

Г.В.ЧУДНОВСКАЯ

ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Учебное пособие

Иркутск – 2014

УДК: 630.165

Печатается по решению методического совета Иркутской государственной
сельскохозяйственной академии № 5 от 4 февраля 2013

Рецензенты:

Д.б.н. профессор кафедры общей биологии и экологии
Восточно-Сибирской академии образования

С.В.Пыжьянов

К.б.н. доцент кафедры технологии продукции охотничьего
хозяйства и лесного дела Иркутской государственной
сельскохозяйственной академии

О.П.Виньковская

Предназначено для студентов направления 250100.62 «Лесное дело»

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ИСТОРИЯ СЕЛЕКЦИИ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ.....	9
НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ.....	14
<i>Закономерности передачи признаков при половом размножении.....</i>	<i>22</i>
<i>Цитологические и биохимические основы наследственности.....</i>	<i>25</i>
<i>Виды растительных тканей.....</i>	<i>25</i>
<i>Строение и компоненты клетки.....</i>	<i>30</i>
<i>Митоз.....</i>	<i>43</i>
<i>Строение хромосом.....</i>	<i>49</i>
<i>Химический состав хромосом.....</i>	<i>51</i>
<i>Кариотипы древесных растений.....</i>	<i>53</i>
<i>Наследственная информация в клетке.....</i>	<i>55</i>
<i>Цитологические основы полового размножения. Мейоз.....</i>	<i>56</i>
<i>Гаметогенез и оплодотворение у древесных растений.....</i>	<i>65</i>
<i>Микроспорогенез и микрогаметогенез у древесных растений.....</i>	<i>71</i>
<i>Мегаспорогенез и мегагаметогенез у древесных растений.....</i>	<i>73</i>
<i>Оплодотворение у покрытосеменных растений.....</i>	<i>74</i>
ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	77
<i>Учение Ч.Дарвина и Н.И.Вавилова о параллельной изменчивости.....</i>	<i>88</i>
<i>Коррелятивная изменчивость.....</i>	<i>90</i>
<i>Внутривидовая изменчивость древесных растений.....</i>	<i>92</i>
<i>Порядок изучения внутривидовой изменчивости древесных растений.....</i>	<i>97</i>
<i>Порядок изучения признаков и свойств древесных растений.....</i>	<i>98</i>
НАСЛЕДОВАНИЕ.....	101
<i>Наследование признаков и гибридизация растений.....</i>	<i>103</i>
<i>Типы скрещиваний, применяемых при гибридизации.....</i>	<i>105</i>
МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД.....	112

<i>Оценка селекционного материала</i>	114
<i>Схема селекционного процесса</i>	116
<i>Основные направления развития лесной селекции</i>	117
<i>Сорт лесных древесных пород</i>	119
<i>Методы сохранения генофонда</i>	122
<i>Виды отбора, применяемые в лесной селекции</i>	125
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
ЛИТЕРАТУРА	130

ВВЕДЕНИЕ

Лес – сложное биологическое образование живых организмов: деревьев, кустарников, трав, мхов, животного мира, микроорганизмов, которые находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и с окружающей средой. На территории России произрастает пятая часть всех лесов планеты, половина мировых запасов хвойных пород. Статус лесной державы налагает на нашу страну особую ответственность в сохранении этого истощимого природного ресурса способного влиять на глобальное течение и регулирование всех процессов в окружающей природной среде, в частности в предотвращении негативных изменений климата.

Развитие и взаимодействие компонентов леса происходит в соответствии с основными законами животного и растительного мира. На это указывал классик русского лесоводства, выдающийся специалист, профессор Георгий Федорович Морозов (1867-1920 гг.). Его «Учение о лесе», впервые изданное в 1920 году, является фундаментальным, последовательным и глубоким исследованием природы и жизни леса с позиции эволюционного дарвинского учения о развитии живого царства.

Г.Ф. Морозов рассматривал лес как сообщество древесных растений, в котором «все взаимно приспособлено друг к другу и все находится под влиянием внешней среды». Взаимосвязи между живыми организмами и средой регулируются естественным отбором, в результате которого выживают наиболее приспособленные к определенным условиям среды организмы, изменяя свои свойства под ее воздействием. В лесу действуют четыре основных закона: борьба за существование, естественный отбор, преобразование среды и саморегуляция.

Первые три были установлены Г.Ф. Морозовым, четвертый сформулирован на основании современных исследований. Знание этих законов позволяет не только вести в лесу хозяйственную деятельность, не

нарушая его целостности, гармонии взаимоотношений между компонентами, но также с помощью селекции активно воздействовать на формирование высокопродуктивных естественных и искусственных насаждений при рубках, уходе и плантационном выращивании лесов.

Современная селекция (от латинского *selectio* – выбор, отбор) – прикладной раздел генетики, разрабатывающий теорию, методы создания и совершенствования сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов. То есть это обширная область человеческой деятельности, которая представляет собой сплав различных отраслей науки, производства продукции и ее комплексной переработки.

Лесная селекция - наука о методах отбора в естественных популяциях или искусственного получения форм и сортов древесных и кустарниковых растений, имеющих хозяйственную ценность, а также интродукцию, то есть введение новых, не встречавшихся ранее в местной флоре древесных пород. Следовательно, с ее помощью лесное хозяйство может получить породы, способные обеспечить ускоренное выращивание лесов и их высокую продуктивность.

Лесная селекция является частью общей селекции. Основные ее разделы:

- изучение видового и сортового разнообразия древесных растений, являющихся объектами селекционной работы;
- анализ закономерностей наследования при гибридизации и мутационном процессе, основанный на данных частной генетики;
- исследование роли среды в развитии признаков и свойств получаемых новых видов;
- разработка систем искусственного отбора с целью закрепления и усиления желательных признаков.

Современная селекция базируется на достижениях генетики и является основой эффективного высокопродуктивного лесного хозяйства. Разрабатывает способы воздействия на древесные растения для изменения их

наследственно обусловленных свойств и качеств в нужную для человека сторону. Является базой для развития лесного семеноводства, так как успешное восстановление и разведение леса в огромной степени зависит от качества семян, поскольку от семян с высокими наследственными свойствами получается самое хорошее потомство. Она тесно связана с систематикой, анатомией, морфологией, физиологией, экологией древесных растений, дендрологией, интродукцией и другими науками.

Задачи современной лесной селекции:

- создание новых и совершенствование старых сортов с хозяйственно-полезными признаками;
- создание технологичных высокопродуктивных биологических систем, максимально использующих сырьевые и энергетические ресурсы планеты;
- повышение продуктивности сортов с единицы площади за единицу времени;
- повышение потребительских качеств продукции;
- уменьшение доли побочных продуктов и их комплексная переработка;
- уменьшение доли потерь от вредителей и болезней.

Учение о современной селекции было создано нашим выдающимся соотечественником – агрономом, ботаником, географом, путешественником, всемирно признанным авторитетом в области генетики, селекции, растениеводстве, крупным организатором сельскохозяйственной и биологической науки в нашей стране – Николаем Ивановичем Вавиловым (1887–1943 гг.).

Многие хозяйственно-полезные признаки обусловлены совместным действием генов и генных комплексов, поэтому в селекционной работе необходимо установить характер их взаимодействия. Н.И. Вавилов утверждал, что именно генетика является теоретической основой селекции.

Н.И. Вавилов выделил следующие разделы селекции:

- учение об исходном сортовом, видовом и родовом потенциалах;
- учение о наследственной изменчивости (закономерности в изменчивости, учение о мутациях);
- учение о роли среды в выявлении сортовых признаков (влияние отдельных факторов среды, учение о стадиях в развитии растений применительно к селекции);
- теория гибридизации, как в пределах близких форм, так и отдаленных видов;
- теория селекционного процесса (самоопылители, перекрестноопылители, вегетативно и апогамно размножающиеся растения).
- учение об основных направлениях в селекционной работе, таких, как селекция на иммунитет, на физиологические свойства (холодостойкость, засухоустойчивость, фотопериодизм), селекция на технические качества, химический состав;
- частная селекция.

ИСТОРИЯ СЕЛЕКЦИИ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Селекция древесных растений, как практическая отрасль лесного хозяйства, представляет собой составную часть лесокультурного дела. Лесные культуры по качеству продукции и производительности должны быть лучше естественных насаждений. Большое значение в повышении их качества, кроме агротехнических приемов, имеют наследственные, сортовые показатели посевного и посадочного материала. Не меньшее внимания в настоящее время придается селекционным приемам в ускорении процесса выращивания, в повышении продуктивности и качества естественных лесов.

Искусственное разведение древесных растений уходит в глубокую древность. Однако в прошлом предпочтение отдавалось культуре древесных плодовых растений и селекции на качество плодов.

Впервые вопрос о необходимости организации семенного дела лесных древесных растений по аналогии с сельскохозяйственным семеноводством при искусственном лесоразведении поставил в конце XVII века русский лесовод И.Т. Болотов.

Развитие научной селекции можно разделить на несколько этапов. Для первого из них, характерно внедрение готовых сортов заимствованных извне, то есть их интродукция. Затем, с разработкой теории искусственного отбора в селекционную практику широко вошли методы массового, индивидуального, группового отборов и создания новых сортов из местных и интродуцированных популяций на этапе аналитической селекции.

Возможность получения новых растений путем скрещивания была впервые доказана И.Г. Кельрейтером еще в 60-х годах XVIII века, но активное изучение и обширная работа по гибридизации началась только в XIX веке. В ней участвовали и внесли большой вклад такие известные ученые того времени как Т.Э. Найт, Г.У. Пагсли, Ш.В. Нодэн, К.Ф. Гертнер, Ч.Р. Дарвин, Г.И. Мендель и другие.

В 1823 -1832 гг. Луи де Вильморен во Франции провел первые опыты по выращиванию сосны обыкновенной из образцов семян, полученных из 30 пунктов Европы. Эти исследования показали, что семена северного и восточного происхождения дали насаждения с лучшей формой стволов, но росли медленнее по сравнению с южными и западными образцами.

В 1877 г профессор М.К. Турский создал в России культуру сосны обыкновенной из семян разного происхождения.

Лесная селекция в России появилась немногим более ста лет. Ее возникновение обусловило развитие промышленности и сельского хозяйства в середине девятнадцатого века, в результате чего резко увеличилась потребность в древесине. В связи с этим встали задачи повышения продуктивности лесов и улучшения их состава.

Значительный размах опытов по искусственному лесоразведению новых древесно-кустарниковых пород в России связан со степным лесоразведением, начатым к концу XIX века. При создании леса в степях каждая вводимая в посадки древесная и кустарниковая порода являлась новой, а разведение ее представляло, по существу, интродукцию и требовало разработки способов ее окультуривания и селекции в новых условиях произрастания.

Прогрессивные деятели степного лесоразведения провели огромную работу по испытанию и показали широкие возможности для использования в защитных посадках в степных условиях России акации белой, ясеня пенсильванского, лиственницы, разных видов дуба, ореха, бархата амурского и других пород.

В начале XX столетия после переоткрытия законов Г.И. Менделя Гюго де Фризом, К.Э. Корренсом и Э. Чермаком-Зейзенеггом, которые занимались длительное время скрещиванием различных растений и изучением гибридных поколений с целью установления закономерностей проявления наследственной изменчивости, учение о гибридизации стало бурно развиваться. Кроме того, после 1900 года работы Э. Чермака-Зейзенегга,

который занимался внедрением правил Г.И. Менделя и результатов собственных опытов в селекционную практику при создании сортов сельскохозяйственных культур придали еще большое значение широкому ее использованию.

Лесная селекция как наука об улучшении лесовыращивания оформилась только в тридцатые годы XX-го столетия. К этому времени были накоплены достаточные сведения о закономерностях изменчивости лесных древесных растений и проведены убедительные опыты по изучению влияния географического происхождения семян на рост культур сосны, ели, дуба и других пород. У отобранных в естественных лесах форм древесных растений при размножении изучено наследование хозяйственно ценных признаков и свойств.

В начале XX века в СССР была создана сеть опытных станций в различных географических и климатических условиях для проведения опытов по интродукции древесных растений.

Разработка научных основ использования интродуцентов для лесокультурных целей, полезащитного лесоразведения, а также защитных посадок вдоль железнодорожных и автомобильных дорог в тридцатых годах прошлого столетия была передана в созданные научно-исследовательские институты по лесному хозяйству. В них были организованы лаборатории по лесной селекции и семеноводству с сетью опытных станций по всей территории нашей страны.

Выдающимся ученым, создавшим основополагающие принципы теории гибридизации, является И.В. Мичурин, который добился больших успехов в селекции плодово-ягодных культур благодаря применению внутривидовых и отдаленных скрещиваний. Селекционеры стали использовать различные методы, в том числе и гибридизацию, для получения исходного материала и сортов. Учение о гибридизации в настоящее время является неотъемлемой частью не только селекции, но и генетики.

При определении селекции как науки Н.И. Вавилов указал на необходимость глубоких знаний исходного материала, закономерностей изменчивости и наследственности, взаимосвязи между организмом и средой, общих и частных методов и направлений селекции. Учение о гибридизации им выделено в отдельный раздел, в котором селекция как наука особенно близка к генетике.

В XX веке в России, за сравнительно короткие сроки было выведено много новых сортов тополя, ивы, сирени, жасмина и других древесно-кустарниковых растений, которые получили широкое применение в озеленении.

В 1971 году был открыт Центральный научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции, который возглавил селекционно-генетическую работу в СССР и стал координатором работ, проводимых научно-исследовательскими учреждениями Рослесхоза в разных лесорастительных зонах. В нем был создан совет по лесной генетике, селекции, семеноводству и интродукции, в его состав вошли видные ученые страны и именно он определил основные направления селекционно-генетических исследований. В результате была заложена Государственная сеть географических культур основных лесообразующих пород для изучения генофонда, в конечном итоге которой, в нашей стране разработано лесосеменное районирование древесных пород.

В последние десятилетия прошлого века в стране были созданы условия и определенные заделы для проведения работ по изучению генофонда наших лесов и использования его при их восстановлении. Разработана необходимая нормативно-методическая и законодательная база для дальнейшего совершенствования лесоводства и лесокультурного дела в соответствии с мировой тенденцией развития. Однако переход страны в новые экономические условия - к рыночным отношениям - резко изменил приоритеты в лесном деле.

В странах, богатых лесами, в том числе и в России, преобладает потребительское отношение к лесным ресурсам. Выращивание древесины заданного качества путем организации специализированных хозяйств еще не проводится. Более того, систематические выборочные приисковые рубки леса без заботы о восстановлении вырубаемых форм привели в ряде случаев к отрицательному отбору.

Перед лесным хозяйством нашей страны должна быть поставлена задача поднятия производительности лесных площадей, разведения лесов в лесодефицитных районах, обогащения породного состава и ускорения сроков выращивания леса.

Повышение производительности лесных площадей, кроме улучшения агротехники, возможно и за счет обогащения их породного и сортового состава. Идея селекционно-генетического улучшения лесов была принята отечественными лесоведами и нашла свое отражение в "Концепции развития лесного хозяйства Российской Федерации на 2003-2010 гг.». Лесная генетика и селекция должны решать задачи, направленные на перспективу развития лесной отрасли, находить и развивать новые подходы и методы, то есть работать на перспективу.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Наследственность - свойство живых существ передавать при размножении свои признаки и особенности развития потомству. Ее изучение проводится на различных уровнях организации живой материи: молекулярном, хромосомном, клеточном, организменном и популяционном.

При исследовании наследственности принято выделять три основных группы методов.

К первой группе относят гибридологический и генеалогический методы, при помощи которых определяют закономерности наследования признака или их группы. С их помощью изучается характер проявления определенных признаков в потомстве при скрещиваниях.

Ко второй группе относятся цитологический и биохимический методы, которые изучают структуру клетки, происходящие в ней изменения, а также химическое строение ген и хромосом.

Характерной особенностью третьей группы методов, к которой относятся приемы популяционно - генетического анализа, является изучение степени влияния генов и внешней среды на развитие признаков и свойств организмов. Основная его задача - определение коэффициента наследственности, с целью оценки пригодности изучаемого признака для целей селекции.

Существуют два способа размножения: бесполое и половое. Эти принципиально различающиеся способы размножения играют очень важную роль в селекции лесных пород.

В преобладающем большинстве случаев древесные породы размножаются половым путем, то есть семенами, но наряду с семенным размножением у некоторых видов возможно также вегетативное размножение.

Вегетативное размножение посредством черенкования, прививок и других приемов позволяет сохранять и размножать растения с одинаковой

наследственностью в течение многих поколений. При нем новое поколение воспроизводится из группы клеток специализированной соматической (неполовой) ткани отдельных органов (почек, корней, стеблей и т.д.).

Древесные породы вегетативно размножают следующими способами:

- делением кустов;
- порослью от пня;
- корневыми отпрысками;
- стеблевыми и корневыми черенками;
- прививками.

В природе вегетативное размножение древесных растений происходит и без вмешательства человека:

- корневыми отпрысками (тополь, осина);
- укоренением ветвей (ель пихта);
- пнёвой порослью (береза, орех, липа, дуб);
- отводками (смородина, крыжовник).

