громадным источником исходного материала являются центры происхождения культурных растений.

Вавилов Н.И. установил 8 самостоятельных мировых очагов (центров) происхождения важнейших культурных растений, т.е. 8 самостоятельных областей введения в культуру различных растений:

1. Китайский центр. Охватывает горные области Центрального и Западного Китая с прилегающими к ним низменными районами. Характеризуется исключительно большим числом видов культурных растений (Вавилов выделил 136) - представителей умеренной, субтропической и тропической зон.

2. Индийский (Индостанский) центр. Охватывает полуостров Индостан, включая Бирму и индийский штат Ассам, но исключая Северо-Западную Индию. Из этого центра происходят 117 видов культурных растений.

3. Среднеазиатский центр. Включает Северо-Западную Индию (Пенджаб), Северную часть Пакистана, Афганистан, Таджикистан, Узбекистан и Западный Тянь-шань. Здесь было обнаружено 42 вида культурных растений.

4. Переднеазиатский центр сосредоточен в Передней Азии, включая внутреннюю Малую Азию, все Закавказье, Иран и горную Туркмению. Здесь Н.И. Вавилов выделил 84 возделываемые культуры. Центр отличается исключительным разнообразием видов пшеницы, девять из которых эндемичны для данного региона. Малая Азия и Закавказье - родина ржи. Здесь сконцентрирован мировой потенциал европейского плодоводства.

5. Средиземноморский. Характеризуется своеобразным набором культурных растений. Всего здесь обнаружено 84 вида культурных растений, среди них много овощных: свекла, капуста, салат. Центр считается вторичным.

6. Абиссинский. Автономный мировой очаг культурных растений в Африке, в котором выделено 38 культур. Здесь самое большое разнообразие форм ячменя, родина, кофейного дерева, финиковой пальмы, хлебного сорго, нута, абиссинского банана.

7. Южноамериканский и Центральноамериканский. Основной очаг кукурузы, американских видов фасоли, трех видов тыквы. Всего здесь обнаружено 49 сельскохозяйственных культур.

8. Южноамериканский (Перувиано-Эквадору-Боливийский). Охватывает горные области и плоскогорья Колумбии, Эквадора, Перу, Боливии. В этом центре найдено 45 возделываемых культур. Здесь большое разнообразие форм картофеля, зерновых культур,

табака, томата, перца, плодовых, прямых, тыквенных, хлопчатника, наркотических растений.

Дополнительно к основному южноамериканскому Н.И. Вавилов выделил еще два субочага:

Чилоанский, включающий четыре культуры - обыкновенный картофель, мадию, чилоанский костер и землянику;

Бразильско-Парагвайский - небольшой локальный район с 13 культурами, среди которых каучуковое дерево, маниок, арахис, некоторые виды какао, ананас, фейхоа и др.

Выделенные центры формирования культурных растений находятся в тропической и субтропической зонах, около или на горных массивах, плоскогорья.

Для селекции растений очень важны знания о генцентрах, где накапливались и распределялись отдельные гены (окраски, формы, устойчивости к патогенам и т.д.), что необходимо для поиска нужных генетических источников.

В 1968 г. П.М. Жуковский углубил теорию Н.И. Вавилова и выделил 12 мегацентров и 102 эндемичных микроцентра культурных растений и их сородичей, сохранив основные теории, выдвинутые Н.И. Вавиловым. Эти мегацентры таковы: 1. Китайско-Японский; 2. Индонезийско-Китайский; 3. Австралийский; 4. Индостанский; 5. Среднеазиатский; 6. Переднеазиатский; 7. Средиземноморский; 8. Африканский; 9. Европейско-Сибирский; 10. Среднеамериканский; 11. Южно-Американский; 12. Северо-Американский, а также 102 микрогенцентра.

Учение о центрах происхождения культурных растений дает возможность селекционеру точнее оценить исходный материал и более эффективно вести поиск нужных признаков и свойств растений, которые носят названия доноров и источников. *Источник* - это образец (сорт, вид, форма), обладающий, например, свойством устойчивости. Однако не установлено, может ли данное свойство передаваться потомству при гибридизации, а если может, то, насколько легко, т.е. как оно наследуется. Неизвестна и генетическая природа устойчивости. *Донор* образец, устойчивость которого достаточно легко передается гибридам. В ряде случаев известна и ее генетическая природа (моно-, олиго-, полигенность, доминантность, рецессивность и т.д.), т.е. донор – это источник, изученный в селекционно-генетическом отношении, хотя не каждый источник может быть донором без предварительной работы с ним.

На современном этапе предъявляют качественно новые требования к мобилизации мировых растительных ресурсов в плане сбора, хранения и использования генофонда, в том числе введения в культуру новых видов растений, обладающих конституционной устойчивостью к экологическим стрессорам. Генофонд рассматривается как постоянно эволюционирующая, динамичная система. Новое понимание роли рекомбинационной системы вида в определении его «доместикационного потенциала», Жученко, 1996, 1999, предполагает развитие имеющегося видообразия высших растений. Наряду с генодонарами хозяйственно ценных признаков и адаптивных реакций, значительно большего внимания заслуживает создание генетических коллекций генетических систем преобразования генетической информации, включающих гес-системы, *mei*-мутанты, гаметоцидные гены, полиплоидные структуры, разные типы рекомбинационных систем (открытые, закрытые, ограниченные), системы репродуктивной изоляции и др.

Сохранение естественного генетического разнообразия растений было и остается главным условием и источником непрерывного селекционного улучшения культурных растений. Любой вид и популяция, не обладающая потенциалом генетической вариативности, в постоянно меняющихся условиях внешней среды не имеют не только эволюционного, но и селекционного будущего. В этом состоит опасность снижения генетического разнообразия растений в масштабе биосферы и каждого агроландшафта. Успех селекции любой культуры растений в настоящее время, а тем более в будущем, будет определяться не только соответствующим масштабом работ, но и уровнем её цитологической изученности. Постоянный рост урожайности наиболее изученных культур был бы невозможен без раз-

работки частной генетики, поддержания генофонда, разработки генетических методов преодоления межвидовой несовместимости и т.д.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости сформулирован и обнародован Н.И. Вавиловым в 1920 г. на 3-м Всероссийском съезде селекционеров и генетиков в г. Саратове. Подобная изменчивость раньше была замечена Ч. Дарвином (1859 г.) при обосновании дивергентной эволюции в книге «Происхождение видов» и названа параллельной изменчивостью. Суть ее заключалась в том, что у некоторых видов есть одинаковые признаки. Параллели изменчивости Н.И. Вавилов назвал их гомологами и обозначил ряды видов как  $L_1 (a+b+c+d+\dots)$  и  $L_2 (a+b+c+d+\dots)$ , где  $L_1, L_2$  – виды (линеолы);  $a, b, c, d, \dots$  – признаки, по которым различаются отдельные виды; а ряды родов как  $C_1 (a+b+c+d+\dots)$ ,  $C_2 (a+b+c+d+\dots)$ , где  $C_1, C_2$  – роды;  $a, b, c, d, \dots$  – признаки, по которым различаются отдельные роды.

На основе сходства рядов признаков Н.И. Вавилов сформулировал закон: виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, чем ближе генетически виды и роды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

Целые семейства растений характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящим через все роды и виды семейства. В основе ее лежит сходная, наследственная основа.

Морфологические изменения в какой-то период подвергаются действию закона номогенеза, т.е. формы не случайны, а связаны с законами действия системы ДНК-РНК-белок. Морфологические изменения очень устойчивы, но они в пределах нормы реакции.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволяет предсказать, что можно найти в природе и что можно получить мутационным путем.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости иногда сравнивают по значимости с периодической системой элементов, разработанной Д.И. Менделеевым. Он позволяет предугадать открытие форм, еще не найденных у данного вида, но обнаруженного у другого близкого вида. Так, в 1927 г немецкий генетик Э. Баур, исходя из закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, предположил, что у горького люпина, возделываемого только на зеленое удобрение должны возникать безалкалоидные формы, которые можно использовать на корм животным. В результате проведенного массового анализа 2,5 млн. растений на содержание горького алкалоида, было выделено 5 растений с низким содержанием алкалоида, которые стали родоначальниками новой культуры – кормового люпина.

#### Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое исходный материал?
2. Как делят исходный материал по происхождению?
3. Какими методами можно получить исходный материал?
4. Перечислите центры происхождения культурных растений, выделенные Н.И. Вавиловым?
5. Какие изменения в классификацию центров происхождения внес П.М. Жуковский?
6. Где и кем впервые озвучен закон гомологических рядов в наследственной изменчивости?
7. Что значит микрогенцентры, и сколько их по классификации П.М. Жуковского?
8. Что значит интродукция и каково ее практическое значение?
9. Каково значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированного Н.И. Вавиловым, для селекции?
10. Каковы организационные формы международной координации работ по созданию и использованию генофондов растений?