Одной из форм бесполого размножения является апомиксис. Для него характерно, что зародыш развивается без слияния мужской и женской гамет из нередуцированной клетки семяпочки, из соматической клетки покровной ткани (интегумента) или центральной части нуцеллуса семяпочки.

У растений, размножающихся путем апомиксиса, происходит опыление и развитие пыльцевых трубок, но пыльца служит стимулятором, так как генетический материал ее не включается в развивающийся зародыш. Это явление называется псевдогамией.

Апомиксис не всегда легко обнаружить. Но если при тщательно контролируемых скрещиваниях разнообразных форм получается потомство идентичное материнской форме, то с высокой долей вероятности это можно отнести к нему. Подобная форма размножения встречается как у перекрестноопыляющихся, так и у самоопыляющихся видов.

Генетическое значение вегетативного размножения и апомиксиса состоит в том, что они позволяют сохранить генотип особи без изменения. В связи с этим разработаны методы вегетативного размножения хозяйственно ценных форм и сортов с использованием стимуляторов роста.

Для расшатывания наследственности организмов и направленного формирования природы гибридных растений, наряду с половой, важное значение имеет и вегетативная гибридизация, осуществляемая путем взаимопрививки вегетативных частей двух растительных форм с различной наследственностью.

При размножении хвойных и лиственных растений широко используют прививки, техника которых заимствована их плодово-давальства. Прививка - искусство, возникшее в результате наблюдений над явлениями случайного срастания в природных условиях ветвей соседних деревьев и известное народам с древних времен как метод бесполого размножения ценных сортов плодовых и декоративных растений.

Основная трудность использования прививок в практике лесного хозяйства - отсутствие надежных и производительных и экономически выгодных способов. Поэтому в настоящее время перед учеными и практиками стоит задача по разработке оптимальных способов прививки древесных растений и проверки их на практике.

Разнообразные способы прививки лиственных пород можно объединить в три группы:

- окулировка - прививка почкой ("глазком") (Рис.1);
- прививка черенком - отрезка побега с несколькими почками, в расщеп, вприклад, копулировка, за кору и др. (Рис. 2);
- аблактировка - прививка веткой, которая до срастания с подвоем сохраняется на корнях или погружается в воду с питательным раствором (Рис. 3).

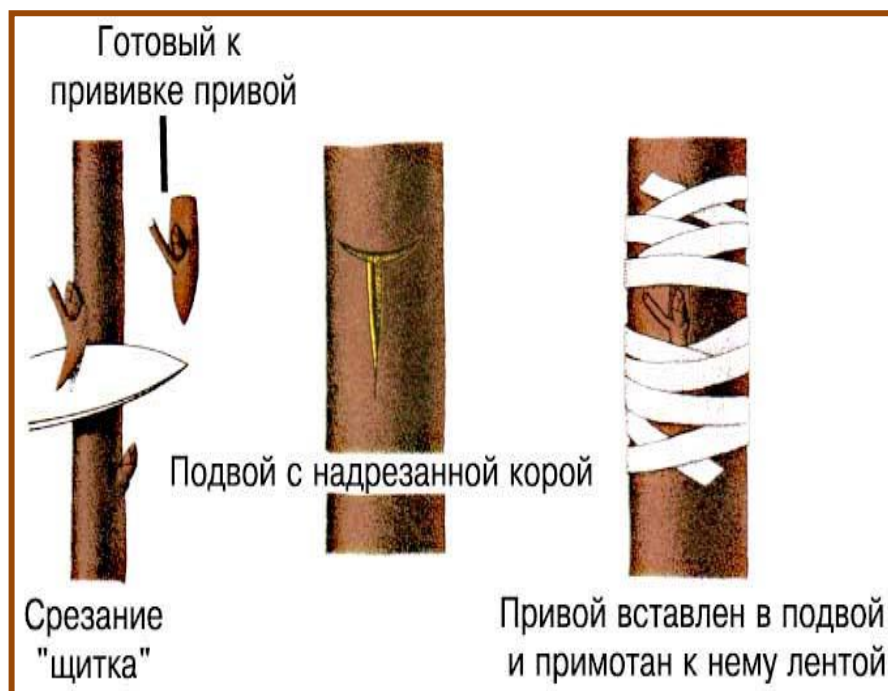


Рисунок 1 - Прививка почкой – окулировка



Рисунок 2 - Прививка черенком



Рисунок 3 - Прививка ветками – аблактировка

Для хвойных пород используются все вышеперечисленные прививки с некоторыми изменениями. Например, Е.П. Проказин предложил прививку в приклад сердцевинной на камбий. Такой способ успешно применяется для прививки тонких черенков сосны, ели и лиственницы. Кроме того, существует способ прививки в приклад камбий на камбий. В отличие от предыдущего, на черенке (привое) срез делают не по сердцевине, а по камбию, то есть привой и подвой соединяют камбиальными слоями. Приживаемость прививок хвойных в приклад, как сердцевинной на камбий, так и камбием на камбий, высокая - от 80 до 100%.

Прививочные растения используют на семенных плантациях, которые обеспечивают получение высококачественного семенного материала, черенков отобранных с наилучших плюсовых деревьев.

Кроме прививки, широко используется экономически выгодный способ размножения ценных форм и сортов древесных растений зеленым черенкованием под пленочным покрытием в условиях высокой влажности, поддерживаемой автоматическими установками.

Для этого используют корневые отпрыски или однолетние отводки. Их весной высаживают в почву рядами под углом 30° к ее поверхности. Затем, в период распускания почек, пригибают к земле и укладывают в бороздки

глубиной 5 см. Когда побеги из почек достигают длины примерно 20 см и развивают корневую систему, их слегка окучивают. Следующей весной побеги разрезают на части и высаживают в школу. Так как их рост опережает развитие корневой системы, то растения низко «сажают» на пень.

При бесполом размножении одна клетка делится, воспроизводя целый организм. При половом - две половые клетки гамет (мужская и женская) соединяются и дают начало одной клетке (зиготе), которая в свою очередь при делении воспроизводит организм с материнскими и отцовскими признаками. В результате этого обеспечивается обмен наследственной информацией между особями внутри вида. Половое размножение дает возможность по-новому комбинировать исходные наследственные признаки и свойства родительских форм.

Образовавшиеся в результате полового процесса семена обеспечивают расселение лесных древесных растений в новые места обитания. Причем, древесные породы, у которых плоды и семена снабжены крылатками для разноса их ветром, наиболее приспособлены к распространению.

Половым, или семенным размножением растений называют образование зародыша семени в результате слияния (оплодотворения) мужских и женских половых клеток (гамет). Перенос пыльцы, в которой развиваются мужские гаметы (спермии), у растений называется опылением. Между опылением и оплодотворением у древесных растений проходит от нескольких часов (тополь) до нескольких месяцев (сосна, можжевельник).

Пыльца переносится с помощью насекомых и ветра. В зависимости от способов опыления у древесных растений можно выделить ветроопыляемые и насекомоопыляемые, которые различаются биологией цветения, строением цветков и соцветий, пыльцы, временем и продолжительностью цветения.

К ветроопыляемым древесным растениям относятся: хвойные, березовые, ореховые, ильмовые, тополи, ясени, клен ясенелистный. Они раздельнополые, однодомные или двудомные, имеют невзрачные простые или чашечковидные цветки без нектара и аромата. Цветут ранней весной до

распускания или одновременно с распусканием листьев. Для данных растений характерно перекрестное опыление, так как сухая и легкая пыльца легко сдувается ветром.

К насекомоопыляемым древесным растениям относятся представители семейств розовые, жимолостные, барбарисовые, липовые, крушиновые, бересклетовые, большинство кленов и сирень. Они, как правило, обоеполые, с двойным околоцветником, состоящим из чашечки и ярко окрашенного венчика с нектаром и ароматом, что привлекает насекомых.

У насекомоопыляемых растений имеется сложная система приспособления к перекрестному опылению. Пыльца у них клейкая, плохо сдувается ветром, легко прилипает к телу насекомого и стирается при посещении ими других цветков.

У обоеполых и однодомных растений образование зародыша семени происходит при самоопылении и в результате перекрестного опыления. У разнополых двудомных растений зародыши семян всегда образуются в результате перекрестного опыления (Рис. 4).



Рисунок 4 - Способы опыления

Самоопыление – процесс переноса пыльцы на семяпочку или на рыльце пестика в пределах одного цветка или разных цветков одного и того же растения. Самоопыляемые древесные растения: орех грецкий, ясени,

липы, граб. Данный способ можно использовать при создании чистых линий в селекционной работе.

Перекрестное опыление – перенос пыльцы с одного растения на цветки другого данного вида или сорта. Большинству лесным древесным растениям свойственно перекрестное опыление (почти все хвойные, березовые, буковые, ильмовые, кленовые и ивовые и др.). У видов с обоеполюми цветками перекрестное опыление обеспечивается различными способами, например, более ранним созреванием тычинок (протандрия) или, наоборот – более ранним созреванием пестиков (протогиния).

Переопыление растений разных видов и сортов, обладающих разной наследственностью, называется гибридизацией.

Деление растений на самоопыляющиеся, или перекрестно опыляющиеся, имеет большое селекционное значение. Большинство видов образует непрерывный ряд от полных самоопылителей до способных только к перекрестному опылению.

При всех формах размножения связь между поколениями осуществляется через клетки, в которых заключены материальные основы наследственности. Следовательно, наследственность и изменчивость – два противоположных, но взаимосвязанных свойства организма. Благодаря наследственности сохраняется однородность вида, а изменчивость, наоборот, делает вид неоднородным.

Различия между особями одного вида могут зависеть от изменения материальных основ наследственности организма. Изменчивость определяется и внешними условиями. Совокупность генов, которую организм получает от родителей, составляет его генотип. Совокупность внешних и внутренних признаков – это фенотип, который развивается в результате взаимодействия генотипа и условий внешней среды.

Закономерности передачи признаков при половом размножении

Закономерности передачи признаков при половом размножении впервые были установлены чешским ученым Грегором Менделем и опубликованы в 1865 год, но его исследования долгое время не были правильно оценены. Лишь в 1900 году они были, как бы открыты вновь и подтверждены несколькими учеными и стали основой вновь возникшей отрасли биологии – генетики.

Г.И. Мендель проводил опыты на горохе. У этого растения много разных сортов, отличающихся друг от друга хорошо выраженными наследственными признаками. Имеются, например, сорта с белыми и пурпурными цветками, с высоким и низким стеблем, с желтыми и зелеными, с гладкими и морщинистыми семенами и т.п. Каждая из указанных особенностей наследуется в пределах данного сорта. У гороха обычно происходит самоопыление, хотя возможно и перекрестное опыление.

Г.И. Мендель применил гибридологический метод исследования – скрещивание различающихся по определенным признакам родительских форм, и проследил проявление изучаемых признаков в ряду поколений. Он шел аналитическим путем: из большого многообразия признаков растений вычленил одну или несколько пар противоположных друг другу признаков. Прослеживал проявление их в ряду следующих друг за другом поколений.

Характерной чертой опытов Г.И. Менделя был точный количественный учет проявления изучаемых признаков у всех особей. Это позволило ему установить определенные количественные закономерности в наследственности. Их анализ он начал с моногибридного скрещивания - родительских форм, наследственно различающихся лишь по одной паре признаков.

Если скрестить растения гороха с желтыми и зелеными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания растений первого

поколения гибридов семена будут желтыми. Противоположный признак (зеленые семена) как бы исчезает. В этом проявляется установленное Г.И. Менделем правило единообразия первого поколения гибридов. В дальнейшем это явление получило название первого закона Менделя.

Признак желтой окраски семян как бы подавляет проявление противоположного признака (зеленая окраска) и все семена у гибридов оказываются желтыми (единообразными). Явление преобладания признака получило название доминирования, а преобладающий признак называют доминантным. В рассматриваемом примере, желтая окраска семян доминирует над зеленой. Противоположный, внешне исчезающий признак (зеленая окраска) называют рецессивным.

В потомстве от первого поколения гибридов (во втором поколении) наблюдается расщепление: появляются растения с признаками обоих родителей в определенных численных соотношениях. Желтых семян оказывается примерно в три раза больше, чем зеленых. Соотношение семян гороха с доминантными и рецессивными признаками близко к отношению 3:1.

В опыте Г.И. Менделя были получены следующие количественные отношения: желтых – 6022, зеленых – 2001. Аналогичные результаты дали опыты по изучению других пар признаков. Оказалось, пурпурная окраска венчика цветка доминирует над белой и во втором поколении гибридов дает то же расщепление - 3:1; гладкая форма семян доминирует над морщинистой. Рецессивный признак в первом поколении гибридов не выявляется. В этом проявляется второй закон Менделя, получивший название закона расщепления: гибриды первого поколения при дальнейшем размножении расщепляются; в их потомстве снова появляются особи с рецессивными признаками, составляющие примерно четвертую часть от всего числа потомков (Рис.5).

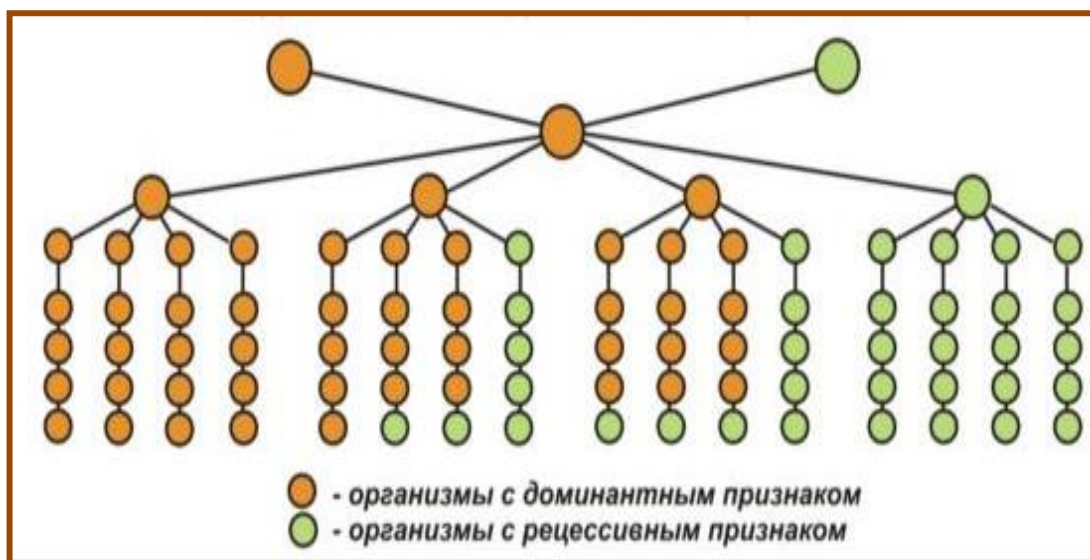


Рисунок 5 - *Ход моногибридного скрещивания*

На рисунке видно, что растения, обладавшие рецессивным признаком, далее в любом числе поколений не обнаруживали расщепления. В их потомстве никогда не появлялось растений с доминантным признаком. Иначе себя вели гибриды второго поколения, обладавшие доминантным признаком. Среди них при анализе потомства, полученного путем самоопыления, обнаруживается две группы. Первая, составляющая $1/3$ от общего числа растений с доминантным признаком, далее не расщепляется. В их потомстве, в последующих поколениях, обнаруживается только доминантный признак. Иначе ведут себя другие растения второго поколения, составляющие $2/3$ от общего числа растений с доминантным признаком. В их потомстве проявляется расщепление в том же соотношении 3:1 ($3/4$ доминантных, $1/4$ рецессивных), как и у гибридов второго поколения. Изучение последующих поколений дает сходный результат. Потомки растений с рецессивным признаком не расщепляются.

Цитологические и биохимические основы наследственности

Основной формой существования жизни является клетка, в которой протекают все физиологические процессы. Рост и размножение организмов связано с образованием новых клеток. Для всех способов размножения характерно повторение в потомстве основных признаков родителей, начиная с внешних морфологических признаков и кончая физиологическими свойствами. Растение, как и всякий живой организм, состоит из клеток, причем каждая клетка порождается тоже клеткой.

Виды растительных тканей

Растения состоят из органов, каждый из которых выполняет свою функцию в организме. Например, у цветковых растений органами являются корень, стебель, лист, цветок. Каждый орган построен из нескольких тканей. Ткань - это собрание клеток, сходных по строению и функциям. Клетки каждой ткани имеют свою специальность и вносят вклад в жизнь целого растения, которая состоит в сочетании и взаимодействии разных видов работы различных клеток, органов и тканей.

Главнейшими группами тканей, из которых построены вегетативные органы высшего растения, являются следующие:

- покровные;
- основные;
- механические;
- проводящие;
- выделительные;
- меристематические.

В каждую группу обычно входит несколько тканей, имеющих сходную специализацию, но построенных каждая по-своему из определенного вида клеток. Ткани в органах не изолированы друг от друга, а составляют систему, в которой элементы отдельных тканей чередуются. Так, древесина - это система из механической и проводящей, а иногда и основной ткани.

Покровные ткани (эпидермис, пробка, корка) защищают органы растения от неблагоприятных воздействий: высыхания, перегрева, переохлаждения, лучистой энергии, механических повреждений, излишнего намокания, проникновения чужеродных организмов. Эпидермис покрывает обе поверхности листа, молодые побеги и лепестки. Как правило, это один слой клеток. Те стенки клеток, которыми они соприкасаются между собой, обычно извилистые, причем выступ одной заполняет вогнутость соседней. Это способствует прочному соединению клеток, которые в результате образуют единый плотный пласт. Внешние, граничащие с воздухом стенки клеток, более толстые.

Эпидермальные клетки выделяют вещества, откладывающиеся на них снаружи в виде пленки, например, кутин, образующий плотную кутикулу, и воск. Кутин так же пропитывает и сами внешние стенки эпидермальных клеток. Толстая внешняя оболочка и наружная пленка обеспечивают изоляционные, защитные свойства этой ткани. Сквозь ее слой затруднено проникновение газов, воды, бактерий. Однако воздух обязательно должен входить внутрь зеленых частей растения, а наружу необходимо выходить водяным парам и кислороду. Обмен газами, а также водяным паром между атмосферой и внутренними тканями молодых органов, покрытых эпидермисом, осуществляется с помощью устьиц.

Устьица образованы специальными клетками эпидермиса, между двумя из которых (так называемыми замыкающими клетками устьица) имеется отверстие регулируемой величины - устьичная щель. Через нее осуществляется связь между атмосферой и воздухоносными межклеточными пространствами толщи листа или другого органа, покрытого эпидермисом.

Замыкающие клетки устьиц под влиянием перемены условий влажности или освещения меняют свою форму, смыкаясь друг с другом или размыкаясь. При этом они открывают или, соответственно, закрывают устьичную щель. На свету, в процессе фотосинтеза, растения нуждаются в притоке углекислого газа из атмосферы и тогда устьичные щели открыты. Ночью они закрываются. Замыкающие клетки закрывают просветы устьиц и в жаркое время дня, что предохраняет растение от большой потери воды и, соответственно, от увядания.

Часто эпидермальные клетки образуют выросты - волоски. Иногда это многоклеточные образования, в других случаях каждый волосок представляет собой отросток одной клетки, лежащей в общем слое эпидермиса. Они играют защитную, опорную (например, у вьющихся или стелющихся растений) и выделительную роль. Для растений важны корневые волоски - трубчатые выросты эпидермальных клеток корня, которые увеличивают его всасывающую поверхность. Эпидермис многих семян или плодов образует волоски, способствующие расселению семян, а тем самым растений.

В стебле многолетних растений под эпидермисом развивается более грубая защитная ткань - пробка. Клетки ее отмирают, утрачивают протопласт и состоят только из толстых стенок, которые окружают полость, заполненную воздухом или смолистыми веществами. Они пропитаны суберином, который делает их водо- и воздухо непроницаемыми, теплоизолирующими, а также прочными и упругими. Они могут к тому же и одревесневать. Примером этой ткани служит береста. Она довольно тонка, а вот пробка пробкового дуба достигает толщины в несколько десятков сантиметров. Пробка в некоторых местах прерывается чечевичками - образованиями из иной ткани, которая проницаема для воды и воздуха. Через чечевички осуществляется обмен внутренних частей ствола с окружающей средой. Чечевички развиваются на местах устьиц.

В стебле под покровными тканями находятся клетки луба - это система из элементов нескольких тканей: проводящей, опорной и основной. Важнейший его элемент - ситовидные трубки. Они построены из удлинённых клеток, вытянутых вдоль стебля, сочленённых друг с другом концами. Это живые, но безъядерные клетки, элементы цитоплазмы в которых расположены около стенок. Оболочки в местах стыка этих клеток имеют многочисленные отверстия, так что перегородки подобны ситам. В результате этого смежные клетки сообщаются между собой и тем самым оказываются объединёнными в длинные трубки, тянущиеся сквозь жилки и черешки листьев, по стеблю и корню.

По системе ситовидных трубок продукты, образующиеся в зелёных частях растений, перемещаются ко всем его другим частям, питают их. Основным из транспортируемых продуктов является сахароза. Ситовидные трубки - это элемент проводящей ткани. Около клеток ситовидных трубок имеются клетки-спутники. Они содержат ядра, и их протопласт имеет непосредственные связи с цитоплазмой безъядерных ситовидных клеток. В лубе встречаются также участки, состоящие из паренхимных клеток в которых откладываются различные вещества: крахмал, масла и смолы. Это клетки основной ткани.

Кроме того, луб содержит элементы опорной ткани - лубяные волокна. Это очень длинные клетки с утолщёнными стенками. Длина клетки может превышать её ширину в тысячи раз. Обычно это мертвые клетки, без протопласта. Они выполняют механическую функцию, создавая прочность стебля.

Большинство специализированных клеток не способно к размножению. Однако растение растёт всю свою жизнь, и в течение неё в нём образуются новые клетки. Они развиваются из клеток образовательных - меристематических тканей. Размножение делением является специализацией таких клеток и их функцией в организме. Происшедшие из них клетки развиваются, превращаясь в те или иные специализированные клетки.

Образовательная ткань находится в разных частях растения (например, в точках роста - на верхушках побегов, корней). В толще стебля обычно есть несколько ее слоев. Под слоем пробки находятся клетки феллогена, которые, делясь, пополняют число клеток пробки и коры. Внутри от луба располагается слой клеток камбия. Те из порождаемых ими клеток, которые образуются снаружи от камбия, развиваются в клетки луба. Оказавшиеся внутри, то есть ближе к оси ствола, дают начало клеткам древесины.

Древесина состоит из элементов проводящей, опорной и основной тканей. К первым относятся волокна древесины - длинные мертвые клетки с одревесневшими стенками; ко вторым - сосуды, представляющие собой результат слияния многих клеток; к третьим - клетки древесной паренхимы. Клетки, дифференцирующиеся из камбиальных элементов в проводящие (сосуды), растут в длину и ширину. Их боковые стенки утолщаются и одревесневают. В стенках, однако, остаются поры, закрытые лишь тонкой оболочкой. Перегородки на стыках смежных клеток исчезают, протопласт отмирает. В результате образуются длинные сосуды, состоящие из одних стенок. Проводящая система тянется сквозь корень и стебель в лист. По таким сосудам осуществляется восходящий ток воды и растворенных в ней солей от корней ко всем органам растения.

В центре стебля находятся клетки сердцевины - округлые или многогранные паренхимные клетки. Это элементы основной ткани. Иногда они полые, и в них находится воздух; иногда они заполнены запасными питательными веществами, различными кристаллами и танинами. Стенки их могут быть одревесневшими. Древесину и луб пронизывают радиальные лучи. Их клетки являются производными камбия и несут запасную функцию. На уровне луба эти лучи заметно расширяются.

В мякоти листа между верхним и нижним эпидермисом находится основная ткань - клетки с тонкими оболочками и большим количеством зеленых пластид - хлоропластов. В них происходит фотосинтез. Верхние слои состоят большей частью из продолговатых клеток, плотно прилегающих

друг к другу, столбчатой паренхимы. Нижние - рыхлые, между клетками расположены межклетники - пространства, заполненные воздухом и губчатая паренхима. Паренхима пронизана ветвящимися жилками, которые построены из пучков механической (разнообразные волокна) и проводящей (ситовидные трубки и водоносные сосуды) тканей.

Как правило, клетки одноименных тканей даже весьма далеких друг от друга растений сходны, поскольку они выполняют аналогичные функции. Отличительные черты клетки связаны в первую очередь с ее специализацией.

Строение и компоненты клетки

В связи с тем, что в основе размножения организмов лежит деление клетки, необходимо рассмотреть ее строение, химический состав, роль отдельных структур в функционировании и воспроизведении.

Соматические и половые клетки одноклеточных и многоклеточных животных и растений в принципе сходны по своему строению. Они состоят из клеточной мембраны и протоплазмы. Важнейшие неразрывно связанные, части протоплазмы клетки представлены ядром и цитоплазмой, содержащей органоиды (органеллы) различного строения и функций и вакуоль. Как строение, так и свойства клеток разных тканей в связи с их специализацией резко различаются. Перечисленные основные компоненты и органоиды, о которых речь пойдет дальше, развиты в них в различной степени, имеют неодинаковое строение, а иногда тот или иной компонент может вовсе отсутствовать.

Снаружи растительная клетка покрыта оболочкой, неодинаковой по толщине и строению у разных клеток. Образующие ее вещества (крупномолекулярные полисахариды - пектин, гемицеллюлоза и в небольших количествах целлюлоза) вырабатываются в цитоплазме и откладываются снаружи от нее, постепенно ее создавая. Они образуют так называемую первичную оболочку. Она довольно эластична, по мере роста клетки

растягивается и тоже растет, а потому не препятствует ее развитию. Однако она создает определенную прочность клетки и способна защитить ее от механических повреждений. Клетки, служащие для бесполого и полового размножения (зооспоры и мужские гаметы высших растений) лишены такой первичной оболочки. У многих клеток имеется не только первичная, но еще и вторичная оболочка. Она образуется под первичной и построена, главным образом, из целлюлозы - полисахарида, молекулы которого образуют тончайшие нити - микрофибриллы. В оболочке нити целлюлозы погружены в аморфное вещество, состоящее из пектиновых соединений. Клетки, имеющие вторичную оболочку, весьма прочны. Они образуют механические и опорные ткани растения. Иногда вторичная оболочка играет и роль склада питательных продуктов: образующие ее вещества могут превращаться в другие, более простые, которые расходуются для питания.

В оболочке имеются неутолщенные места - поры, через которые осуществляется связь между соседними клетками. Сквозь них проходят тонкие тяжи цитоплазмы - плазмодесмы, которые связывают цитоплазму соседних клеток. По ним осуществляется обмен веществами между соседними клетками. Они наряду с элементами проводящей ткани соединяют клетки и ткани организма в единое целое.

Обмен веществами и распространение возбуждения позволяют клеткам влиять на развитие и работу друг друга, и каждая ткань воздействует на жизнедеятельность всех других тканей. Этим создается координация работы всех частей единого организма - целого растения.

Во многих клетках клеточная оболочка с возрастом пропитывается веществами, еще более укрепляющими ее, что ведет к ее одревеснению. Это происходит со стенками клеток древесины, лубяных волокон, оболочки клеток кожуры семян, иногда околоплодника и даже лепестков. Такие клетки не только прочнее, но и менее проницаемы для микробов и воды. Бывают, однако, в жизни клеток и такие моменты, когда их оболочка должна стать

менее прочной, чем была до этого. Это происходит, например, при прорастании семян.

Полисахаридная клеточная оболочка - характерная черта строения растительной клетки, отличающая ее от животной. Это защитное образование. Под оболочкой находится цитоплазма. Самый наружный ее слой, примыкающий к оболочке, поверхностная клеточная мембрана - плазмалемма. Она представляет собой комбинацию слоев жироподобных и белковых молекул и ограничивает цитоплазму от вакуолей. Плазмалемма регулирует вход веществ в клетку и выход их из нее, обеспечивает избирательное проникновение веществ в клетку и из клетки.

Схема строения растительной клетки показана на рисунке 6.

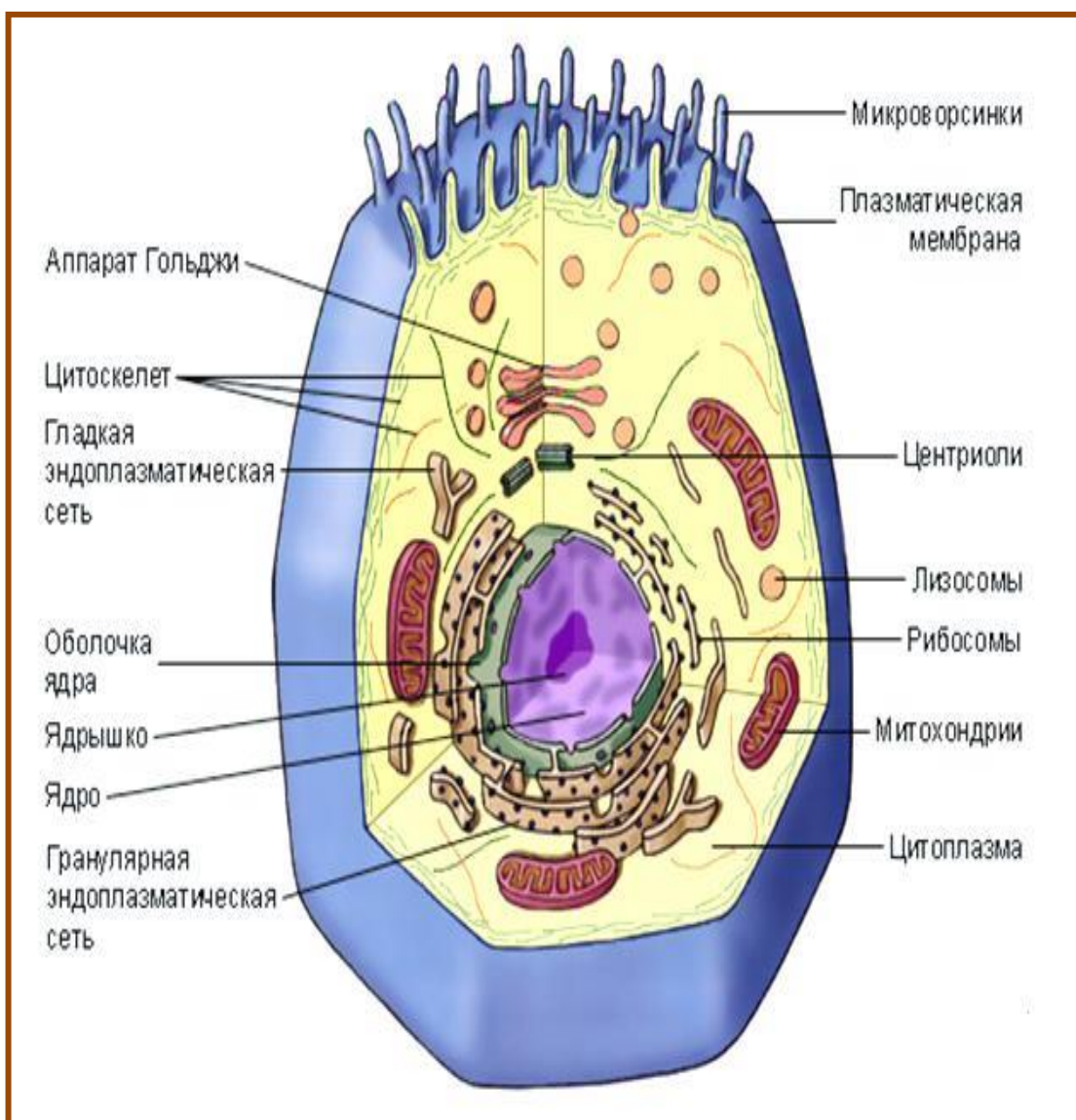


Рисунок 6 - Схема строения растительной клетки

Ядро является центром, управляющим жизнедеятельностью всей клетки и координирующим ее. Оно имеет сложное строение, изменяющееся на разных жизненных циклах клетки. Форма ядра может быть различной - округлой, овальной, сильно вытянутой, неправильно-многолопастной. В некоторых клетках контуры ядра меняются в ходе его функционирования. Размеры ядер неодинаковы и в клетках разных растений, и в разных клетках одного и того же растения. В неделящейся клетке (интерфазе) ядро занимает 10-20% всего ее объема. Крупные ядра бывают в молодых, меристематических клетках, в которых они могут занимать до 3/4 объема всей клетки.

Ядро окружено ядерной оболочкой состоящей из двух мембран. Внешняя мембрана имеет выросты, непосредственно переходящие в стенки эндоплазматической сети и поры, через которые осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Внутри его находится хроматин, одно или несколько ядрышек и ядерный сок (кариолимфа или нуклеоплазма) (Рис.7).

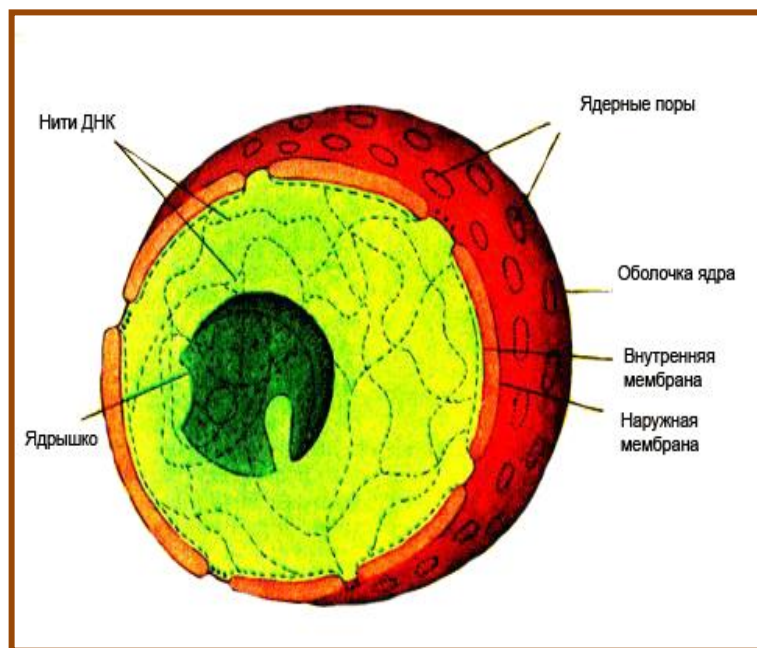


Рисунок 7 - Схема строения ядра

В ядерном соке в световом микроскопе можно различить сетчатую структуру с глыбами хроматина. По данным электронной микроскопии, эта сеть не что иное, как хромосомы, которые становятся хорошо различимыми только во время деления клетки.