## Список литературы

### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. Пособия для студентов высш. Учеб. Заведений).
3. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

### *Дополнительная*

4. Совершенствование законодательной базы по семеноводству и защите интеллектуальной собственности в области селекции сельскохозяйственных растений. Информационные материалы. 2009. - 96 с.
5. . Гужов Ю.Л. Селекция семеноводство культурных растений / Ю.Г. Гужов, А. Фукс, П. Валичек; под ред Ю.Л. Гужова - М.: Агропромиздат, 1991. – 463 с.
6. Жученко А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. – Ростов – на – Дону: ЗАО: Книга, 2012. – 256 с.
7. Жученко, А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1990. – 432 с.

## Лекция 4. Генетические методы создания исходного материала

Не все задачи можно решить внутривидовой гибридизацией, поэтому часто для решения более сложных задач прибегают к отдаленной гибридизации, с помощью которой можно:

1. улучшать сорта за счет передачи им отдельных хозяйственно ценных признаков и свойств, например, устойчивости к болезням от диких видов, при сохранении токсонимической целостности последнего. Он основан на повторных скрещиваниях гибридных потомств с улучшаемым сортом. Процесс, в результате которого малое количество зародышевой плазмы одного вида передается другому, получил название *интрогрессии*;

Дикие сородичи культурных растений имеют гены устойчивости ко многим патогенам, отобранные в ходе эволюционного процесса. Наиболее устойчивые виды возникают в результате естественного отбора на постоянном инфекционном фоне. Например, в Закавказье возникли иммунные эндемичные виды *T. тимофеева* и *T. милитине*. У подсолнечника в южных штатах США и прилегающих районах Мексики на постоянном инфекционном фоне сформировались высоко устойчивые формы диких видов *H. agrophyllus*, *retiolaris*, *tuberosus*.

Практическим полигоном для отбора устойчивых форм служат коллекции видов и сортов с.-х. учреждений (банки генов).

Процесс интрогрессии генетического материала в геном сорта состоит из следующих этапов:

1. получения гибридов между источником генов устойчивости и культурной формой; насыщения гибрида генетическим материалом культурного сорта с помощью системы возвратных скрещиваний (беккроссов); отбор растений, сочетающих устойчивость с хозяйственно-ценными свойствами.
2. при скрещивании близкородственных видов путем генетической рекомбинации можно добиться наиболее желательного сочетания признаков обоих родителей;
3. получить признак, не свойственный ни одному из родителей (окраска, форма, размер, которые важны особенно в декоративном садоводстве);
4. при скрещивании отдалённых форм часто в  $F_1$  проявляется сильный гетерозис, что можно использовать на практике;
5. путем межвидовых скрещиваний и последующего удвоения числа хромосом можно получить аллополиплоиды, объединяющие свойства обоих видов, пример, культура тритикале.

Основные проблемы таких скрещиваний – плохая скрещиваемость видов, стерильность гибридов первого поколения и сцепленность признака устойчивости с отрицательными свойствами дикарей. Поэтому в настоящее время разработаны и другие методы селекции.

Геномная инженерия – предполагает манипуляцию с геномами полиплоидного вида. Наиболее существенные результаты получены при работе с родами мятликовые и паслёновые. Как правило, на первом этапе получают промежуточные амфиплоиды, затем колхицинированием удваивают набор хромосом и полученные амфидиплоиды включают в программу насыщающих скрещиваний.

В интрогрессивной селекции пшеницы плодотворный этап в развитии работ начался после изучения геномного состава рода тритикум и родственных видов. Согласно филогенетическим данным геном А превнесен в древнюю прародительскую форму мягкой пшеницы от *T. урарту*, геном В предположительно *Ae. спельтоидес*, а геном Д *Ae. скварроза*. В современной мягкой пшенице лишь геном Д сохранил гомологию с исходным видом *Ae. скварроза*. Этот геном имеют тетраплоидные виды эгилопса - *вентрикоза* и *цилиндрика*, при скрещивании которых с мягкой пшеницей наблюдается нормальная конъюгация хромосом генома Д разных видов, при этом интрогрессия осуществляется в виде небольшой

транслокации посредством кроссинговера, что обеспечивает получение форм с минимальным набором признаков дикого вида.

В КНИИСХ получены тетраплоиды мягкой пшеницы сорта Аврора лишённые генома D (AABB) от скрещивания мягкой пшеницы с твердой. В F<sub>1</sub> получены не стабильные пентаплоиды AABBDD, у которых при мейозе в гаметы отходит разное число хромосом генома D. В их потомстве с помощью цитологических методов отобрали тетраплоид AABB названный тетра-Аврора. Затем получили амфидиплоиды между тетра-Авророй и *Ae. squarrosa* (DD), которые легко скрещиваются с мягкой пшеницей. Уже после третьего беккросса появились линии по фенотипу очень близкие к сорту Аврора, но отличающегося от него устойчивостью к бурой ржавчине. Тетра-Аврору использовали и при скрещивании мягкой пшеницы с эгилопсом зонтичным, что позволило перенести в D-геном пшеницы новый ген устойчивости.

В отличие от генома D геномы A и B мягкой пшеницы значительно изменились в процессе эволюции. Поэтому определенная часть генов, имеющих в геномах A и B диких видов пшеницы и эгилопсов, труднодоступна для переноса в мягкую пшеницу посредством кроссинговера. Результативность работ повысилась после обнаружения в геноме мягкой пшеницы генетической системы, регулирующей нормальную бивалентную конъюгацию гомологичных хромосом в мейозе. Установлено, что ген мягкой пшеницы Ph подавляет конъюгацию между гомеологичными хромосомами, принадлежащими к разным геномам. У мутанта с геном ph происходила частичная конъюгация между хромосомами разных геномов. К настоящему времени в результате гомеологичной конъюгации хромосом в геном пшеницы переданы гены устойчивости к болезням от *Sekale cereale*, *Ae. speltoides*, *Ae. comosa*, *Ae. distichum* и др.

Классическим примером отдаленной гибридизации является гибрид ППГ 559, полученный Н.В. Цициным от межродового скрещивания имеющего высокую степень устойчивости к пыльной, твердой головне и мучнистой росе.

В селекционный процесс введены набор новых генов устойчивости: пшеницы к бурой ржавчине (LrM, LrM<sub>2</sub>, LrM<sub>3</sub>, LrH, LrS, LrTt<sub>1</sub>, Lr LrTt<sub>2</sub>, Lrsp); ячменя к пыльной головне (Un 13, Un 14); ржи к ржавчине Pd, Pd 1; гороха к аскохитозу gar, garn; и др.

В УСГИ путем скрещивания пшеницы с *Aegilops cylindrical* были созданы ценные источники групповой устойчивости к заболеваниям: мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчине, септориозу, твердой и пыльной головне и фузариозу колоса.

В КНИИСХ получены стабильные формы пшеницы, несущие гены устойчивости ко всему комплексу заболеваний пшеницы от *T. timopheevii*, *T. milicinae*, *Ae. squarrosa*, *Ae. sharonensis*, *Ae. umbellulata*, *Ae. speltoides*, *Ae. glaucum*, *S. cereale*.

Интересны иммунные аналоги сорта яровой пшеницы Саратовская 29, полученные в отделе иммунитета ВИР путем скрещивания пшеницы с *Ae. speltoides*. Эти линии несут ген устойчивости к бурой ржавчине LrSp, тесно сцепленный с гаметоцидным геном Gc, который получил название «кукушкин ген» за то, что вызывает элиминацию гамет, несущих рецессивный ген gc. В результате при скрещивании с иммунными линиями образуются только гаметы с доминантными генами LrSpGc, и устойчивость быстро закрепляется в гибридном потомстве.

Картофель поражается широким набором заболеваний и вредителями. В России наиболее вредоносны фитофтороз и группа вирусных заболеваний (основные возбудители – вирусы X, S, M, F, Y, L), ежегодно снижающие урожай на 10-50 %. Среди широкого набора видов выделены: *S. ascaule* - иммунитет к вирусу X, полевая устойчивость к вирусу L; *S. chacoense* – иммунитет к вирусу X, Y, полевая устойчивость к вирусам L, M; *S. demissum* – иммунитет к вирусу Y, полевая устойчивость к вирусу L и т.д. на основе генетического материала диких видов созданы устойчивые к заболеванию сорта: Детско-сельский, Свитанок, Луговской и др.

У подсолнечника созданы сорта с комплексным иммунитетом на базе межвидовых скрещиваний с *H. tuberosus*, *Y. rigidus* и др.

Интрогрессия является важнейшим способом пополнения генетических резервов культурных видов, которые селекционеры активно используют для создания устойчивых форм растений.

Хромосомная инженерия - при переносе крупных участков хромосом в геном культурного растения исследователи сталкивались с низкими хозяйственными признаками материала, вызванными сцеплением локусов устойчивости с генами диких видов, поэтому работа по интрогрессии генов устойчивости диких видов крайне трудоемка и длительная.

Американский генетик Сирс, 1956, разработал способ введения небольших транслокаций чужеродного материала в геном растений. Метод получил название хромосомной инженерии, он основан на 2-х идеях:

- целенаправленном введении нужных хромосом в геном растения с помощью моносомных линий;

- применения ионизирующих излучений.