Ядрышки – тельца, связанные с хромосомами, содержат большое количество рибонуклеиновых (РНК) кислот. Функция их еще недостаточно изучена. Предполагают, что в них происходит синтез рибосомной РНК.

Цитоплазма наряду с ядром является главным компонентом клетки, с ней связан обмен веществ. Слагается она из прозрачной жидкости – гиалоплазмы, которая на 85% состоит из воды, на 10% из белков. В ней протекает ряд жизненно необходимых химических процессов, в ее состав входят многие белки-ферменты, при помощи которых эти процессы осуществляются.

Цитоплазма содержит целый ряд органелл, ответственных за энергетический и химический обмен в клетке.

Энергия в клетке вырабатывается в митохондриях. Это сферические или палочковидные образования разнообразной величины (от 0,2 до 7 мкм) и сложной структуры (Рис.8). Форма и число их меняется в зависимости от функционального состояния клетки, и они принимают участие в ее окислительном обмене.

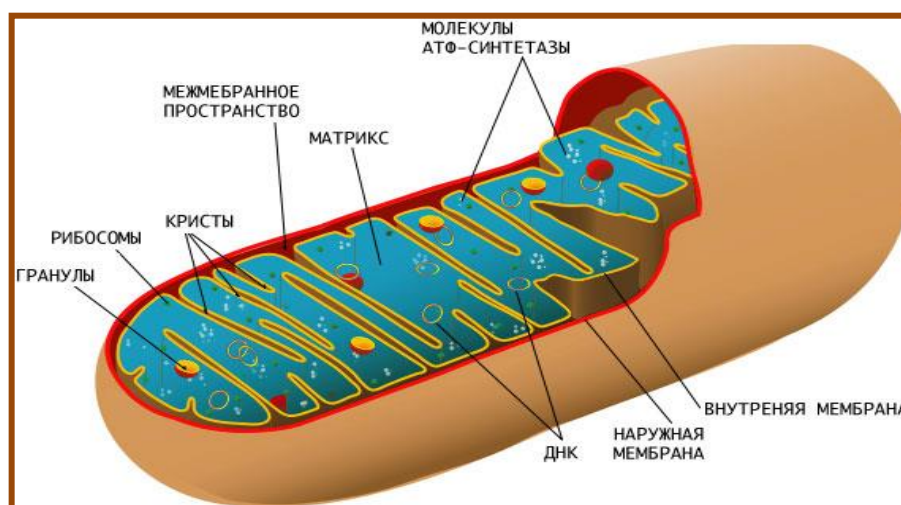


Рисунок 8 - Схема строения митохондрии

Митохондрии - это образования, построенные из липопротеиновых мембран, погруженных в основное вещество - матрикс. Их оболочка образована двумя мембранами, между которыми имеется промежуток. Внутренняя имеет многочисленные впячивания внутрь - кристы. Между ними находится матрикс. И внутренняя мембрана оболочки митохондрии, и образуемые ею кристы построены из упорядоченно расположенных ферментов. Благодаря кристам рабочая поверхность мембран внутри митохондрий очень велика. Ряд ферментов находится в матриксе митохондрии, то есть между кристами.

В митохондриях сосредоточено около четверти белков и жиров клетки, они содержат десятки ферментов. Вырабатывают аденозинтрифосфат (АТФ), являющийся соединением богатым энергией. В них происходят все реакции цикла Кребса. Они способны синтезировать часть тех веществ, из которых состоят сами, благодаря чему митохондрии могут размножаться.

Исследования цитоплазмы с помощью электронного микроскопа привело к открытию системы мембран и канальцев, которые пронизывают ее и в одних участках сужаются, в других расширяются, образуя цистерны, плоские мешки и ветвящиеся трубки. Они являются продолжением клеточной мембраны и связаны с внешней мембраной ядерной оболочки. Эта система получила название эндоплазматической сети, или ретикулума (Рис.9).

Эндоплазматический ретикулум состоит из белков и фосфолипидов. Участвует в обменных процессах, обеспечивая транспорт веществ из окружающей среды в цитоплазму и между отдельными внутриклеточными структурами.

Различают агранулярный (гладкий) и гранулярный эндоплазматический ретикулум, на наружной поверхности каналов которого располагаются многочисленные рибосомы.

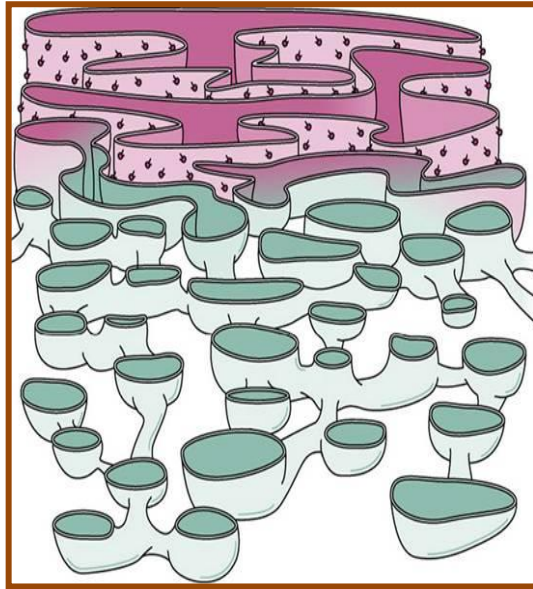


Рисунок 9 - *Схема строения эндоплазматической сети*

Рибосомы - очень мелкие органоиды, почти шаровидные по форме. Они состоят из белков и РНК (80-90% от всей клеточной РНК) (Рис.10). В рибосомах осуществляется синтез клеточных белков под контролем ядра.

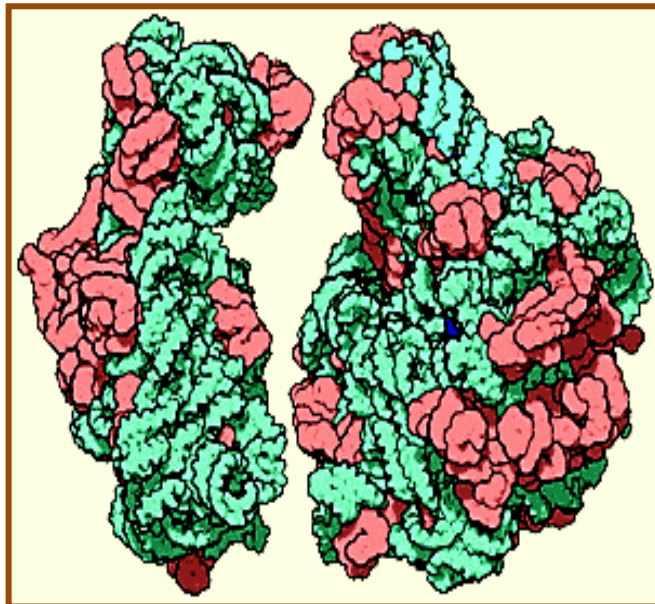


Рисунок 10 - *Строение рибосомы*

Рибосома складывается из двух субчастиц - большой (справа) и малой (слева). Обе они состоят из длинных цепочек РНК (зеленые) и белков (красные). С одной молекулой РНК могут связываться несколько рибосом,

образуя полирибосому (полисому). Образуются в ядрышке, после чего поступают в цитоплазму, присутствуют в клетках всех живых организмов. В процессе синтеза новых белков две субчастицы рибосомы соединяются, охватывая при этом цепочку матричной РНК. Перемещая ее на три нуклеотида за шаг, рибосома осуществляет синтез белка.

Часть рибосом прикреплена к наружным поверхностям мембран, образующих каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, другие находятся в свободном состоянии в гиалоплазме. В клетке может содержаться до 5 млн. рибосом. Так как они представляют собой аппараты для синтеза белка, то особенно их много в клетках, активно его образующих, то есть в растущих и секретирующих белковые вещества. Имеются они также в митохондриях и хлоропластах, где синтезируют часть белков, из которых построены эти органоиды.

Важнейшими органоидами клетки являются пластиды (хлоропласты, лейкопласты, хромопласты и др.).

Они характерны для цитоплазмы растительных клеток и могут саморазмножаться. Содержат хлорофилл, участвующий в процессах фотосинтеза.

В зависимости от типа пластид органы растений имеют разную окраску: зеленый цвет придают хлоропласты, красный и желтый цвет зависит от наличия хромопластов, неокрашенные части растений содержат лейкопласты (Рис.11).

Пластиды каждого типа имеют свое строение и несут свои, им присущие функции. Однако возможны переходы пластид из одного типа в другой. Бесцветные пластиды синтезируют крахмал, хромопласты – пигменты, эвопласты – жиры и пластидные кислоты.

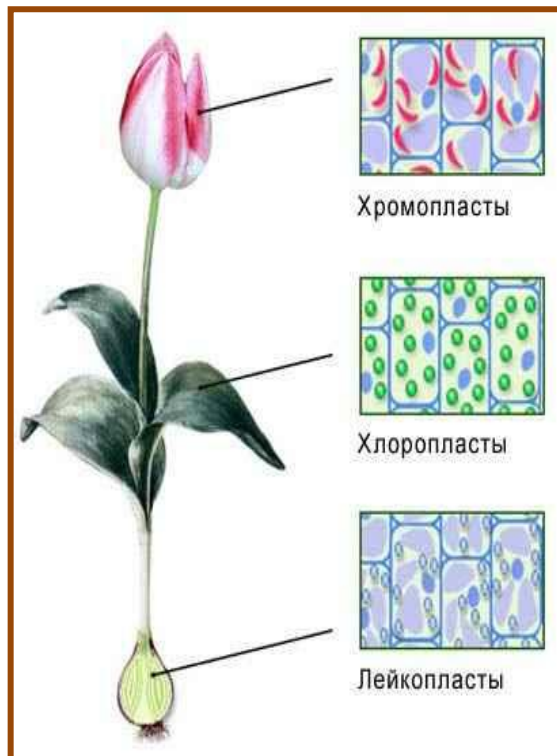


Рисунок 11 - Пластиды

Пластиды всех трех типов образуются из пропластид. Это бесцветные тельца, похожие на митохондрии, но несколько крупнее их. В больших количествах они встречаются в меристематических клетках (Рис.12).

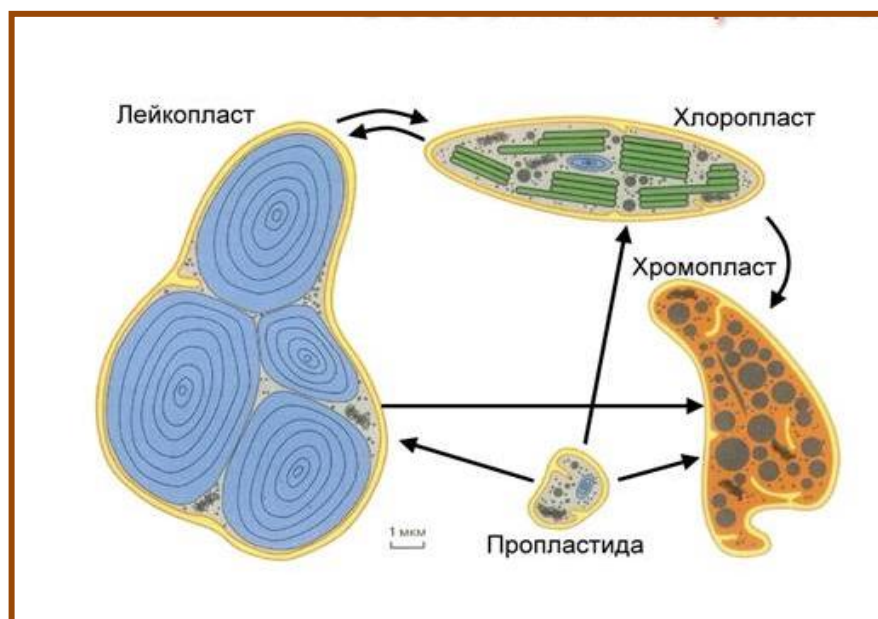


Рисунок 12 – Пластиды

Лейкопласты находятся в клетках неокрашенных частей растений (плодов, семян, корней, эпидермиса листьев). Форма их неопределенна. Чаще всего встречаются лейкопласты, в которых откладывается крахмал, образующийся из сахаров. Есть - запасующие белки. Наименее распространены лейкопласты, заполненные жиром, появляющиеся при старении хлоропластов. Существенных различий между лейкопластами и пропластидами нет.

Хлоропласты - пластиды высших растений, в которых идет процесс фотосинтеза, то есть использование энергии световых лучей для образования из неорганических веществ (углекислого газа и воды) органических веществ с одновременным выделением в атмосферу кислорода. Хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы, размер их около 4-6 мкм. Находятся они в паренхимных клетках листьев и других зеленых частях высших растений. Число их в клетке варьирует в пределах 25-50 штук (Рис.13).

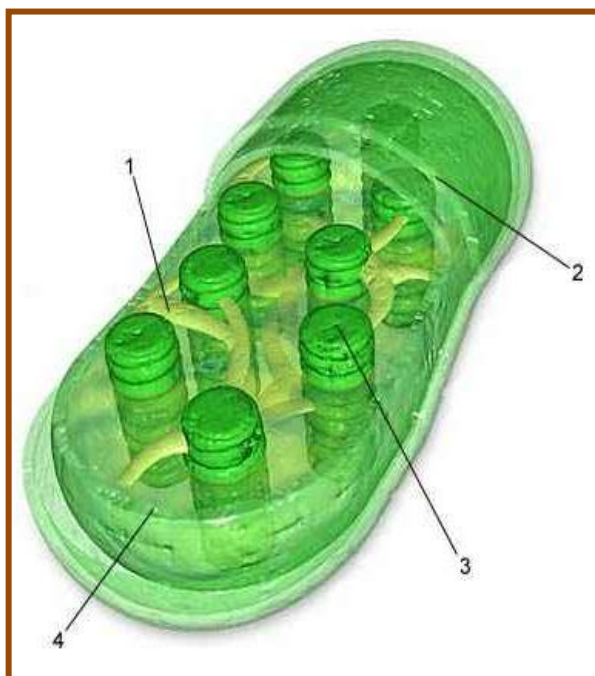


Рисунок 13 - *Строение хлоропласта:*
1 – тилакоид стромы; 2 – внешняя мембрана;
3 – тилакоид граны; 4 – внутренняя мембрана.

Снаружи хлоропласт покрыт оболочкой, состоящей из двух липопротеиновых мембран. Под ней, в основном веществе (строме), упорядоченно расположены многочисленные образования - ламеллы. Они образуют плоские мешочки, которые лежат друг на друге правильными стопками. Эти стопки, напоминающие монеты, сложенные столбиком, называются гранами. Сквозь них проходят более длинные ламеллы, так что все грани хлоропласта связаны в единую систему. В состав мембран, образующих грани, входит зеленый пигмент - хлорофилл. Именно здесь происходят световые реакции фотосинтеза.

Хромопласты возникают либо из пропластид, либо из хлоропластов, либо из лейкопластов. Их внутренняя мембранная структура гораздо проще, чем у хлоропластов. Гран нет, строма содержит много желтого или оранжевого пигмента. Содержатся они в клетках лепестков, плодов, корнеплодов.

Многие из веществ, синтезированных в клетке, должны быть сконцентрированы и выделены из клетки либо в наружную среду, либо во внутриклеточную вакуоль. Кроме того, клетка концентрирует и вещества, поступающие в нее из других клеток, например, если она откладывает их про запас. Эту работу выполняют диктиосомы, которых в растительной клетке обычно имеется несколько. Их совокупность называется аппаратом (или комплексом) Гольджи (Рис.14).

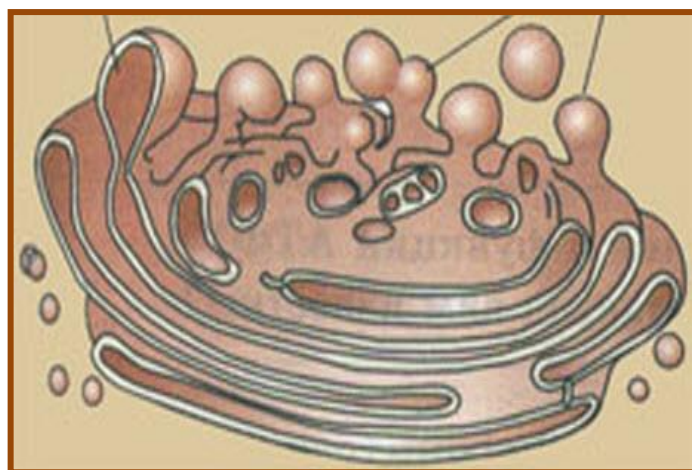


Рисунок 14 - Схема строения аппарата Гольджи

Каждая диктиосома представляет собой систему мембран, сложенных стопкой. Полости между мембранами имеют вид узких щелей, или плоских мешочков - цистерн, или пузырьков. Форма их меняется в ходе работы органоида и зависит от степени наполнения межмембранных пространств выделяемыми и накапливаемыми веществами. Сформировавшиеся и разросшиеся пузырьки отделяются от органоида. Клеточные вакуоли, окруженные мембранами, являются продуктом деятельности аппарата Гольджи, это оторвавшиеся от него и затем увеличившиеся пузырьки.

Аппарат Гольджи особенно развит в выделительных (секреторных) клетках, в которых откладываются или из которых выводятся различные вещества. Он синтезирует и выделяет материал, образующий клеточную оболочку.

Лизосомы - это клеточные органеллы, выполняющие роль «уборщиков мусора». Они представляют собой мембранные пузырьки, в которых находятся гидролитические ферменты. Набор гидролаз в лизосомах такой, что они могут деполимеризовать любые полимеры, имеющиеся в организме - белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, липиды (Рис.15).

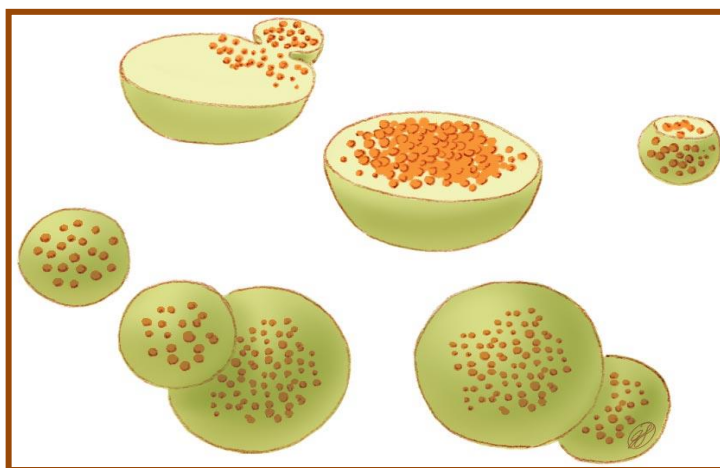


Рисунок 15 - Лизосомы

Лизосомы выполняют двойную функцию, переваривая также и пищу, которая поступает в клетку. Когда клетке необходимо переварить

питательные вещества, мембрана лизосомы сливается с мембраной пищеварительной вакуоли. Затем она может вводить ферменты в пищеварительную вакуоль, чтобы разрушить поступившие питательные вещества. В результате, переваренная пища проникает через мембрану вакуоли и входит в клетку и используется в качестве энергии для ее роста

Центросома (клеточный центр) состоит из двух компонентов: небольших телец – центриолей и centrosферы – особым образом дифференцированного участка цитоплазмы. С центросомой связано формирование ахромативного веретена, возникающего в период деления клеток (Рис.16).

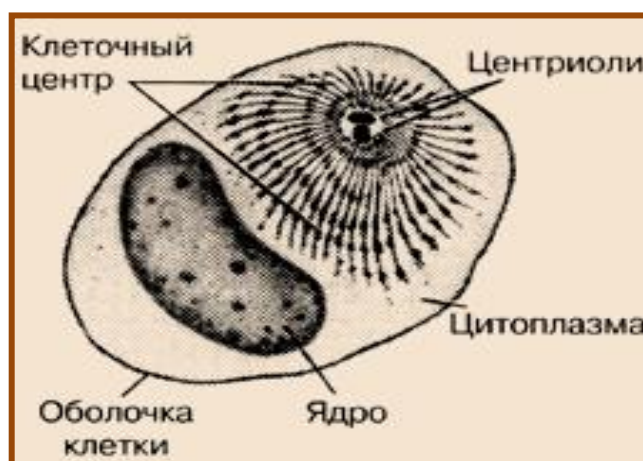


Рисунок 16 - *Клеточный центр*

В типичной растительной клетке имеется крупная вакуоль, наполненная жидким содержимым. Часто вакуоль занимает почти весь объем клетки, так что цитоплазма составляет лишь тонкий слой, прилегающий к клеточной оболочке.

У молодых клеток бывает несколько мелких вакуолей, которые по мере ее развития разрастаются и сливаются в одну. Содержимое вакуоли - клеточный сок, водный раствор очень многих веществ: сахаров, аминокислот, других органических кислот, пигментов (красящих веществ), витаминов, дубильных веществ, алкалоидов, гликозидов, неорганических солей (нитратов, фосфатов, хлоридов) и белков (Рис. 17).

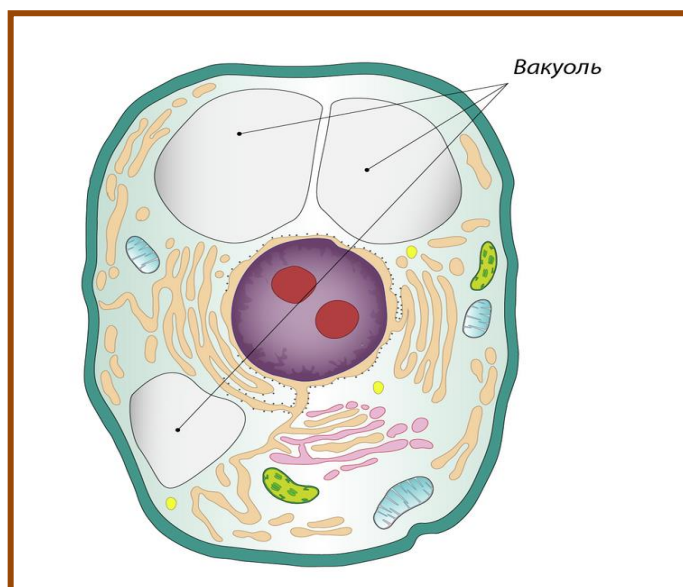


Рисунок 17 – Вакуоли растительной клетки

Все эти вещества - продукты жизнедеятельности клетки. Одни из них хранятся в клеточном соке в качестве запасных веществ и со временем вновь поступают в цитоплазму для использования. Другие являются отбросами обмена веществ, выведенными из цитоплазмы.

Митоз

В основе бесполого размножения организмов лежит универсальный процесс – деление клетки. В результате из одной клетки возникают две.

Деление клетки состоит из двух основных этапов: деление ядра – митоз (кариокинез) и деление цитоплазмы - цитокинез.

В жизненном цикле клетка проходит шесть последовательных стадий:

1 **2** **3** **4** **5** **6**
ИНТЕРФАЗА→**ПРОФАЗА**→**МЕТАФАЗА**→**АНАФАЗА**→**ТЕЛОФАЗА**→**ЦИТОКИНЕЗ**

⏟
МИТОЗ (КАРИОКИНЕЗ)

Все эти стадии составляют один митотический цикл, разделяемый на интерфазу и митоз (Рис.18).



Рисунок 18 - Схема митоза в растительной клетке

Между двумя последовательными делениями клетки ядро находится в стадии интерфазы (Рис.19). Хотя ее называют стадией покоящегося ядра, на самом деле метаболические процессы в ядре в этот период совершаются с наибольшей активностью: клетка готовится к делению.

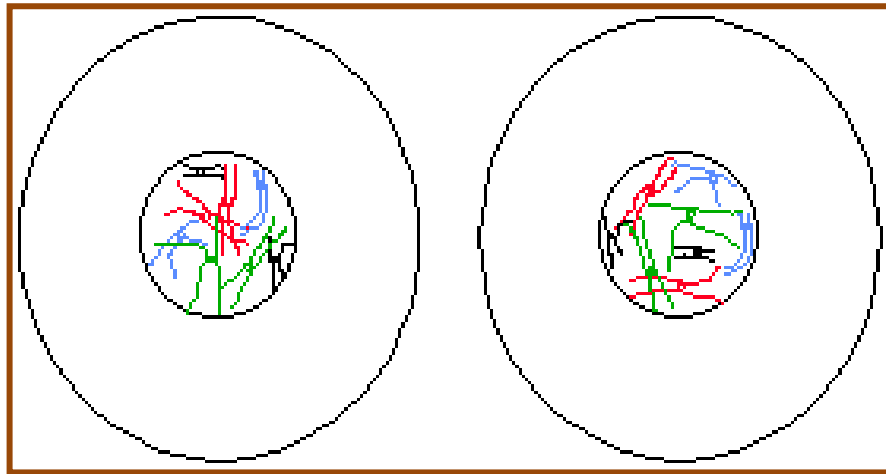


Рисунок 19 - *Интерфаза митоза*

В ядре в это время хорошо видны хромосомы. Термин «хромосома» буквально означает «окрашивающееся тело». Они поглощают и удерживают красители в большей степени, чем другие компоненты клетки.

В профазе хромосомы спирализуются и становятся видимыми как двойные нити, которые называются «сестринскими хроматидами». Они удерживаются с помощью общего участка, называемого «центромерой». В профазе оболочка ядра сохраняется, и хромосомы располагаются по всему объему ядра (Рис.20).

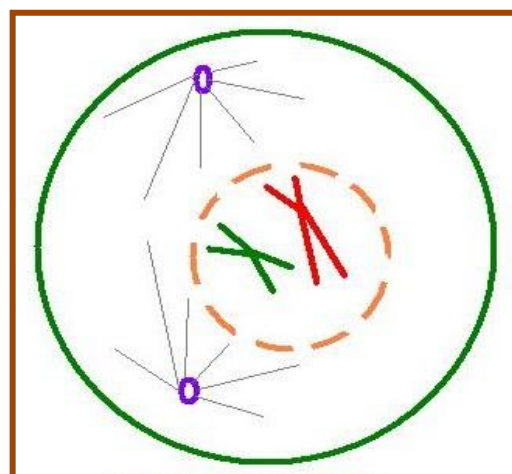


Рисунок 20 - *Профаза митоза*

Признаком окончания профазы является исчезновение ядрышек и оболочек ядра, в результате чего хромосомы оказываются в общей массе цитоплазмы и нуклеоплазмы, которые теперь образуют миксоплазму.

Метафазой называется стадия расположения хромосом в экваториальной плоскости, перпендикулярно оси веретена. Хромосомы, расположенные в этой плоскости, образуют экваториальную или метафазную пластинку (Рис.21).

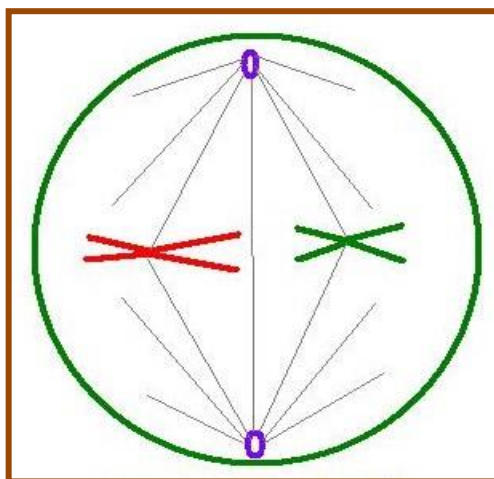


Рисунок 21 - *Метафаза митоза*

Каждая хромосома располагается таким образом, что ее центромера находится точно в экваториальной плоскости. При рассмотрении экваториальной пластинки с полюсов деления клетки хорошо видны ее хромосомы, так что можно сосчитать их число и изучить форму. Нити веретена приобретают более плотную консистенцию, чем остальная масса цитоплазмы и прикрепляются к хромосомам таким образом, что к каждой центромере подходят нити от двух полюсов.

Анафаза – фаза митоза, в которой делятся центромеры и сестринские хроматиды (которые теперь уже можно назвать хромосомами) и расходятся по полюсам (Рис.22).

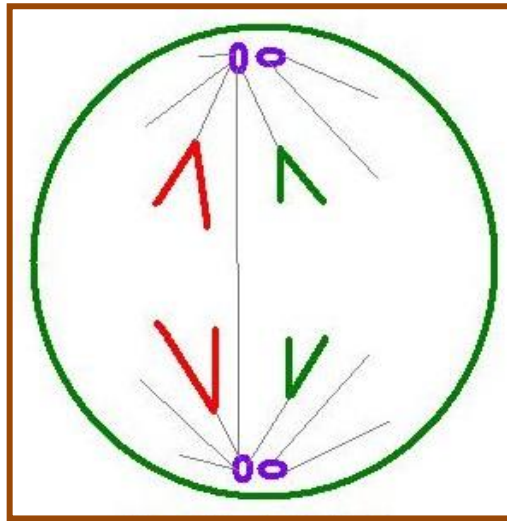


Рисунок 22 - Анафаза митоза

При этом отталкиваются друг от друга в первую очередь центромерные участки, а затем расходятся к полюсам центромерами вперед и сами хромосомы.

Расхождение хромосом начинается одновременно и завершается очень быстро. После чего их количество у каждого полюса оказывается одинаковым и точно соответствует общему числу хромосом исходной клетки. Благодаря такому способу деления ядра обеспечивается постоянное число хромосом в клеточных поколениях.

В телофазе дочерние хромосомы удлиняются (дисперализуются) и утрачивают видимую индивидуальность. Образуется оболочка дочерних ядер. Затем восстанавливается ядрышко (или ядрышки), в том числе, в котором они присутствовали в родительских ядрах (Рис.23).

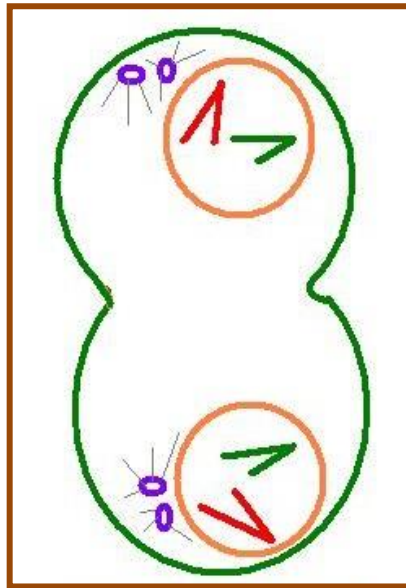


Рисунок 23 - Телофаза митоза

Ядро реконструируется в обратном порядке по сравнению с теми изменениями, которое оно претерпевало в профазе.

Деление тела клетки – цитокинез начинается вслед за делением ядра. В животной клетке это происходит путем перешнуровки цитоплазмы по экватору материнской клетки от периферии к центру. В растительной клетке формирование клеточной перегородки идет при участии веретена от центра к периферии (Рис.24).

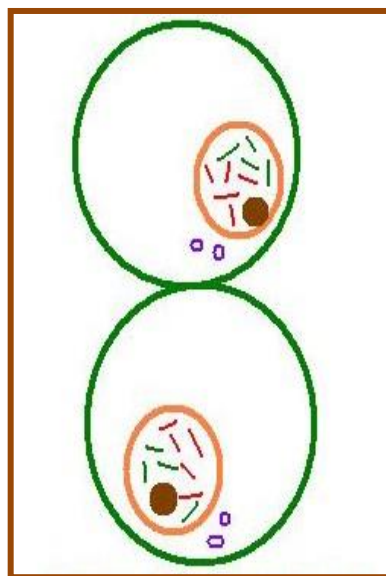


Рисунок 24 - Цитокинез

Продолжительность всего митотического цикла зависит от вида организма, типа ткани, физиологического состояния организма, внешних факторов (температура, свет и др.) и колеблется в пределах от 30 минут до 3 часов. Скорость прохождения отдельных фаз митоза также изменчива.

Строение хромосом

Общая морфология хромосом лучше всего выявляется на стадии метафазы или ранней анафазы, когда они наиболее укорочены и находятся в экваториальной плоскости. В это время хорошо видно, что они различаются по форме и величине.

Форма хромосомы определяется положением первичной перетяжки, где располагается центромера.

Если центромера располагается в хромосоме посередине, то в метафазе она выглядит как равноплечая: V-образная и метацентрическая (Рис.25).

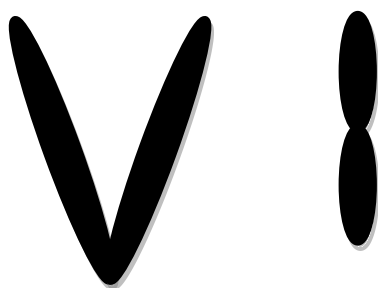


Рисунок 25 - V-образная и метацентрическая хромосомы

Если центромера делит хромосому на два неравных участка, то образуется слабонервноплечая – субметацентрическая (Рис.26) или резконервноплечая акроцентрическая хромосома (Рис.27).