Облучение приводило к образованию множественных разрывов в хромосомах и способствовало переносу малых фрагментов дикого вида в геном пшеницы. Так получен устойчивый сорт Трансфер с геном Lr 9, который активно используется в селекции, обеспечивая иммунитет ко всем расам возбудителя бурой ржавчины в мире в течение полувека.

Под руководством Найта и Шарма в геном мягкой пшеницы перенесен ген устойчивости к бурой ржавчине от пырея удлиненного, получивший название Lr 19, который обеспечивал устойчивость ко всем расам бурой ржавчины в мире в течении 40 лет. Аналогично создана линия Трансек, несущая гены устойчивости к бурой ржавчине (Lr 25) и мучнистой росе от ржи; линии с генами устойчивости к стеблевой ржавчине от пырея и т.д.

Перенос генов в клетки других организмов. Известны многочисленные методы, с помощью которых можно внедрить чужеродную ДНК, в геном того или иного организма.

В качестве реципиентов, в геном которых встраиваются чужеродные гены, используют клетки культуры, эмбриональные клетки млекопитающих, некоторых растений, дрозофилы, пронуклеусы млекопитающих, у растений протопласты, изолированные клетки и ткани, микроспоры, незрелые зиготические зародыши.

*Микроинъекция.* С помощью тонких стеклянных микропипеток (диаметром 0,1-0,5 мкм) и микроманипулятора можно ввести в ядро клетки млекопитающих векторную ДНК с включенным в нее трансгеном. Эффективность (частота интеграции трансгена в геном) такой трансформации достигает 50 %, т. е. в 50 из 100 инъецированных клеток происходит трансформация. Число молекул ДНК, вводимых за одну инъекцию, колеблется от 100 до 300 000.

С помощью микроинъекций осуществляется трансформация у дрозофилы.

Для микроинъекций в клетки растений используются микроиглы с наружным диаметром 2 мкм. Трансформация растительных клеток происходит с эффективностью 10-20 % независимо от типа вектора.

*Электропорация.* Метод основан на том, что импульсы высокого напряжения обратимо увеличивают проницаемость биомембран.

На растительные протопласты (или животные клетки) и находящуюся в окружающей среде ДНК действуют высоковольтным импульсом (200-350 В, длительность 54 МС). Через образующиеся на короткое время поры ДНК проникает в клетку.

*Трансфекция.* Это встраивание чужеродной ДНК в культивируемые эукариотические клетки в результате обработки их изолированной ДНК. Эффективного поглощения ДНК удалось достичь при добавлении к ней ионов кальция. Предполагают, что клетки преимущественно поглощают частицы кальциевого преципитата ДНК по механизму фагоцитоза, а затем небольшая часть проникших в клетку молекул встраивается в хромосомную ДНК.

Упаковка в липосомы. Это один из методов, используемых для защиты трансформирующего генетического материала от разрушительного действия нуклеаз, присутствующих вне клеток. Липосомы - это сферические образования, оболочки которых состоят из

фосфолипидов, внутри которых располагается трансформирующая ДНК. Липосомы захватываются клетками, и ДНК попадает внутрь.

*Бомбардирование микрочастицами.* Это один из самых эффективных методов трансформации однодольных растений. В качестве исходного материала для трансформации берется суспензионная культура, каллусная ткань или 4-5-дневные культивируемые незрелые зародыши однодольных культур. Для бомбардирования используют частицы золота или вольфрама размером 0,6-3 мкм, на которые наносится ДНК вектора, содержащего необходимый для трансформирования трансген. Этими частицами заряжают «генные пушки», после выстрелов, из которых частицы, содержащие гены, проникают в клетки и ядра. Клетки в направлении выстрела чаще всего гибнут, в то время как в зоне 0,6-1 см от центра находятся наиболее удачно трансформированные клетки. Частицы могут проникать на глубину 2-3 клеточных слоев.

Удивительную по простоте и дешевизне конструкцию «генной пушки» предложил Р. К. Салаяев. По его замыслу металлические шарики, на которые нанесена ДНК, прикрепляются на фронтальную сторону тефлоновой пульки от духового ружья. На свободный конец ствола надевается специальная насадка. После выстрела пуля вылетает из ствола и застревает в отверстии насадки. Золотые (вольфрамовые) шарики с прикрепленной ДНК в силу инерции отрываются, летят в сторону клеточной суспензии, помещенной в 10-15 см от конца насадки, и прошивают клетки и ядра.

Генетически трансформированные растения впервые были получены в 1982 г. в работах П. Замбрыски с соавторами.

Основные направления в биотехнологии растений сводятся к тому, чтобы получать формы, устойчивые к гербицидам, патогенным грибам и вредным насекомым, с ускоренным ростом, с большей продолжительностью хранения плодов, улучшением их качества и увеличением количества. Приведем несколько примеров.

К настоящему времени клонированы гены, кодирующие не чувствительные к действию гербицидов ферменты-мишени, что позволило получить трансгенные растения, устойчивые к таким гербицидам, как глифосат (Roundup), хлорсульфуруновые и имидазолиновые производные.

Изолированы также гены, кодирующие ферменты деградации некоторых гербицидов, что позволило получать трансгенные растения, устойчивые к фосфинотрицину, далапону и др. В 1997 г. сорт сои, устойчивый к Roundup, был признан в США сельскохозяйственным продуктом года.

Давно было известно, что бактерия *Bacillus thuringiensis* продуцирует белок, очень токсичный для многих насекомых, но безвредный для млекопитающих. Это протоксин, расщепляющийся в кишечнике насекомых и превращающийся в активный токсин (дельта-токсин). Встраивание гена *bt*, кодирующего этот токсин, в геном растений позволяет получить растения, не поедаемые насекомыми.

С помощью подобных подходов в 1993 г. в США были получены сорта хлопка и кукурузы, а также картофеля, устойчивого к колорадскому жуку.

Получены трансгенные растения осины, которым ввели гены *ugt* из кукурузы и *асВ*<sup>р302</sup> из арабидопсиса, влияющие на скорость роста.

К настоящему времени показано, что растения могут производить белки животного происхождения. Встраивание в геном арабидопсиса химерного гена, состоящего из части гена запасного 2S-белка арабидопсиса и кодирующей части для нейропептида - энкефалина, приводило к синтезу химерного белка в количестве до 200 нг на 1 г семян. Два структурных белковых домена были связаны последовательностью, узнаваемой трипсином, что давало возможность в дальнейшем легко изолировать чистый энкефалин. Такие примеры многочисленны.

В 1995 г. в США была закончена экспериментальная проверка и получено разрешение федеральных властей на возделывание и коммерческое использование трансгенных растений рапса с измененным составом растительного масла, включающего вместе с обычными

16- и 18-членными жирными кислотами также до 45 % 12-членной жирной кислоты - лауриновой, необходимой для производства стиральных порошков, шампуней, косметики.

Проводятся многочисленные исследования по получению трансгенных растений, накапливающих целлюлозу, крахмал.

Выработаны подходы к манипулированию генами, влияющими на синтез фитогормонов, скорость роста, устойчивость к вредителям: грибы, бактерии, нематоды, вирусы, а также к абиотическим факторам (засуха, засоленность). Растения становятся продуцентами вакцин, фармакологических белков и антител. Получены и испытываются трансгенные растения хлопка с уже окрашенным волокном.

Вообще в мире применение трансгенных растений стремительно расширяется: в 1996 г. в США они занимали площадь 3 млн. акров (1 акр = 0,404 га), в 1997 - 13-15 млн. акров, в 1998 г. - не менее 60 млн. акров [Глеба, 1998].

Человечество занимается биотехнологией микроорганизмов, осознанно или нет, уже много веков. Современная мощная технология, связанная с переносом генов, возникла не так давно - примерно с середины 70-х гг. Началом промышленной генной инженерии принято считать 1980 г., когда в США был выдан первый патент на генно-инженерный штамм микроорганизма, способного разлагать нефть.

В результате использования генно-инженерных методов изменилось содержание современной промышленной микробиологии в следующих аспектах:

1. Существенно повысилась продуктивность микроорганизмов путем введения дополнительных генов, увеличения их числа или активности.

2. В результате введения в микробную клетку новых генов удалось изменить питательные потребности микроорганизмов, т. е. стало возможно выращивать их на другой среде.

3. Микроорганизмы стали синтезировать несвойственные им вещества. Некоторые белки человека, синтезированные в клетках микроорганизмов, в том числе инсулин, интерфероны, интерлейкины, находят терапевтическое применение.

Плоды успехов в области биотехнологии пожинают в основном США, на долю которых приходится около 63 % производства всех биотехнологических медицинских препаратов, в странах Западной Европы - 25 %, в Японии - 7 %.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что означает отдаленная гибридизация?
2. Какие селекционные задачи можно решить с помощью отдаленной гибридизации?
3. В каких случаях метод отдаленной гибридизации имеет преимущества перед другими методами селекции?
4. Кто из селекционеров внес большой вклад в разработку методов отдаленной гибридизации?
5. Какие трудности встречаются на пути использования отдаленной гибридизации и каковы пути их преодоления?
6. Как передаются признаки при межвидовой гибридизации?
7. Что означает генная инженерия?
8. Методы получения трансгенных растений?
9. Какова роль хромосомной инженерии и на чем она основана?
10. Какую роль играет отдаленная гибридизация в защите растений от патогенов?

#### **Список литературы**

##### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Плотникова Л.Я. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / учебник и учебное пособие для студентов ВУЗов, под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: КолосС, 2007. – 359с.

3. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. Пособия для студентов высш. учеб. заведений).
4. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

*Дополнительная*

5. Жмулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
6. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
7. Новиков, Н.Н. Биохимия растений. – Учебник для Вузов. - М.: КолосС, 2012. – С. 74-110 (679с.).
8. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005.– 552с.

## Лекция 5. Роль мутагенеза и полиплоидии в селекции растений

В природе под действием факторов окружающей среды иногда возникают естественные (спонтанные) мутации. В зависимости от характера изменения наследственных структур мутации делят на 2 основных типа: генные, или точковые, и хромосомные перестройки. Генные мутации появляются в результате изменения молекулярной структуры мутировавшего гена, т.е. нарушения специфической последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Эти изменения не приводят к нарушениям в процессе мейотического деления при образовании гамет. Хромосомные мутации сопровождаются разрывами и различными последующими структурными перестройками хромосом. Любое из этих изменений сопровождается обычно проявлением нового признака или свойства. Для селекции более важны генные мутации, так как хромосомные мутации приводят в основном к снижению плодовитости и другим отрицательным последствиям. К мутациям относят и изменения, связанные с кратным увеличением или уменьшением основного числа хромосом.

При генных мутациях происходит замена нуклеотидов в ДНК (транзиции, трансверсии) или сдвиг рамки считывания информации (делеции или вставки нуклеотидов), хромосомные перестройки (делеции, дупликации, инверсии, транслокации), при геномных получаются эуплоиды, анеуплоиды и гаплоиды.

Мутации могут возникать в любой клетке организма. У растений размножаемых семенами, потомству передадутся только те мутации, которые появляются в зародышевых клетках или в тех соматических клетках, от которых через цепи последовательных делений берут свое начало половые клетки. У вегетативно размножающихся растений возникающие в соматических клетках мутации могут передаваться при клонировании, таким путем создаются мутантные клоны.

У отдельных видов внутри рода вместо обычного двукратного набора хромосом можно найти трех-четыре кратные и более хромосомные наборы. Таким образом, роды растений образуют полиплоидные ряды, в которых виды с разным набором хромосом отличаются не только по их морфологическим признакам, но и по биологическим особенностям. Селекционеры в своей практике используют ботанические и хозяйственные особенности для распознавания видов пшеницы с разным числом хромосом: однозернянки с 14, твердой с 28 и мягкой пшеницы с 42 хромосомами. Во всех видах пшеницы, кратно повторяется исходное (гаплоидное) число - 7 хромосом. Примеров 'полиплоидных рядов много, потому что полиплоидия у растительных организмов довольно широко распространена в природе. Она сыграла большую роль в эволюции растительных форм и происхождении растений. Особенно большое значение приобретают полиплоидные виды в условиях, неблагоприятных для существования простых диплоидных видов, например, в суровых условиях севера, высокогорных районах, в условиях знойных пустынь. Причиной повышенной выживаемости много хромосомных видов по сравнению с диплоидами является их большая приспособленность к условиям жизни, в которых они обитали и распространялись.

Внешними факторами, вызывающими увеличение числа хромосом в природных условиях, являются преимущественно температурные воздействия - необычно низкие или, высокие. Увеличение числа хромосом сопровождается биохимическими изменениями, возрастанием их мощности, повышением выносливости к низким или высоким температурам и т. д. На значение полиплоидии в эволюции растений указывает также тот факт, что естественные полиплоиды составляют более половины видов высших растений. Естественные полиплоидные виды и искусственно получаемые формы относят к двум типам. Первый тип - это так называемые а т о п о л и п л а и д ы, представляющие собой организм с увеличенным набором хромосом исходного растения в различных кратных отношениях. Второй тип - а л л о (амфи) п о л и п л о и д ы, получаемые в результате естественной или искусственной гибридизации, бесплодное первое поколение которых после удвоения хромосомного набора становится плодовитым.

Изменения, вызываемые искусственной полиплоидией, создают большое разнообразие

новых форм, имеющих признаки, которые, не возникли в процессе естественной эволюции. Такие полиплоидные формы используются в качестве исходного материала для выведения новых сортов растений (Г.А. Левитский, 1936; В.Е. Писарев, 1964; С.С. Хохлов, 1974).

При проведении отдаленных скрещиваний пшеницы с другими видами и родами злаковых культур плодовые константно-промежуточные формы впервые получил в 1926 г. Е. Чермак (В. Tschermak) при скрещивании *Aeg. ovata* с *Tr. dicoccoides* и *Aeg. ovata* с *Tr. durum*. Полученные формы содержали в себе полный набор хромосом родителей *Aegilops* и *Triticum*. Промежуточные формы вполне плодовые, константны, цитологически сбалансированы. Е. Чермак дал им название *Aegilotricum*.

Частота возникновения индуцированных мутаций выше, чем спонтанных, и составляет  $10^{-3}$  -  $10^{-5}$  на ген за одно поколение. Одни гены подвержены мутированию в большей степени, другие – в меньшей. Это отмечено как при спонтанном, так и при индуцированном мутагенезе. Мутационный процесс носит случайный характер. Мутации, обеспечивающие приспособительные преимущества, в процессе естественного отбора сохраняются. Они служат зачатком нового признака, и имеют огромное значение в эволюции видов и в селекции растений.

Не все новые мутации можно сразу обнаружить. При возникновении рецессивной мутации в гамете диплоидного вида получается внешне нормальное потомство (кроме случаев неполного доминирования). Это будет продолжаться до тех пор, пока при образовании зиготы не встретятся две гаметы, каждая из которых несет мутировавший ген.

Доминантная мутация, в отличие от рецессивной, обнаруживается в потомстве особи, у которой она впервые появилась в половых клетках.

Мутации, даже доминантные или полудоминантные, не всегда можно обнаружить в потомстве, когда какой-либо признак определяется совместным влиянием нескольких или многих генов, каждый из которых в отдельности обладает слабым действием. Большинство хозяйственно ценных признаков имеют полигенную природу, так например, как урожайность, качество продукции, высота растений и т.д.

У гороха отмечен такой факт: одни и те же новые признаки листа появлялись на основе генетической рекомбинации, т.е. в гибридных популяциях и на основе мутагенеза. Это явление можно использовать у культур имеющих мелкие цветки из-за чего половую гибридизацию проводить очень сложно. Эти трудности можно обойти с помощью мутагенеза (просо, сорго, дагусса и др.).

Для получения мутаций используют различные источники ионизирующих излучений: рентгеновское, гамма-излучения, альфа и бета-частицы, быстрые и медленные нейтроны. Чувствительность разных растений к радиации неодинакова. В соответствии с системой СИ в качестве единицы поглощенной дозы ионизирующего излучения принят грей (Гр).  $1 \text{ Гр} = 1 \text{ Дж/кг} = 100 \text{ рад}$ .

Частота появления мутаций зависит от дозы излучения. Существует положительная линейная зависимость между дозой излучения и частотой мутаций –  $LD_0$  порог выживаемости,  $LD_{100}$  гибель всех растений. За критическую принимают дозу, при воздействии которой выживают 30-40 % растений ( $LD_{30-40}$ ).

При высоких дозах излучения, дающих сильный повреждающий эффект, доля хозяйственно ценных мутаций меньше, чем при средних дозах. Поэтому в селекционных целях рекомендуют использовать дозы излучения в 1,5-2 раза ниже критических. Ориентировочно рекомендуют следующие оптимальные дозы гамма-, рентгеновского излучения, дающих высокий выход хозяйственно полезных мутаций: пшеница, яровой ячмень, кукуруза, горох зерновой 50-100 Гр, соя -50-80, овес -70-100, люпин 140-160. оптимальную дозу существенно снижают, если обрабатывают проросшие семена или вегетирующие растения. Для обработки семян быстрыми нейтронами оптимальная доза для пшеницы и ячменя составляет 2,5-7,5 Гр, кукурузы – 3-5, проса – 5-10, гороха – 2-3 Гр.

Наряду с ионизирующими излучениями используют химические мутагены. Приоритет открытия многих высокоактивных мутагенов, широко используемых в настоящее время принадлежит Российскому ученому И.А. Рапопорту.

Химическими мутагенами можно обрабатывать сухие и проросшие семена, черенки, клубни, луковицы, инъецировать эти вещества в стебель растения перед вступлением их в генеративную фазу и т.д. продолжительность обработки семян варьирует от 3 до 18 ч. Ориентировочные концентрации мутагенов для обработки сухих семян:

Мутаген	Концентрация водного раствора, % (по объёму)
Этиленимин	0,01-0,06
Этилметансульфонат	0,1-0,5
Гидроксиламин	1,5-3,0
1,4-Бисдиазоацетилбутан	0,2-0,5
Диметилсульфат	0,01-0,2
Нитрозоэтилмочевина	0,01-0,05
Нитозометилмочевина	0,001-0,005

Химические мутагены во многих случаях значительно эффективнее физических. Если под влиянием излучений у сельскохозяйственных растений возникает до 10-15 % жизнеспособных мутаций, то при химических – 30-60 %.