Рисунок 26 - *Субметацентрическая хромосома*

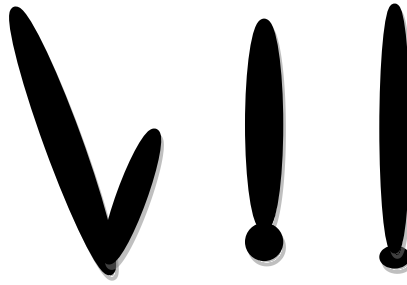


Рисунок 27 - *Акроцентрические хромосомы*

Центромера никогда не бывает на самом конце хромосомы.

Концевые сегменты хромосом называются теломерами.

Кроме первичной перетяжки, хромосома может иметь вторичную, не связанную с прикреплением нити веретена (Рис.28).



Рисунок 28 - *Хромосома с вторичной перетяжкой*

Эта перетяжка в хромосоме связана с формированием ядрышка и называется ядрышковым организатором. Данный участок хромосомы ответствен за синтез РНК.

Иногда вторичная перетяжка может быть очень длинной, отделяя от основного тела хромосомы небольшой участок, называемый спутником. Такие хромосомы называются спутничковыми (Рис.29).



Рисунок 29 - Спутничковая хромосома

Хромосомы различают не только по форме, но и по величине. Длина их варьирует от 0,2 до 500 мкм, диаметр – от 0,2 до 5 мкм.

Химический состав хромосом

На 90-92% хромосомы состоят из нуклеопротеидов. Он представлен дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК) и белком – гистоном (или протамином). Кроме того, в хромосомах присутствует РНК, некоторое количество ионов кальция, магния, железа и негистонные белки, иногда образующие комплекс РНК.

В клетках живых организмов молекулы ДНК играют роль матрицы. В ДНК заключена информация обо всех белках клетки, а, следовательно, о всех ее признаках и организма в целом.

ДНК по своей природе является биологическим полимером, имеющим сложноорганизованную закрученных вокруг друг друга цепей.

Молекула ДНК слагается из чередующихся мономерных единиц – дезоксирибонуклеотидов. В состав каждого нуклеотида входит

гетероциклическое азотистое основание (пуриновое или пиримидиновое), сахар – дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

Универсально распространенными гетероциклическими основаниями, входящими в состав подавляющего большинства дезоксирибонуклеотидов, являются производные пурина – аденин и гуанин и производные пиримидина – цитозин и тимин.

Полимерная цепь ДНК состоит из последовательно чередующихся дезоксирибозных и фосфатных остатков. К каждому дезоксирибозному остатку присоединены боковые радикалы - пуриновое и пиримидиновое основания.

В одной молекуле ДНК объединяются две полинуклеотидные цепочки в виде двойной спирали с правым ходом винта, при этом пуриновые и пиримидиновые основания обеих цепей оказываются заключенными внутри пространства между витками спирали.

Основания связаны друг с другом водородными связями. При этом пуриновому основанию одной цепи соответствует пиримидиновое основание другой, и наоборот - аденин всегда с тиминном, а гуанин с цитозином.

Последовательность нуклеотидов в макромолекуле ДНК неодинакова. Каждый вид растений и животных характеризуется своим специфическим распределением пуриновых и пиримидиновых оснований, а также определенным молярным соотношением этих оснований (Рис.30).

Участок молекулы ДНК, служащий матрицей для синтеза одной цепи белка, называется геном. Поэтому информация, которую содержит ДНК, называется генетической. Ген - это часть ДНК, состоящая из сотен нуклеотидов.

В состав хромосом входит РНК, являющаяся полинуклеотидом в который входят 4 азотистых основания: аденин, цитозин, гуанин и урацил. Тимин в ней замещен - урацилом, а дезоксирибоза – рибозой. В отличие от ДНК, РНК имеет, как правило, одноцепочечную структуру.

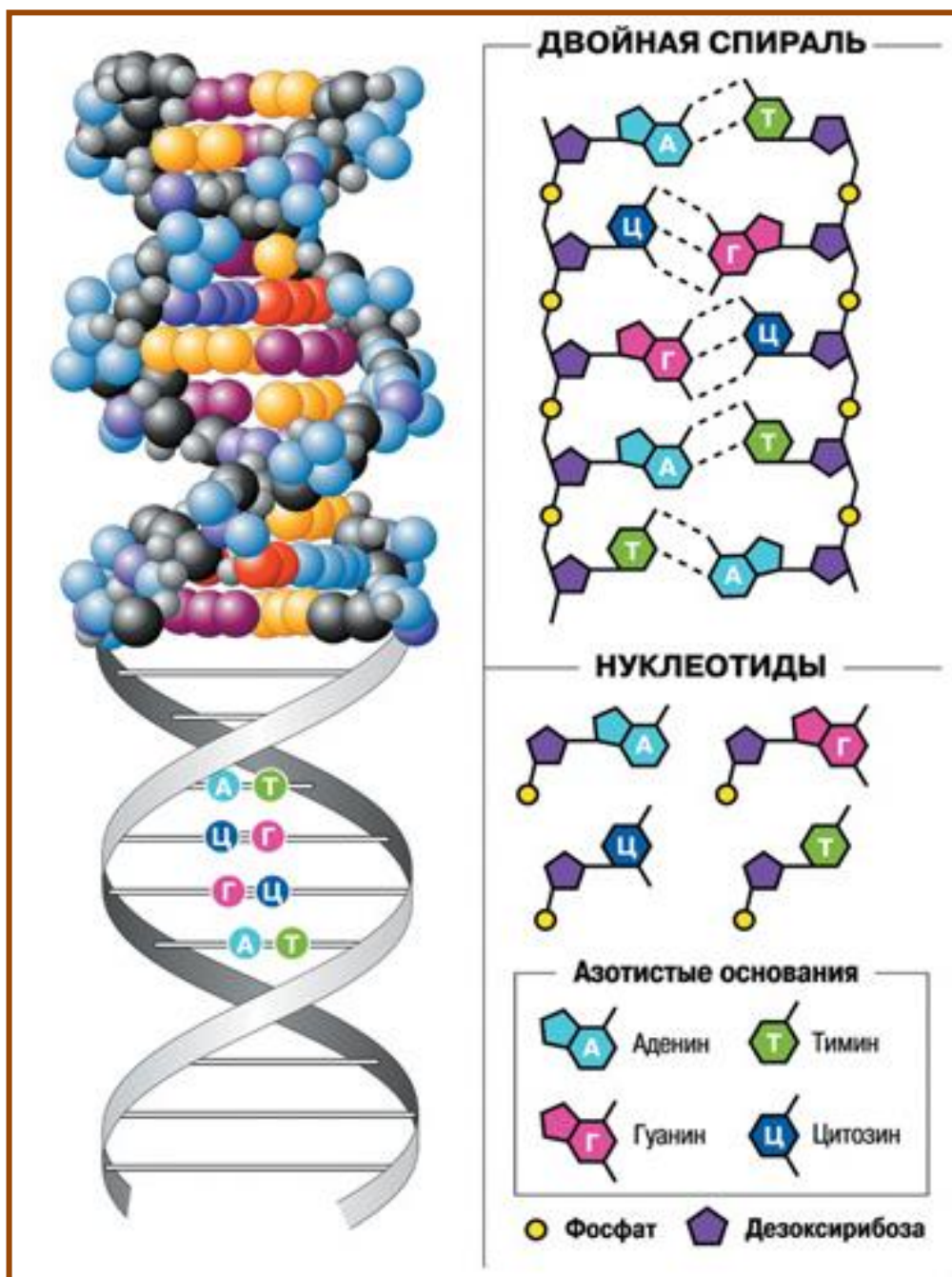


Рисунок 30 - Структура участка двойной цепи ДНК

Кариотипы древесных растений

Кариотип – хромосомный набор вида, характеризующий их форму, величину и число.

Идеограмма – расположение хромосом в виде диаграммы (Рис.31).

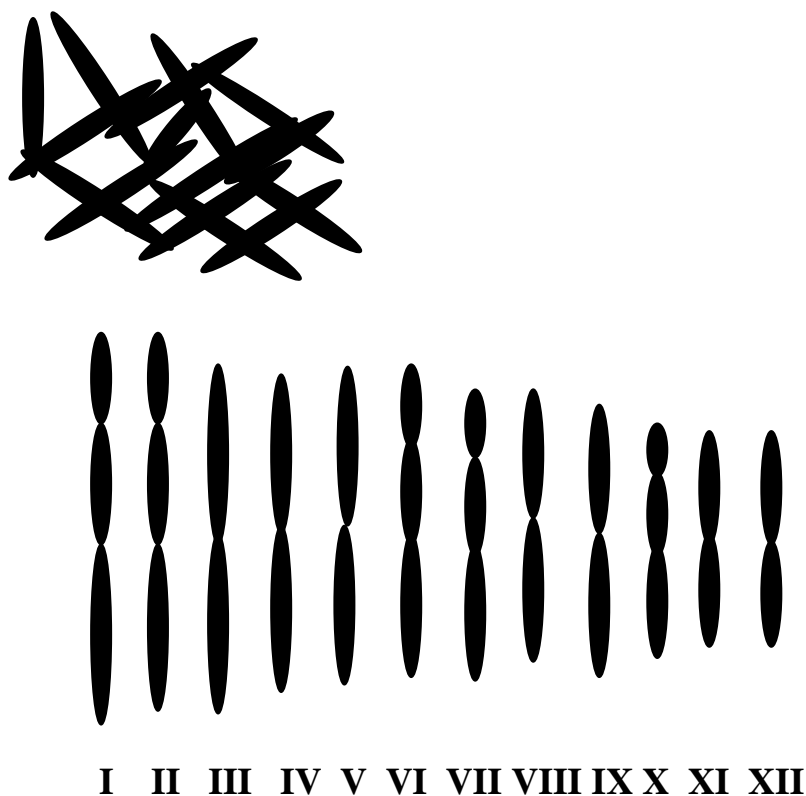


Рисунок 31 - Кариотип и идеограмма сосны обыкновенной

По характеру кариотипов древесные растения делят на группы:

1. близкие виды характеризуются разным количеством хромосом и различаются одной, двумя и большим числом их пар;
2. виды некоторых родов представляют собой полиплоидные ряды, когда они отличаются друг от друга кратным числом хромосом;
3. роды, имеющие виды с однообразным числом хромосом;
4. роды целого семейства, которые имеют виды с одинаковым числом хромосом.

Все виды семейства сосновых имеют по 12 основных хромосом (n) и по 24 хромосомы в соматических клетках ($2n$).

У других родов отдельные виды отличаются тем, что содержат хромосомы в несколько раз больше основного числа.

Кариотип различных видов березы образует полиплоидные ряды видов, состоящие из диплоидных ($2n=28$), триплоидных ($3n=42$), тетраплоидных ($4n=56$) и гексаплоидных ($6n=84$) видов.

У близких родов древесных растений отмечается примерно одинаковое число хромосом: ива и тополь – 19, ольха и береза – 14, бук, дуб, каштан съедобный – 12.

Однако, исходя из числа хромосом, нельзя делать заключение о месте того или иного рода в систематике растений.

Многочисленными исследованиями установлено, что в эволюции растений мутации, связанные с удвоением числа хромосом, имеют очень большое значение.

Кариологические исследования позволяют проследить эволюцию видов на фоне меняющихся экологических факторов и географической истории.

Наследственная информация в клетке

Все живые организмы способны передавать последующим поколениям свои признаки и особенности, то есть воспроизводить себе подобных. Это явление основано на передаче от одного поколения другому наследственной информации. Для того чтобы тот или иной компонент мог служить материальной основой наследственности, он должен удовлетворять следующим условиям:

- выполнять функции, связанные с обменом веществ в клетке;
- быть способным к самовоспроизведению;
- Точно распределяться между образующимися дочерними клетками.

Таким условиям удовлетворяют хромосомы клетки, которые могут удваиваться в каждом поколении клеток и воспроизводиться бесконечно долго без каких-либо изменений.

Роль носителя наследственной информации в клетке играет ДНК.

Цитологические основы полового размножения.

Мейоз

В процессе развития половые клетки претерпевают мейоз, который состоит из двух последовательных делений:

1. редукционное - уменьшающее число хромосом вдвое (клетки из диплоидных становятся гаплоидными);
2. эквационное (уравнительное) - сохраняющее гаплоидный набор хромосом клетки (Рис.32).

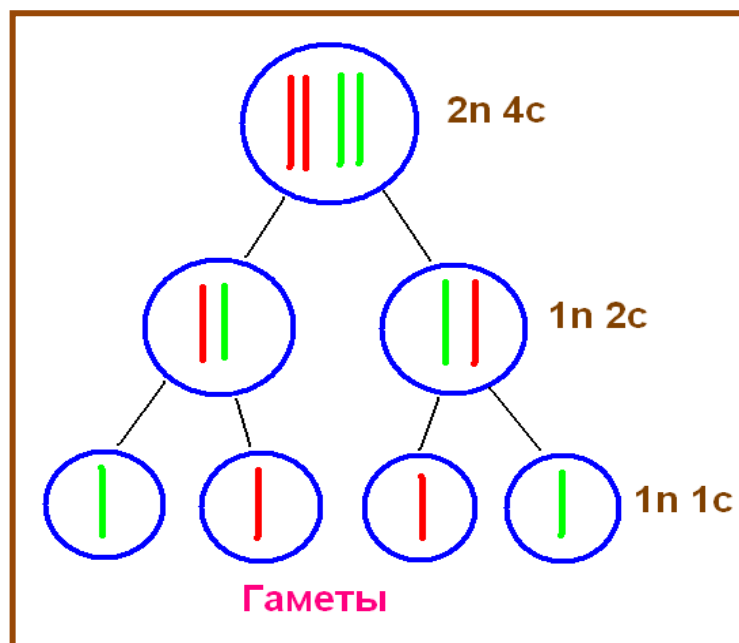


Рисунок 32 - *Последовательные деления мейоза*

Цикл мейоза состоит из ряда последовательных фаз, в которых хромосомы претерпевают закономерные изменения

Фазы, относящиеся к первому делению, обозначают римской цифрой I, а ко второму – II (Рис.33).

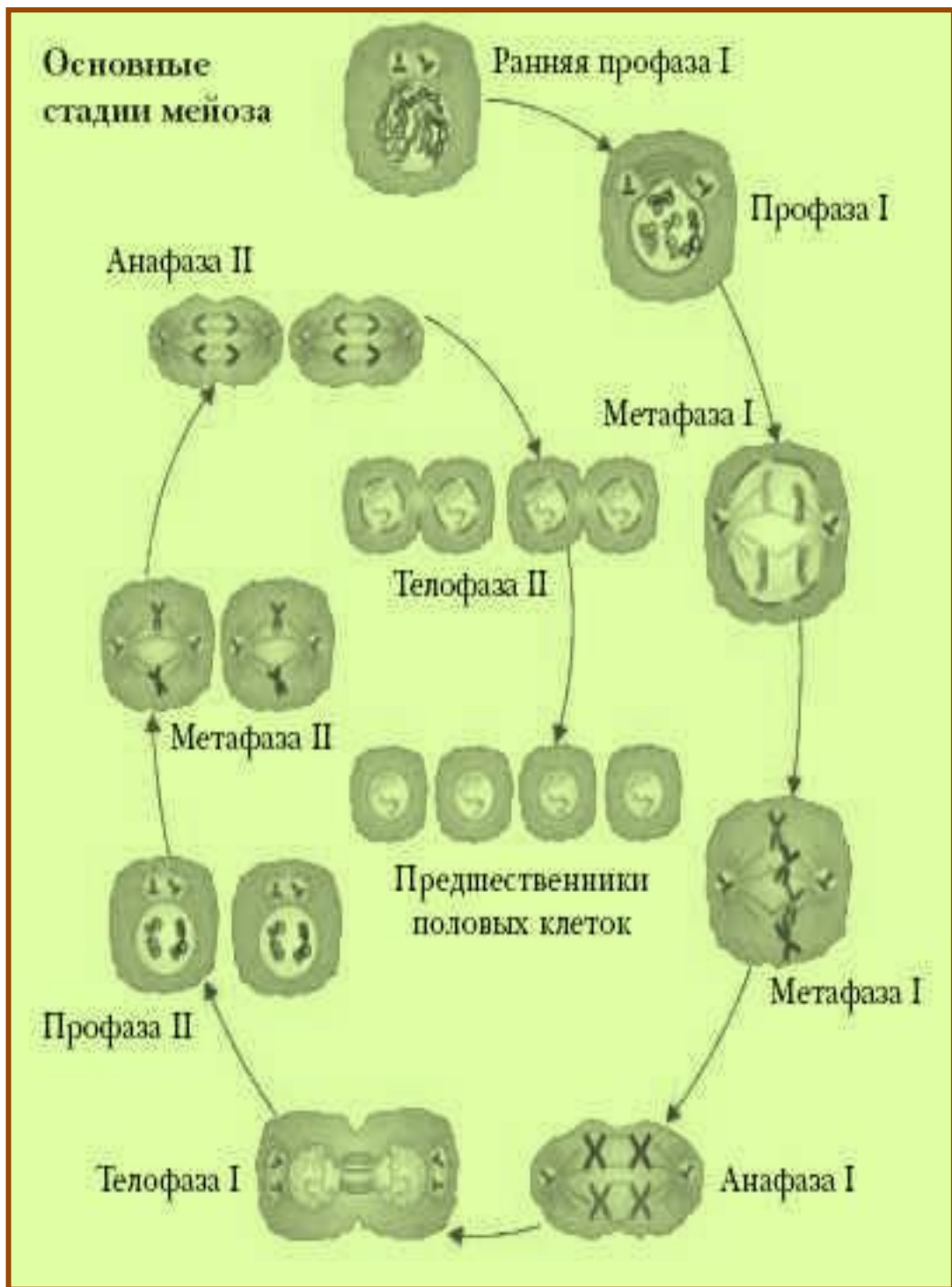


Рисунок 33 - Схема мейоза

К редукционному делению относят цикл изменений ядра от профазы I до телофазы I, а к эквационному – от профазы II до телофазы II.