В связи с низкой частотой жизнеспособных полезных мутаций необходимо иметь сравнительно большие популяции растений. Растения выращенные из семян, обработанных мутагенами принято обозначать  $M_1$ . потомство, полученное из семян  $M_1$ , обозначают  $M_2$  и т.д., но часто применяют буквенные обозначения в зависимости от его вида. Растения первого поколения, выросшие из семян обработанных рентгеновским облучением  $X_1$ , гамма и нейтронного  $N_1$ .

При использовании мутагенов в селекции необходимо учитывать биологические особенности культуры, а также доминантность и рецессивность мутаций. У самоопылителей рецессивные мутации проявляются с опозданием на одно поколение по сравнению с доминантными. У перекрестников это может произойти гораздо позже. Поскольку мутации возникают в отдельных клетках семени, то зародыш, а затем и взрослое растение будет представлять химеру, т.е. организм, состоящий из исходных и измененных тканей.

У перекрестноопыляющихся культур доминантные мутации так же, как и у самоопылителей, могут быть обнаружены среди растений первого мутантного поколения. Однако для получения их в гомозиготном состоянии необходимо осуществить принудительное самоопыление. Только при этом условии гомозиготные мутанты можно выделить на второй год.

Перекрестно опыляемые растения по реакции на самоопыление делятся на строгие перекрестники, которые при самоопылении семян не образуют (гречиха, некоторые сорта ржи), и нестрогие, формирующие семена при самоопылении (кукуруза, свекла, подсолнечник, клевер, люцерна, бахчевые).

У вегетативно размножающихся растений практический интерес представляют соматические мутации.

#### Вопросы для самоконтроля:

1. Каково значение естественных и индуцированных мутаций в селекции?
2. Какие известны типы мутаций в зависимости от характера изменения генетической структуры?
3. Какими методами получают индуцированные мутации?
4. Какие источники ионизирующих излучений используются в селекции?
5. Какие дозы ионизирующих излучений считаются оптимальными для получения хозяйственно ценных мутантов?
6. Какие химические мутагены и в каких концентрациях чаще всего используют в селекции растений?
7. Как обнаруживают и используют в селекции индуцированные мутации у самоопыляемых культур?

8. Как обнаруживают и используют в селекции индуцированные мутации у перекрестноопыляемых культур?
9. Как обнаруживают и используют в селекции индуцированные мутации у вегетативно размножаемых культур?
10. Каковы главные направления и основные достижения селекции на основе мутагенеза?

### **Список литературы**

#### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
3. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

#### *Дополнительная*

4. Жмулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
5. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
6. Новиков, Н.Н. Биохимия растений. – Учебник для Вузов. - М.: КолосС, 2012. – С. 74-110 (679с.).
7. Сорта основных полевых культур в Нижнем Поволжье / под ред. Н.С. Орловой. – Саратов: Саратовский источник, 2012, - 245 с.
8. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005.– 552с.

## Лекция 6. Селекция на гетерозис

Под термином гетерозис понимают все положительные эффекты, ведущие к превосходству гибридов первого поколения  $F_1$  над родительскими формами. При генеративном размножении он быстро теряется. У вегетативно размножающихся растений: картофель, сахарный тростник и др., гетерозис передаётся вегетативному потомству, так как все растения клона по генотипу соответствуют исходной материнской особи.

При скрещивании генетически дивергентных линий и сортов в  $F_1$  наблюдается появление организмов, более жизнеспособных и продуктивных, чем их родители. Максимального проявления гетерозиготности можно достичь скрещиванием генетически различных самоопыленных гомозиготных линий (инбредных). Производство гетерозисных гибридов на основе этих линий - процесс достаточно сложный и заключается в следующем: отбор материала; создание инбредных линий; испытание инбредных линий на комбинационную способность; производство гетерозисных гибридов.

Создание самоопыленных линий у растений-самоопылителей особой трудности не представляет, так как сами сорта - это большей частью уже линии.

У растений перекрестноопыляемых, склонных к самоопылению, инбредные линии получают в процессе принудительного самоопыления через шесть и более поколений.

У растений, имеющих двуполые цветки (подсолнечник, рожь и др.), до цветения изолируют целое соцветие или колос; семена, полученные таким образом, и есть результат самоопыления. При работе с однодомными (кукуруза, арбуз) или двудомными растениями (хмель, спаржа) для самоопыления необходимо еще до цветения по отдельности изолировать женские и мужские репродуктивные органы. Созревшую пыльцу наносят на рыльца пестиков лучших растений.

Семена от самоопыления ( $J_0$  или  $S_0$ ) высевают в отдельные рядки или на отдельных делянках. Растения  $J_1$  ( $S_1$ ) резко отличаются друг от друга, так как в результате самоопыления происходит расщепление признаков родителей, гетерозиготных по наибольшему числу признаков. Действие самоопыления или близкородственного размножения отчетливо проявляется в том, что большинство растений в потомствах характеризуется низкорослостью и слабым развитием. У некоторых растений наблюдается общее увядание растений, пожелтение листьев, альбинизм, частичная стерильность завязи или пыльцевых зерен, восприимчивость к болезням и т.д. Самоопылению подвергают лучшие потомства, а в них лучшие растения. После 6-8 поколений самоопыления и отбора отрицательное влияние инбридинга приостанавливается, линии получают выровненными по большинству признаков.

Создание инбредных линий требует проведения взаимных скрещиваний, чтобы установить, какие из них дадут в  $F_1$  гетерозис. Если в работе находится 100 инбредных линий, то потребуется  $100 \times (100 - 1) = 9900$  комбинаций скрещиваний - это очень большой объем работ. Дэвис предложил вместо взаимного скрещивания всех линий применить один общий, названный тестером, в качестве которого берут сорт или гибрид, имеющий большое число положительных признаков. Скрещивание линий с тестером (такие скрещивания называют топкроссными) дает информацию только об их общей комбинационной способности (ОКС). Инбредные линии с наибольшим урожаем при скрещивании с тестером включают в систему диаллельных скрещиваний с целью установления их специфической комбинационной способности (СКС). Линии, которые при взаимном скрещивании характеризуются явно выраженным гетерозисом, и являются компонентами дальнейших скрещиваний (диаллельных), от них получают гетерозисные семена для производственных посевов.

На практике гибридная мощь используется у относительно небольшого числа культур. Это объясняется трудностями производства гибридных семян, связанными со строением и формой репродуктивных органов у некоторых видов. Особенно трудно и экономически невыгодно проводить кастрацию двуполых цветков. Поэтому для произ-

водства гибридных семян нужны соответствующие методы, из которых в настоящее время эффективным считают метод использования мужской стерильности - явления, связанного с продуцированием растениями пыльцы, не способной к оплодотворению. Существуют три типа мужской стерильности:

- 1) генная или ядерная, обусловленная действием одного и более генов в хромосомах;
- 2) цитоплазматическая (ЦМС), обусловленная экстра хромосомными факторами, или плазмогенами;
- 3) цитоплазматически-ядерная мужская стерильность, обусловленная действием обоих факторов.

Наиболее пригоден для использования цитоплазматический тип мужской стерильности. Производство гибридов с использованием ЦМС-линий можно представить в виде следующей технологической схемы:

- 1) передача признака ЦМС той линии, которая будет служить материнской формой при производстве гибридов;
- 2) поддержание ЦМС-линии (А-линия) и ее восстановителя фертильности (R), или аналога (В-линия);
- 3) передача гена R<sub>1</sub>-линии-опылителю (R-линия);
- 4) производство гибридных семян путем выращивания в чередующихся рядках линий А и R.

После выделения признака ЦМС его передают соответствующей линии или сорту с помощью метода возвратных скрещиваний. По меньшей мере, через шесть возвратных скрещиваний ЦМС-линии с отцовской, получают А-линию (аналог), содержащую все признаки отцовской линии, и дополнительно признак ЦМС. Поддержания А-линии добиваются ее скрещиванием с исходной линией, не имеющей ЦМС (В-линия), которая на самом деле является ее изогенной линией, или фертильным аналогом.

Действие стерильной цитоплазмы зависит от присутствия в ядре клетки аллелей генов-восстановителей фертильности, обозначаемых символом Rf-rf. Стерильная цитоплазма S вызывает стерильность мужских генеративных органов цветка, если в ядре клетки присутствует рецессивный аллель rf гена восстановителя фертильности. Доминантный аллель Rf подавляет (ингибирует) действие цитоплазматических генов мужской стерильности. Таким образом, в зависимости от генов, контролирующих мужскую фертильность, возможны следующие типы идиотической конституции самоопыленных линий: NRfRf и Nrf.rf – мужская фертильность, обусловленная фертильной (нормальной) цитоплазмой и SRfRf – мужская фертильность, вызванная тем, что действие стерильной цитоплазмы подавляется доминантными аллелями гена -восстановителя фертильности; и Srf.rf – мужская стерильность.