Особенностью первого деления является сложная и длительная профаза I которая состоит из ряда последовательных стадий (Рис.34).



Рисунок 34 - Стадии профазы I

Профаза I самая продолжительная, в которой происходит спирализация хроматина в двухроматидные хромосомы, а центриоли расходятся к полюсам (Рис.35). Затем идет сближение (конъюгация) и укорочение гомологичных хромосом с последующим перекрестом и обменом гомологичными участками (кроссинговер), а также растворение ядерной оболочки.

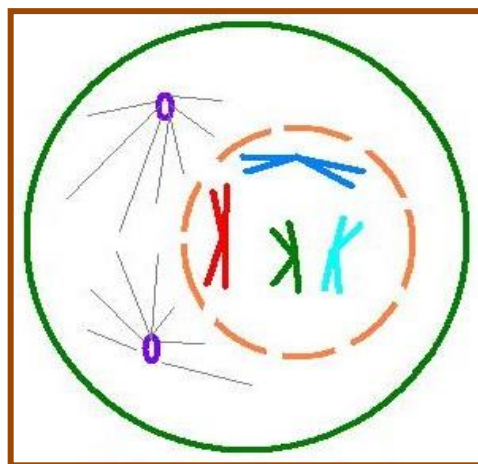


Рисунок 35 - Профаза I

В стадии лептонемы сетчатая структура интерфазного ядра переходит в состояние отдельных тонких нитей хромосом (Рис.36).

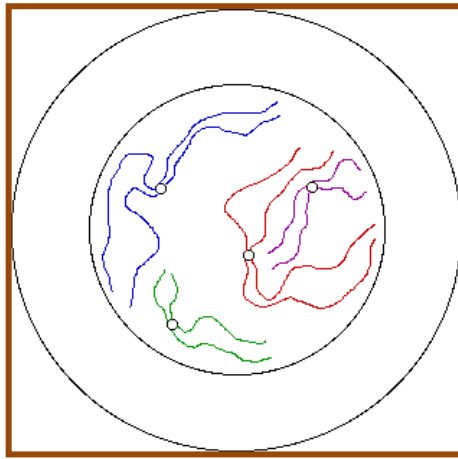


Рисунок 36 - *Лептонема*

Нити хромосом неясно спирализованы и их половинки тесно прилипают друг к другу.

В зигонеме хромосомы начинают притягиваться друг к другу сходными участками (Рис.37).

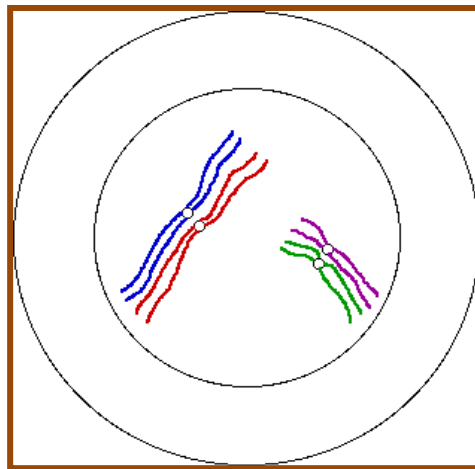


Рисунок 37 - *Зигонема*

Соединение начинается с концов (иногда с центромер). Это взаимное притяжение называют конъюгацией или синопсисом.

На стадии поздней пахинемы и следующей стадии диплонемы происходит перекручивание хромосом, называемое кроссинговером (Рис.38).

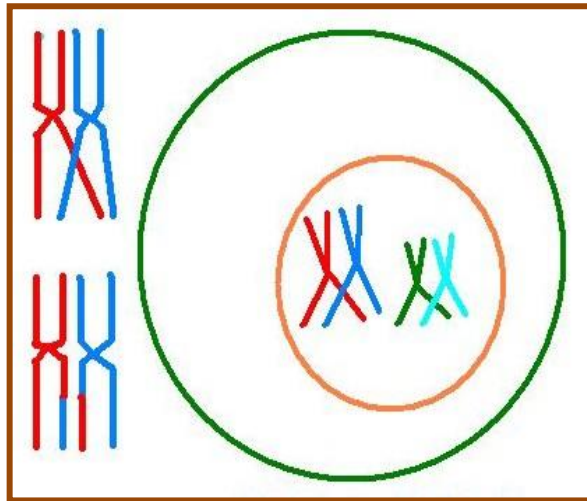


Рисунок 38 - *Пахинема*

Между гомологичными хромосомами происходит обмен участками.

Диплонема - стадия профазы первого деления мейоза, в течение которой спаренные гомологичные хромосомы расщепляются на хроматиды и образуют тетрады (Рис.39).

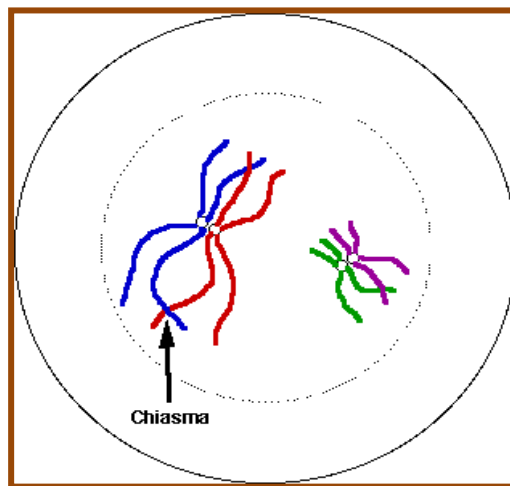


Рисунок 39 - *Диплонема*

Для последней стадии профазы дикинеза, характерно сильное укорочение и утолщение хромосом за счет их максимальной спирализации. Биваленты обособляются, и число их в клетке можно сосчитать. Оно оказывается равным гаплоидному (Рис.40).

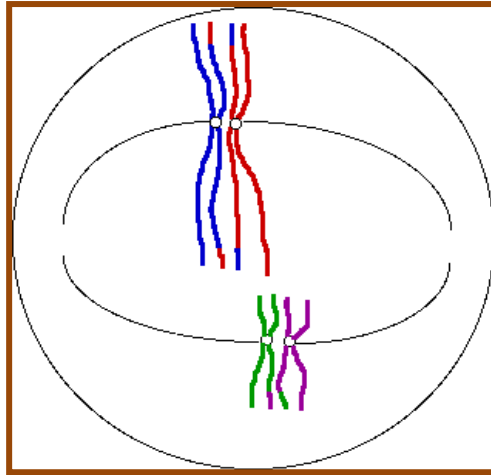


Рисунок 40 - *Диплоинез*

В этой стадии исчезают ядрышки и ядерная оболочка. Так заканчивается профазы I.

Далее следуют: метафаза I, анафаза I, телофаза I.

Центромеры гомологичных хромосом ориентируются в плоскости экватора веретена деления, что соответствует метафазе I (Рис.41).

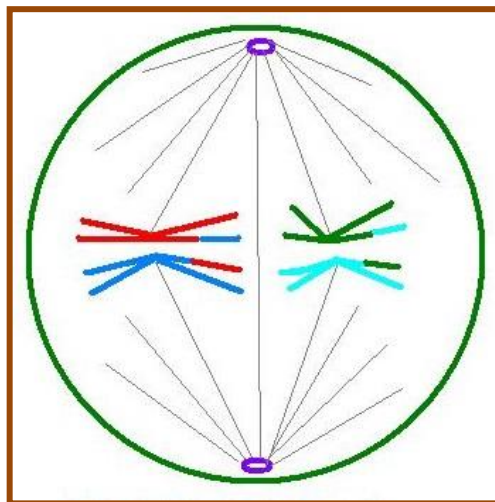


Рисунок 41 - *Метафаза I*

В анафазе I гомологичные хромосомы бивалентов расходятся к полюсам, вследствие этого их число в дочерних ядрах уменьшается вдвое (Рис.42).

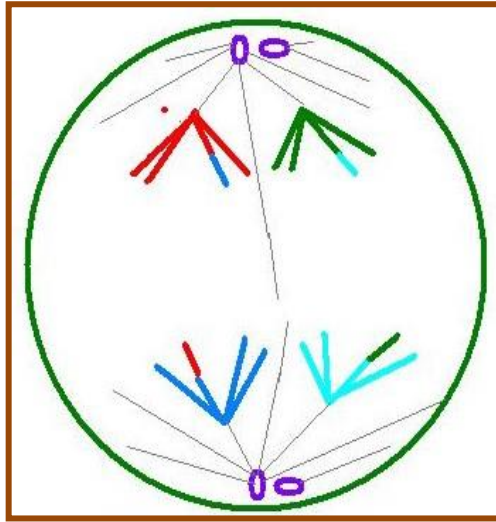


Рисунок 42 - Анафаза I

Следующей фазой первого мейотического деления является очень короткая по продолжительности телофаза (Рис.43).

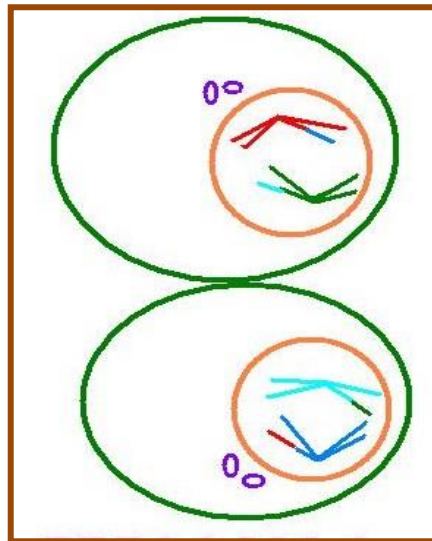


Рисунок 43 - Телофаза I

После телофазы I не всегда наступает цитокинез, чаще он наступает после второго мейотического деления. Если цитокинез не начинается после первого деления, то два гаплоидных ядра остаются в одной клетке (Рис.44).

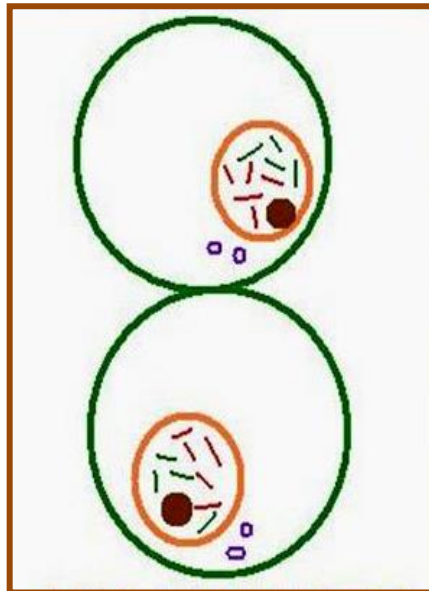


Рисунок 44 - Цитокинез

Фаза между двумя делениями мейоза называется интеркинезом

В интеркинезе, который разделяет первое и второе деление мейоза, в отличие от интерфазы не происходит репродукции хромосом. Они уже удвоенны и состоят из сестринских хромосом, которые в профазе II остаются также с двойной природой, то есть состоят из полухроматид. Это указывает на то, что репродукция хромосомных нитей, произошедшая еще в интерфазе, перед началом мейоза, обеспечила хромосомы полухроматидами. Поэтому профазы II не отличаются от профазы митоза (Рис.45).

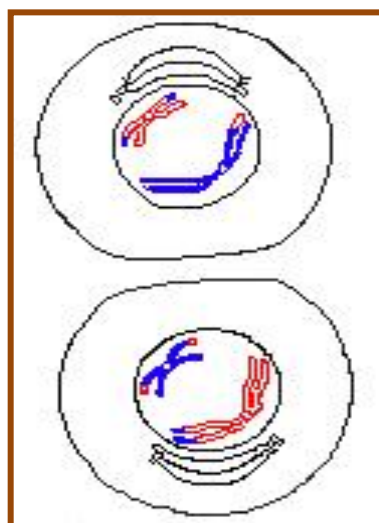


Рисунок 45 - Профаза II

В метафазе II хромосомы выстраиваются центромерами в экваториальной плоскости (Рис.46).

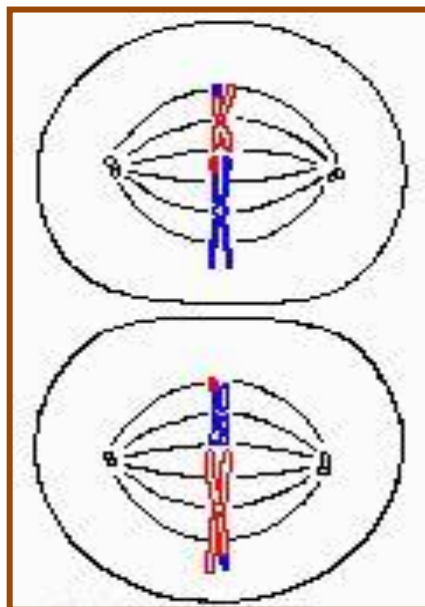


Рисунок 46 - *Метафаза II*

В анафазе II осуществляется разделение центромер, и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой (Рис.47).

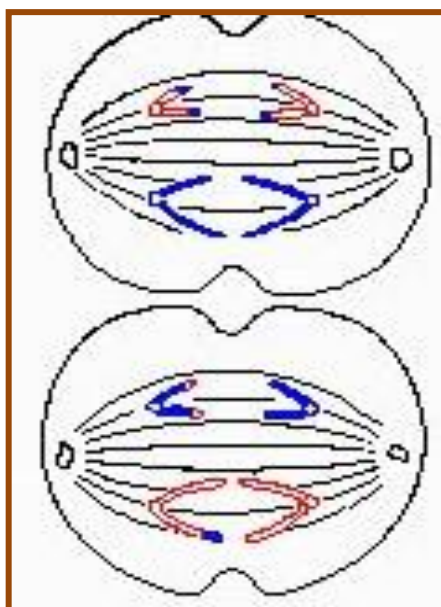


Рисунок 47 - *Анафаза II*

Телофаза II очень сходна с телофазой митоза. Хромосомы деспирализуются, растягиваются и после этого плохо различимы. Нити веретена исчезают, а центриоли реплицируются. Вокруг каждого ядра, которое содержит теперь половинное (гаплоидное) число хромосом исходной родительской клетки, вновь образуется ядерная мембрана. Из одной исходной родительской клетки получается четыре дочерних. (Рис.48).

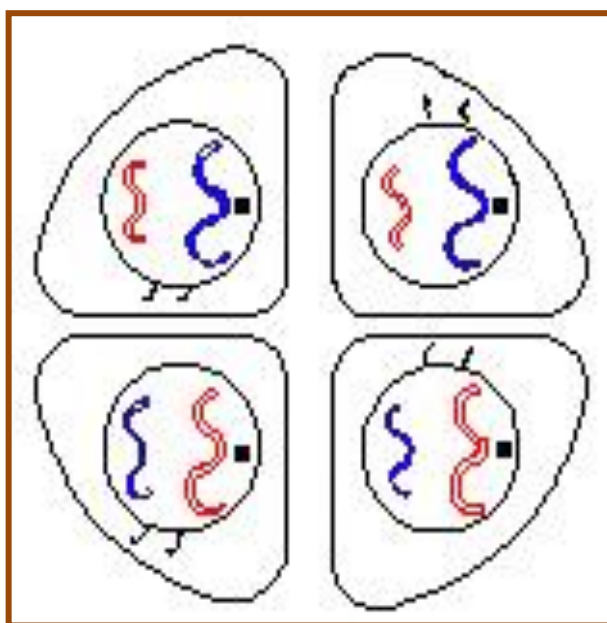


Рисунок 48 - Телофаза II

В результате первого мейотического деления образуется два ядра с половинным, или гаплоидным числом хромосом. Во втором делении каждое дочернее ядро вновь делится, но в данном случае расходятся хромосомы, образовавшиеся по типу митоза из сестринских хроматид.

Гаметогенез и оплодотворение у древесных растений

Процесс формирования половых клеток у растений подразделяется на два этапа: первый – спорогенез завершается образованием гаплоидных

клеток – спор, второй – гаметогенез, который включает образование зрелых гамет (Рис.49) .