В производстве используют следующие типы гетерозисных гибридов:

- 1) межлинейные гибриды, к которым относят: простые – полученные от скрещивания 2-х самоопыленных линий; 3-х линейные – от опыления простого межлинейного гибрида пыльцой самоопыленной линии; двойные – от скрещивания 2-х простых межлинейных гибридов; сложные межлинейные гибриды – получаемые с участием более 4-х самоопыленных линий;
- 2) сортолинейные гибриды, включающие: простые – от опыления сортов пыльцой линий; сложные – от опыления сортов пыльцой простого межлинейного гибрида;
- 3) линейно-сортовые – от опыления простого гибрида пыльцой сорта;
- 4) гибридные (синтетические) популяции – получаемые путем смешения семян простых гибридов и других компонентов и их свободного переопыления.

В мировом производстве гибридов кукурузы удельный вес двойных межлинейных гибридов долгое время играл основную роль, в последнее время в связи с экономическими соображениями постепенно увеличивается производство простых гибридов.

Общая схема селекции гетерозисных гибридов состоит из нескольких этапов. Работа начинается с выбора исходного материала, из которого путем принудительного само

опыления создаются самоопыленные линии. Затем определяют комбинационную способность этих линий, которая может проводиться по 2-м критериям: по общей (ОКС) и специфической комбинационной способности (СКС). С помощью первого критерия выделяют линии, давшие в скрещиваниях с тестером наибольший урожай. Линии, гибриды которых характеризуются высокой средней урожайностью, имеют хорошую общую комбинационную способность, т.е., показатель ОКС всегда относится к одной конкретно линии.

Специфическая комбинационная способность (СКС) показывает, какие комбинации 2-х линий дают гибриды  $F_1$  с наивысшей урожайностью, т.е., показатель СКС относится к паре линий, а не к отдельно взятым линиям. Выделенные таким путем лучшие линии используют в качестве родительских форм для создания простых, двойных и других типов гибридов или составления гибридных популяций.

У самоопыляющихся культур необходимость создания самоопыленных линий отпадает, так как вследствие естественного самоопыления существующие сорта практически представляют собой готовые линии, поэтому их можно сразу включать в испытания на комбинационную способность.

У перекрёстно опыляемых культур путем принудительного самоопыления и отбора следует выделять из исходного материала линии, обладающие высокой комбинационной способностью и стойко наследующие её благодаря своему гомозиготному состоянию. В большинстве случаев самоопыленные линии создают с помощью стандартного метода. Для улучшения самоопыленных линий можно применять методы комбинационной селекции: беккроссирование или конвергентные скрещивания. Для уменьшения затрат и сокращения сроков создания самоопыленных линий используют метод получения гомозиготных линий на основе гаплоидии, в основном за счет получения гаплоидов из культуры недозрелых пыльцевых зерен в пыльниках и последующего удвоения у них числа хромосом.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что такое гетерозис и в чем он проявляется?
2. Как создают самоопыленные линии и для чего?
3. Что означает общая комбинационная способность, в каких скрещиваниях она определяется?
4. Что означает специфическая комбинационная способность, в каких скрещиваниях она определяется?
5. Какие типы гибридов используются в производственных посевах?
6. Какие типы мужской стерильности существуют?
7. Из каких этапов складывается селекция гетерозисных гибридов?
8. Что означает стерильная цитоплазма и как это явление используется в гетерозисной селекции?
9. Какие методы используются для улучшения самоопыленных линий?
10. Каким путем можно ускорить селекционный процесс при создании гетерозисных гибридов?

#### **Список литературы**

##### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
3. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

##### *Дополнительная*

4. Жмудлёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
5. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
6. Новиков, Н.Н. Биохимия растений. – Учебник для Вузов. - М.: КолосС, 2012. – С. 74-110 (679с.).
7. Сорты основных полевых культур в Нижнем Поволжье / под ред. Н.С. Орловой. – Саратов: Саратовский источник, 2012, - 245 с.
8. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005.– 552с.

## Лекция 7. Отборы.

Отбор – один из главных факторов эволюции. Это неотъемлемый элемент всех методов селекции, которые различаются между собой, прежде всего, способами создания исходного материала. Принципы же отбора одинаковы для всех методов селекции. Отбор состоит из двух этапов: отбор из исходной популяции особей по определенным критериям и испытание потомств отобранных растений. На обоих этапах важно выращивать селекционный материал в максимально гомогенных природных условиях.

Отбор сопровождается более или менее глубоким вмешательством в структуру популяции, подлежащей отбору. У самоопылителей (аутогамных) отбор прежде всего, влияет на степень гетерогенности популяции, что может отразиться на отношениях между особями и на экологической пластичности популяции.

У перекрестноопыляемых (аллогамных) растений отбор, кроме того, влияет на степень гетерозиготности особей. Таким образом, он может сказаться на аллельных взаимоотношениях и жизнеспособности особей. В связи с чем, отбор приводит к изменению взаимоотношений в биологических системах.

Эффективность отбора существенно зависит от способа опыления (аутогамия или аллогамия) и типа признаков (количественные или качественные).

У аутогамных популяций вследствие мутирования или случайного перекрестного опыления отдельные особи окажутся гетерозиготными, то согласно законам расщепления по Менделю, степень гетерозиготности потомства по каждой паре аллелей снижается на половину в каждом поколении, и особи популяции в течение нескольких поколений становятся гомозиготными. Аллельное взаимодействие у гомозигот не проявляется. Любой отбор по качественному (монокенно обусловленные альтернативные пары признаков) признаку оказывается эффективным, например, устойчивый или неустойчивый к определенным болезням, остистый – безостый.

Большинство хозяйственно важных признаков культурных растений обусловлено полигенами, поэтому они проявляют *количественную изменчивость* и эффективность отбора резко уменьшается за счет неодинакового влияния внешней среды на отдельные особи в популяции. Фенотип в этом случае не четко отражает свою генотипическую основу. Так как количественные признаки контролируются несколькими или многими генами, в популяции существует более 2-х классов гомозиготных генотипов. Например, при дигенном наследовании формируется 4-е гомозиготных генотипа – ААВВ, ААbb, aaВВ и aabb, при тригенном - 8 - ААВВСС, ААВВсс, ААbbСС, ААbbсс, aaВВСС, aаввСС, aaВВсс и aabbсс, т.е ряд генотипов с разным соотношением доминантных и рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии. Фенотип в этом случае нечетко отражает свою генотипическую основу, и эффективность отбора резко уменьшается. Эффективность отбора можно повысить за счет максимального уменьшения действия окружающей среды на фенотипическое выражение признака и провести как можно более строгий отбор.

*Аллогамные популяции* отличаются тем, что в каждом поколении частота встречаемости аллелей каждого гена и частота встречаемости различных генотипов в популяции остаются постоянными, если популяция не подвергается мутагенному воздействию или отбору. Это положение подчиняется закону Харди-Вайнберга. Оно приводит к тому, что степень гетерозиготности во всех поколениях не изменяется, т.е не наблюдается перехода в гомозиготное состояние. Это обусловлено тем, что комбинирование гамет происходит особями всей популяции и в любом поколении остается та же самая степень гетерозиготности.

Эффективность отбора по качественным признакам в аллогамных популяциях зависит от того, на какой признак он ведется: рецессивный или доминантный. Отбор на рецессивный признак (aa) будет высоко эффективным. Отбор на доминантный генотип (AA) связан с некоторыми трудностями, так как гомозиготный доминантный генотип AA фенотипически не отличается от гетерозиготного генотипа Aa. И помимо 0,25 генотипов AA неиз-

бежно отбирается 0,5 генотипов Аа, которые в следующем потомстве снова будут расщепляться. При отборе по количественным (полигенно обусловленным) признакам генотип может маскироваться как межallelными взаимодействиями, так и разнообразным влиянием внешней среды. В аллогамных популяциях, как и в аутогамных, отбор надо проводить в возможно гомогенной среде, чтобы достигнуть большего успеха.

Чтобы обеспечить достаточное генетическое разнообразие, популяция исходного материала должна быть как можно более многочисленной. Чем больше размер исходной популяции, тем выше вероятность отобрать более ценные генотипы. При отборе по моногенно обусловленным признакам величина популяции исходного материала должна составлять несколько сотен, а при отборе по полигенным (количественным) признакам - не менее тысяч. Верхний предел численности исходного материала определяется только числом рабочих рук и техническими возможностями селекционного учреждения.

Число потомств элитных растений первого года самое многочисленное, их точное изучение требует и наибольших затрат, поэтому первое потомство испытывают без повторений, в опыт включают через 10-40 делянок контрольные, или стандартные, делянки. Их засевают семенами районированного в данной местности сорта или семенами исходной популяции. При этом проверяют результаты отбора только относительно тех признаков, которые моногенно обусловлены или имеют высокую наследуемость (у зерновых колосовых это высота растения, длина колоса, масса одного зерна). На основе испытания первого потомства, элитных растений отбирают около 10 % лучших линий или семей.

Оценку второго поколения потомств, проводят в точном полевом опыте в повторениях. На основании этих результатов снова отбирают примерно 10 % наиболее продуктивных потомств. Площадь делянок и число повторений в каждом последующем испытании увеличивается, а число потомств уменьшается. Испытание прекращают, когда с уверенностью можно указать потомства, наилучшим образом отвечающие задачам селекции.

Наиболее широко используются два основных метода отбора: массовый и индивидуальный. Массовый отбор - это отбор в популяции родоначальных растений по фенотипу и совместный посев семян отобранных растений. Эффективность его зависит от эффекта гена, контролирующего признак, по которому ведется отбор, от наследуемости признака, взаимодействия «генотип-окружающая среда», количества отобранных растений. Если гены, ответственные за признак, по которому ведется отбор, имеют аддитивный характер, успех отбора будет больше, чем при эффекте доминантного характера, где отбор приходится повторять несколько раз.

У растений перекрестников, ввиду возможности свободного скрещивания отобранных генотипов, возникают новые рекомбинации генов, которых не было в исходной популяции. Поэтому каждый новый цикл отбора приводит к новой генетической изменчивости и массовый отбор оказывается эффективным.

Массовый отбор в популяции растений-самоопылителей способствует обособлению мозаичных линий, число которых зависит от гетерогенности исходной популяции.

Для выведения новых сортов и поддержания уже существующих значительно более эффективным считается индивидуальный отбор, он предусматривает следующий порядок действий:

- 1) индивидуальный отбор растений из популяции;
- 2) посев семян с каждого отобранного растения отдельными рядами или на специальных делянках;
- 3) отбор лучших потомств, т.е. линий на основе наблюдений за растениями в период вегетации, и испытание на те признаки, по которым ведется отбор;
- 4) испытание отобранных линий на урожайность и другие признаки, размножение лучших для получения большего количества семян.

Индивидуальный отбор в популяциях перекрестно опыляемых растений используется в разных вариантах. Индивидуальный отбор без изоляции (рожь, люцерна и другие), предусматривающий отбор лучших растений, их отдельный обмолот и раздельный посев по-

томств каждого растения с обязательным удалением до цветения делянок, не отвечающих поставленным целям. На третий год семена 2-го года перед посевом можно объединить.

Индивидуальный отбор с изоляцией предусматривает изоляцию отобранных растений с помощью изоляторов из полотна, пластика или хлопчатобумажной ткани, если количество потомств невелико, можно применять пространственную изоляцию (не менее 200м). Индивидуальный отбор с оставлением резерва. Семена делят на две части - одну для посева, другую в резерв. В период вегетации наблюдают за развивающимися растениями, а после уборки оценивают их урожай. Для дальнейшей работы отбирают лучшие потомства, но посев проводят семенами из резерва. В последующие годы размножают несколько лучших потомств, объединенных вместе.

Тандемный (по циклам) отбор состоит в следующем: в первом цикле - отбор на один признак (например, на низкостебельность) до тех пор, пока не будет достигнут желаемый уровень, а во втором цикле - отбор на другой признак (например, устойчивость к ржавчине) и т.д.

Клоном называют вегетативное потомство, полученное от отдельного растения или его части клонами являются, например, сорта картофеля, плодовых, многих декоративных и комнатных растений. Все она генетически одинаковы, если внутри них не возникли мутации.

Клоновый отбор – это отбор у вегетативно размножаемых растений. Он осуществляется в два этапа: 1) отбор элитных растений и 2) испытание вегетативного потомства (клонов).

Если вегетативно размножаемая культура обладает способностью размножаться и генеративно, то для повышения генотипической изменчивости, перед клонированием провести скрещивание (например, свободное переопыление различных клонов), получить семена, размножить их для получения популяции исходного материала, из которой провести индивидуальный отбор элитных растений и затем провести их испытания.

В клонах могут возникать мутации (спонтанные или индуцированные), в результате чего клоновые растения оказываются химерами (состоящими из генетически не одинаковых клеток и тканей), их придётся расхимеривать (разделять). Для чего используют разные способы:

1) можно отрезать верхушки стебля, чтобы вызвать прорастание спящих почек и развитие боковых побегов. Побеги клонируют, укореняют и получают родоначальные растения новых клонов

Так как побеги могут происходить от генетически разных тканей;

2)получение растений из отдельных клеток посредством разложения ткани с помощью ферментов и развития в стерильных условиях культур каллуса из изолированных клеток и получения из них целых растений;

3)побудить развитие придаточных почек из листьев. Такие почки берут начало из определённой клетки и обеспечивают развитие нехимерных растений.

Негативный отбор представляет собой удаление из посева худших особей. Этот процесс очень важен у перекрёстно опыляемых растений. При контролируемом опылении до начала цветения из исходного материала выбраковывают и удаляют все особи, которые не отвечают цели селекции, что составляет в среднем около 90 % особей исходной популяции. Тогда во время цветения перекрёстное опыление происходит только между лучшими растениями. И таким образом получается улучшенная популяция.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Как действует отбор?
2. В чем различия массового и индивидуального отбора?
3. Какое влияние оказывает отбор на структуры самоопыляемых и перекрёстноопыляемых популяций?
4. От каких факторов зависит эффективность отбора?
5. Каким способом можно повысить эффективность отбора?
6. Чем отличается отбор на рецессивный признак от отбора на доминантный признак?
7. Какое значение имеет коэффициент наследуемости при отборе?
8. От каких факторов зависит выбор метода отбора?

9. Негативный отбор и его использование?
10. Клоновый отбор и его использование?

### Список литературы

#### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Плотникова Л.Я. Иммуниет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / учебник и учебное пособие для студентов ВУЗов, под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: КолосС, 2007. – 359с.
3. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
4. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

#### *Дополнительная*

5. Жмулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
6. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
7. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005.– 552с.

## Лекция 8. Современные методы оценки селекционного материала

В процессе селекции с самого ее начала до получения нового сорта или гибрида селекционер проводит оценку селекционного материала. На всех этапах и во всех звеньях схемы селекционного процесса проводится оценка изучаемого и создаваемого селекционного материала по многим количественным и качественным показателям, характеризующим его по длине вегетационного периода, высоте растений и высоте прикрепления нижних бобов у бобовых культур и т.п., засухо- зимо- и морозоустойчивости, устойчивости к наиболее распространенным болезням и вредителям в данной зоне, для которой ведется селекционная работа по созданию сортов и гибридов. Обязательно оценивается количество и качество получаемой продукции.

Изучаемый материал сравнивается между собой, с родителями и стандартом. В качестве стандарта используется лучший сорт, занесенный в Государственный реестр селекционных достижений и предложенный к производственному использованию в данное время и в данной местности. Он служит отправной точкой, сравнение с которой показывает ценность отдельных форм изучаемого материала.

Под оценкой селекционного материала понимают учет хозяйственных и биологических признаков и свойств, характеризующих хозяйственную ценность создаваемых линий, семей, сортов и гибридов.

На основе проводимых оценок ведут подбор пар для скрещиваний, отбирают родоначальные растения из гибридных, мутантных или других популяций для дальнейшей селекционной проработки или выделяют элитные растения для закладки семеноводческих питомников в первичных звеньях семеноводства.

Признаков и свойств, по которым ведется оценка селекционного материала, довольно много и некоторые из них довольно сложны и требуют дорогостоящих и сложных приборов.

Культур, по которым ведется селекционная работа довольно много и все они различаются по целям использования. Даже у одной и той же культуры, например ячменя, зерновую продукцию можно использовать на производство пива, корм скоту, изготовление крупы и проводимые оценки будут различаться. В одних случаях это будет дегустация, в других химический анализ (белок, аминокислотный состав и т.д.).

Особое место в оценках отводится устойчивости растений к болезням, которые проявляются не каждый год, а в зависимости от складывающихся почвенно-климатических условий. В этих условиях прибегают к искусственному заражению в оранжереях или специальных питомниках и стандартом при изучении болезней кроме общего стандарта используется ещё и восприимчивый сорт. К специальным методам оценок прибегают и в случае оценок исходного материала при изучении зимостойкости, морозоустойчивости, засухоустойчивости и многих других показателей.

Таким образом, при движении селекционного материала по схеме селекционного процесса селекционный материал всесторонне оценивается по довольно многочисленному количеству хозяйственно-биологическим и морфологическим признакам и свойствам.

Методы оценок разделяют на 3 группы: Полевые, лабораторные и лабораторно-полевые. Испытания проводят в обычных условиях и провокационных фонах.

Оценки даются непосредственно (прямые) по изучаемым признакам или по косвенным показателям (панцирный слой у подсолнечника предохраняет от семянки от моли), алкалоид демиссин отпугивает колорадского жука, сильное опушение растений пшеницы ограничивает вредоносность гессенской мухи

Часто используют корреляционные связи между признаками, например, между продуктивностью и другими количественными признаками у зерновых колосовых культур. На кафедре селекции ТСХА выявлена высокая положительная функциональная связь массы колосьев с растения или главного колоса с их зерновой продуктивностью. Связь проявляется не независимо от условий произрастания (богара и орошение) и густоты стояния

растений. Замена долгого и трудозатратного отбора элитных растений и их анализа на отбор не по зерновой, а по колосовой продукции экономит время и материальные затраты в 3 и более раза. Особенно эффективен этот способ при работе с перекрестно опыляемыми растениями, у которых в схеме селекции предусмотрены массовые отборы.

Оценить селекционный материал без использования провокационного фона сложно и не всегда это удастся. У каких культур больше всего используется провокационный фон, и какие признаки и свойства изучаются по этой схеме? Это зимо- морозо- засухоустойчивость, полегаемость растений на фоне орошения и внесения больших доз азотных удобрений, ржавчина, мучнистая роса, головня, устойчивость к засолению (вегетационные сосуды с разной концентрацией солей) использование селективных сред, при биотехнологических исследованиях каллуса растений и т.д.). Для этого используют экологические испытания селекционного материала (реакция на фотопериодичность и условия другой экологической ниши, не свойственной той, в которой велась селекция).

Таким образом, как методов, так и вариантов оценки селекционного материала на провокационном и инфекционном фонах довольно много, их надо только умело использовать.

Сорт и гибрид создаются довольно продолжительное время, двигаясь по схеме селекционного процесса с той или иной скоростью, которая напрямую зависит от методов и методик проводимых оценок. Селекционный процесс начинается с подбора, создания и изучения селекционного материала в питомниках исходного материала, успех селекции во многом зависит от того, какое количество сортообразцов собрано для изучения и создано селекционером для проработки. Количество материала находящегося в питомнике исходного материала зависит только от возможностей селекционного учреждения в обеспечении рабочей силой (людскими ресурсами) и финансами. В питомнике исходного материала может быть от нескольких сотен до нескольких десятков или сотен тысяч сортообразцов. Это громадное разнообразие на первом этапе селекции оценивают только по основным признакам и часто глазомерно. Что позволяет уже на самых ранних этапах селекционного процесса исключить из дальнейшего изучения значительную часть изучаемого материала.

Оставшуюся часть, несмотря на многочисленность и сложность оценок необходимо оценить по возможности полнее, чтобы избавиться от малоценного, не продвигая его по схеме селекционного процесса в последующих звеньях, для чего в последнее время разрабатывают многочисленные экспресс-методы, позволяющие проводить оценку очень быстро и с достаточно высокой точностью.

По мере уменьшения количества образцов и увеличения количества семян работа по оценкам усложняется как по числу изучаемых признаков, так и глубине проработки селекционных номеров. Начиная с последних звеньев селекционных питомников, начинает учитываться не только продуктивность растений, но и урожай с единицы площади. По результатам которой, а также качественной оценки продукции, устойчивости растений к наиболее опасным болезням и вредителям, а у озимых еще и зимостойкости материал в количестве нескольких десятков или сотен поступает в контрольный питомник и предварительное сортоиспытание, в которых усложняются оценки, и увеличивается их количество.

Основные оценки по комплексу хозяйственно-важных признаков и свойств и в первую очередь урожайности, качеству продукции, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам, а также технологичности даются на завершающем этапе селекционного процесса, т.е. в конкурсном сортоиспытании, по результатам которого в сравнении со стандартом, сорт передается на государственное сортоиспытание.

Таким образом, по мере движения селекционного материала по схеме селекционного процесса от его начала до завершения количество селекционных номеров последовательно уменьшается от нескольких тысяч до нескольких единиц, называемых перспективными.

В связи с огромным разнообразием фитопатогенов разработано большое количество способов учета устойчивости растений:

- по проявлению симптомов заболевания или повреждения (тип поражения);
- по степени поражения растений;
- по распространению болезни;
- по потерям урожая.

Для определения устойчивости к возбудителям местных заболеваний, вызывающих различного рода пятнистости, разработаны специальные шкалы. Степень поражения образца определяют путем сравнения фактической площади пятнистостей на растении с эталонными шкалами в виде рисунков. В этих шкалах фактическая площадь, которую занимают пятна болезни, переведена в условную процентную шкалу. Ноль соответствует отсутствию симптомов заболевания (иммунитет), а при 100 % степени поражения орган растения погибает.

Существует большое разнообразие методов оценки и шкал для описания симптомов разных заболеваний. В ВИРе были разработаны единые 9-бальные шкалы оценок устойчивости растений, в которых 1 балл соответствует максимальной восприимчивости, а высшая оценка 9 баллов – абсолютная устойчивость (иммунитет). Эти шкалы входят в 9-бальную унифицированную систему селекционных оценок. Такая работа была проведена для всех основных возбудителей заболеваний. Устойчивость к мучнистой росе можно оценивать по исходной шкале Прескотта-Саери и унифицированной шкале ВИРа, а распределение образцов по группам устойчивости к ржавчинным заболеваниям и оценка в баллах по шкале ВИРа устойчивости к бурой ржавчине проводят по шкале Майнса и Джексона, стеблевой ржавчины по шкале Стекмана и Левина.

Оценка по отдельным признакам. Оценивается селекционный материал на 1) продолжительность вегетационного периода. В некоторых случаях она решающая, что связано с температурой воздуха и почвы, засухой, болезнями, вредителями и т.п.; 2) биологическую устойчивость (выживаемость), которая определяется отношением сохранившихся растений к моменту уборки к количеству растений в фазу полной спелости выраженное в процентах; 3) фитопатологические оценки, их проводят на всех этапах селекции. Об устойчивости судят по 2-м критериям: выявлению показателей иммунитета или их отсутствия и интенсивности поражения растений в момент полного проявления болезни (внешние видимые реакции)

Основной метод – оценка на инфекционном, естественном или искусственном фонах.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. На какие группы делят методы оценок селекционного материала?
2. Как осуществляют оценку селекционного материала на разных этапах селекционного процесса?
3. Что означает провокационный фон и для чего он используется в селекционном процессе?
4. Как оценивают селекционный материал на скороспелость и биологическую устойчивость?
5. Как определяют продуктивность и урожайность в селекционных посевах?
6. Какие виды оценок относятся к абиотическим и биотическим стрессам?
7. В связи с огромным разнообразием фитопатогенов, каковы основные способы учета устойчивости растений?
8. Что представляет единая шкала оценки, разработанная в ВИРе?
9. Какими методами оценивается пригодность сортов для механизированного возделывания?
10. Как оценивают селекционный материал разных культур на качество продукции?

## Список литературы

### *Основная*

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария, В.С. Рубец. СПб.: Лань, 2013. – 480 с.
2. Плотникова Л.Я. Иммуниет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / учебник и учебное пособие для студентов ВУЗов, под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: КолосС, 2007. – 359с.
3. . Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
4. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013.- 88с.

### *Дополнительная*

5. Жмулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
6. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
7. Новиков, Н.Н. Биохимия растений. – Учебник для Вузов. - М.: КолосС, 2012. – С. 74-110 (679с.).
8. Сорты основных полевых культур в Нижнем Поволжье / под ред. Н.С. Орловой. – Саратов: Саратовский источник, 2012, - 245 с.
9. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005.– 552с.

## **Лекция 9. Семеноводство**

### *Библиографический список*

1. Гужов Ю.Л., Фукс А., Валичек П. Селекция и семеноводство культивируемых растений. М.: Мир, 2003. - 463 с.
2. Жмулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сибирский унив.изд-во, 2003. – 479 с.
3. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / Ростов-на-Дону: ЗАО: Книга, 2012. – С.41-103 (256с.).
4. Коновалов Ю.Б. Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям М.: Колос, 2002.
5. Новиков, Н.Н. Биохимия растений. – Учебник для Вузов. - М.: КолосС, 2012. – С. 74-110 (679с.).
6. Плотникова Л.Я. Иммуниетет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / учебник и учебное пособие для студентов ВУЗов, под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: КолосС, 2007. – 359с.
7. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В.В Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин и др.; под ред В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2008. – 551 с. (учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
8. Общая селекция и сортоведение. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов специальности 110400.62 – «Агрономия»; под ред. Н.С. Орловой / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ», Саратов, 2013. - 88с.
9. Сорта основных полевых культур в Нижнем Поволжье / под ред. Н.С. Орловой. – Саратов: Саратовский источник, 2012, - 245 с.
10. Частная селекция полевых культур / под ред. В.В. Пыльнева. – М.: КолосС, 2005. – 552с.

## Содержание

1. Введение	2
2. Лекция 1. Теоретические основы селекции растений	3
3. Лекция 2. Работы по сбору и изучению растительных ресурсов (банки генетических ресурсов)	6
4. Лекция 3. Исходный материал для селекции	9
5. Лекция 4. Генетические методы создания исходного материала	13
6. Лекция 5. Роль мутагенеза и полиплоидии в селекции растений	19
7. Лекция 6. Селекция на гетерозис	23
8. Лекция 7. Отборы	27
9. Лекция 8. Современные методы оценки селекционного материала	31
10. Лекция 9. Семеноводство	35
11. Лекция 10. Организационная структура семеноводства в России	39
12. Лекция 11. Производство семян на промышленной основе	42
13. Технология выращивания и нормативы на качество сортовых семян и посадочного материала	45
14. Библиографический список	47