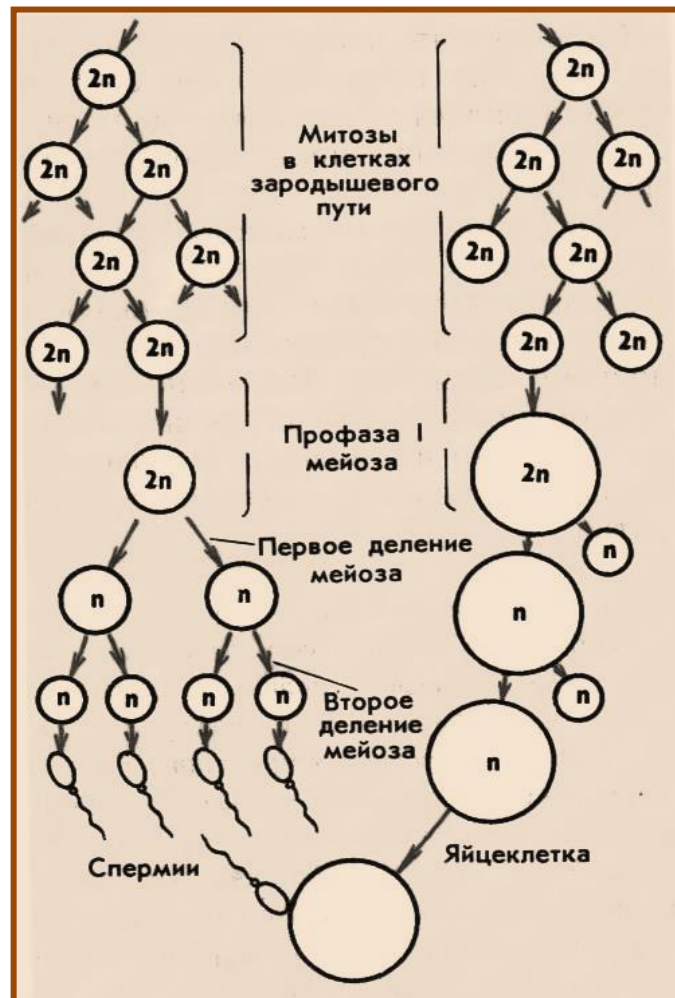


Рисунок 49 – Гаметогенез

Наступление периода цветения (половой зрелости) зависит от вида древесной породы географической изменчивости и от экологических факторов. Например, сосна, растущая изолированно, зацветает в 15-летнем возрасте, а в насаждении только к 30-и годам. Береза на освещенных местах зацветает в 10, а в насаждении в 20 лет. Достигнув половой зрелости, деревья кроме вегетативных побегов образуют и репродуктивные (генеративные) побеги, несущие тычинки и пестики.

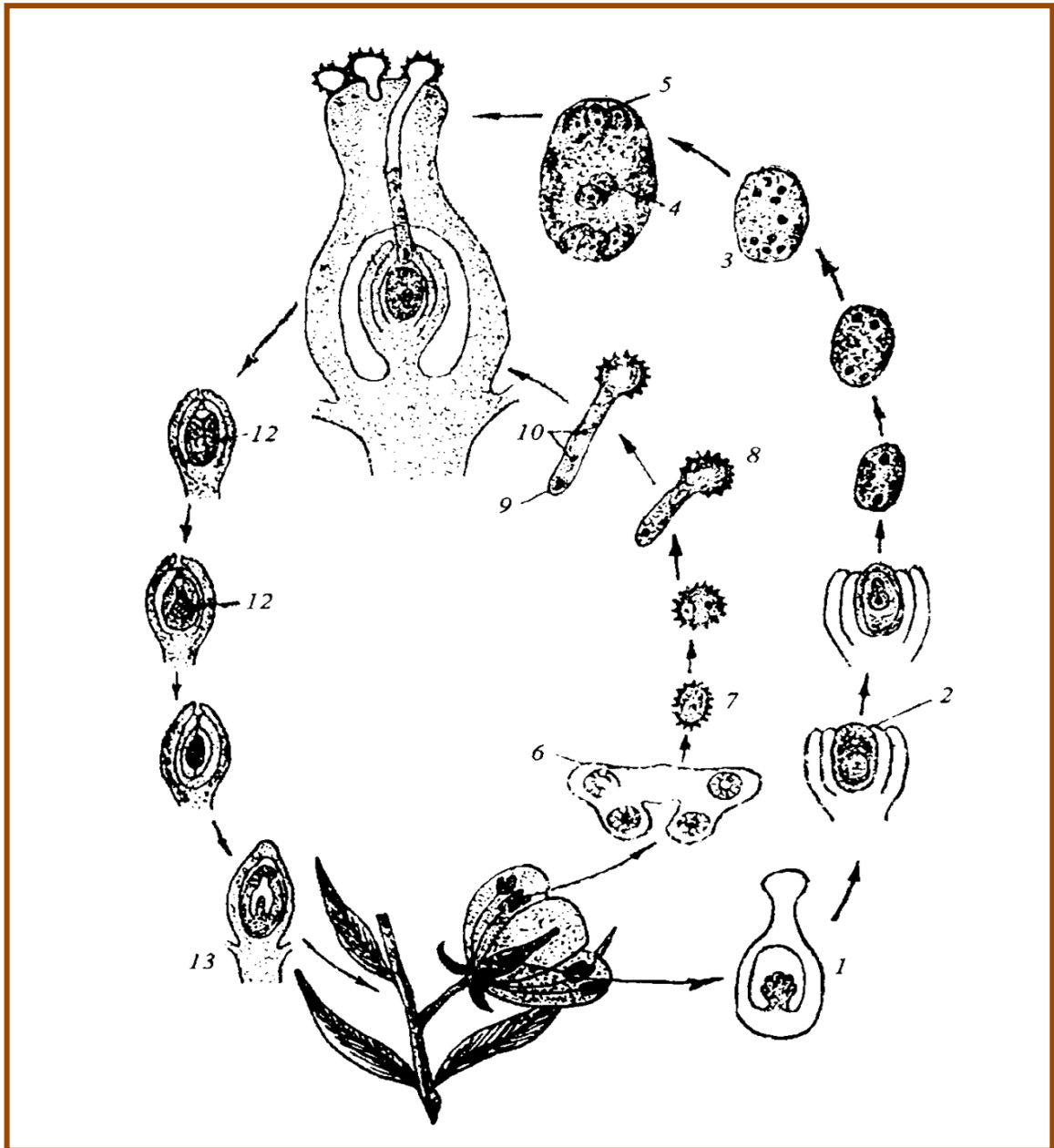
Процесс закладки и ранние этапы развития цветков у покрытосеменных, мужских и женских стробил (шишек) у хвойных растений, споро- и гаметогенез, опыление, оплодотворение, зиготогенез и все этапы развития семени до созревания называется генеративным циклом.

По длительности генеративного цикла древесные растения делятся:

1. породы с двухлетним генеративным циклом (основная часть видов) (Рис.50);
2. породы с трехлетним генеративным циклом (сосна обыкновенная, можжевельник, дуб красный и др.) (Рис.51).

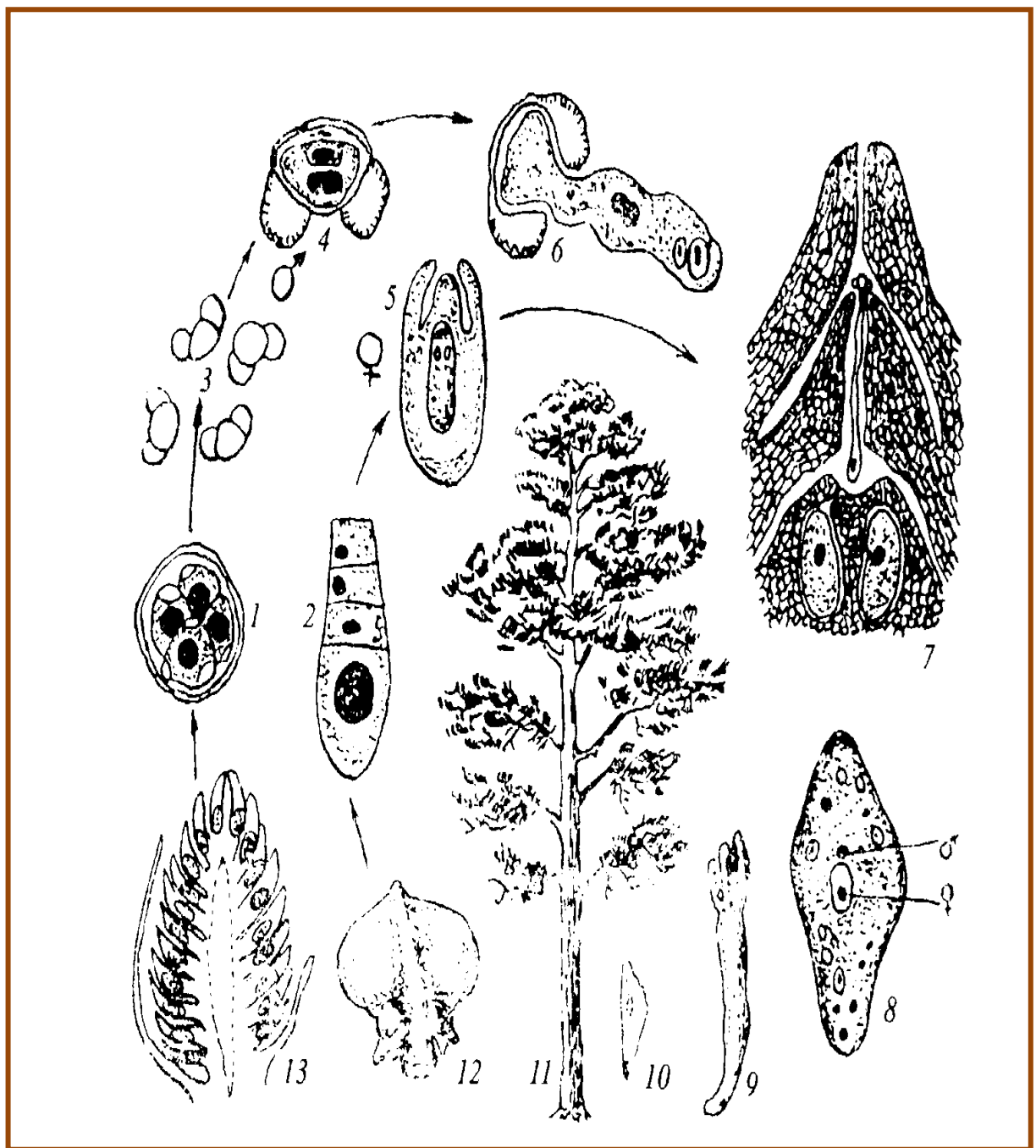
Развитие генеративных органов у древесных, в том числе хвойных пород, начинается с закладки зачатков цветочных элементов летом, в год, предшествующий цветению. Весной заложенные структуры продолжают развитие.

Пыльца состоит из отдельных пыльцевых зерен, образующихся в гнездах пыльника и служащих для полового воспроизведения. Пыльцевое зерно представляет собой мужской гаметофит семенного растения.



1 - пестик; 2 – семяпочка с тетрадой мегаспор; 2, 3 – последовательность деления ядра мегаспоры; 3 – восьмиядерный зародышевый мешок; 4 – вторичное ядро зародышевого мешка; 5 – яйцеклетка с синергидами; 6 – разрез пыльника с четырьмя микроспорангиями; 7 – микроспора (пыльца); 8 – образование пыльцевой трубки у проросшей пыльцы; 9 – вегетативное ядро; 10 – два спермия; 11 – оплодотворение; 12 – развитие зародыша в семяпочке; 13 – односемянной плод – сочная костянка.

Рисунок 50 - Генеративный цикл вишни обыкновенной



1 – тетрада микроспор; 2 – тетрада мегаспор; 3,4 – отдельные микроспоры; 5 – семяпочка с женским гаметофитом; 6 – проросшая микроспора (мужской гаметофит); 7 – рост пыльцевой трубки по направлению к архегониям; 8 – оплодотворение; 9 – зародыш; 10 – семя; 11 – взрослое растение (спорофит); 12 – семенная чешуя с семяпочками (мегаспорангиями); 13 – колосок мужских стробилов.

Рисунок 51 - Генеративный цикл сосны обыкновенной

Каждое пыльцевое зерно развивается из материнской клетки микроспоры, которая претерпевает мейоз и образуется 4 пыльцевых зерна. Зародышевый мешок развивается из гаплоидной мегаспоры, полученной в результате мейотического деления материнской клетки макроспоры (Рис.52, 53).

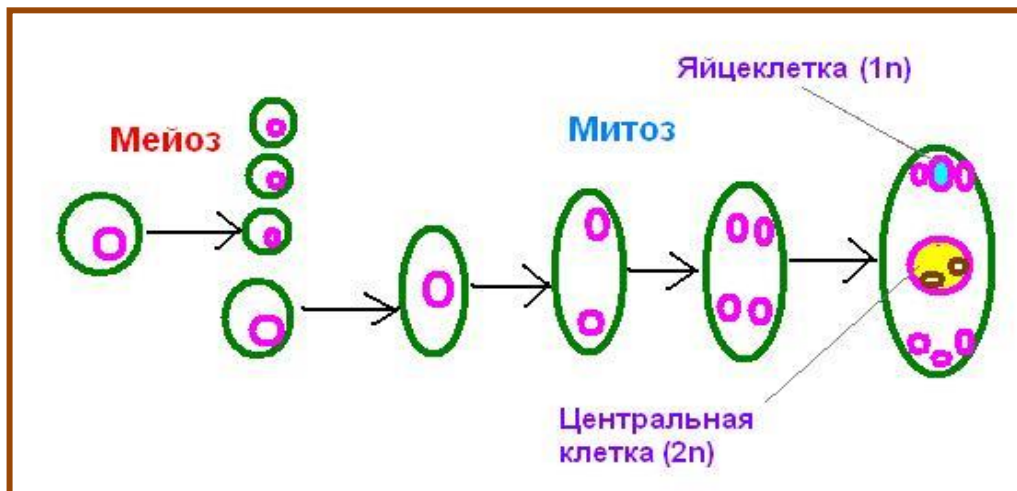


Рисунок 52 - Развитие гамет

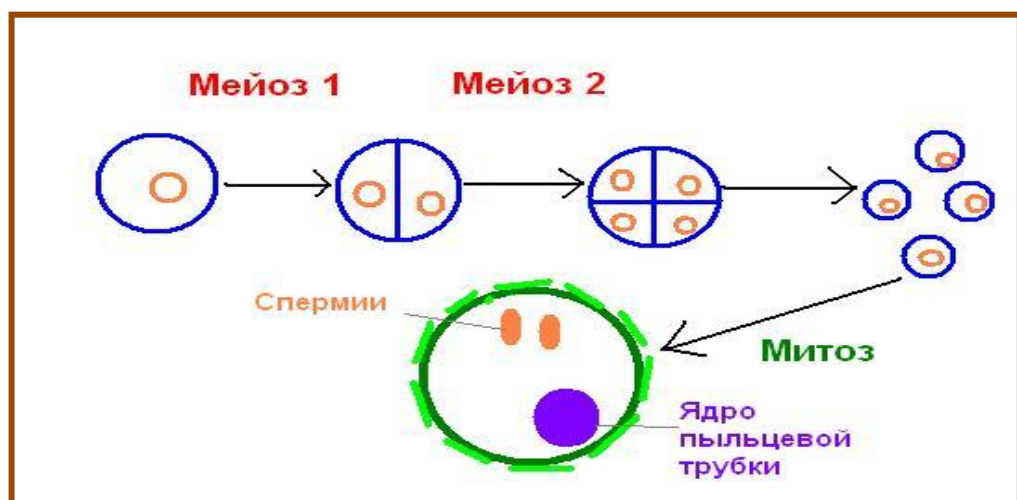


Рисунок 53 - Развитие зародышевого зерна

Мужские микростробилы хвойных и тычинки покрытосеменных растений полностью завершают генеративный цикл рассеиванием пыльцы весной следующего вегетационного периода.

Различия в развитии женских генеративных органов у пород с двухлетним и трехлетним генеративным циклом проявляются в темпах их развития. У пихты, ели, лиственницы, осины, березы и других процесс образования женских генеративных органов завершается в одно лето, тогда как у сосны обыкновенной и сосны сибирской он растягивается на два сезона.

Между опылением и оплодотворением у видов первой группы проходит около месяца, а у видов второй группы – около года.

Микроспорогенез и микрогаметогенез у древесных растений

Микроспорогенез и лиственных и хвойных древесных растений протекает в субэпидермальной ткани молодого пыльника, называемой археспорием. Каждая клетка первичной ткани археспория после ряда делений становится клеткой пыльцы, которая проходит все фазы мейоза.

В результате двух мейотических делений возникает четыре гаплоидных микроспоры. Они лежат четверками, их называют тетрадами спор. При созревании они распадаются на отдельные микроспоры, первичная оболочка которых (интина) покрывается вторичной оболочкой (экзиной).

У некоторых хвойных пород (сосна, ель) между экзиной и интиной образуются воздушные мешки, увеличивающие парусность пыльцы. Этим заканчивается микроспорогенез.

Вслед за образованием одноядерной микроспоры начинается микрогаметогенез. У покрытосеменных растений он сводится к двум мейотическим делениям микроспоры. Первое деление приводит к образованию вегетативной и генеративной клеток.

В дальнейшем вегетативная клетка и ее ядро не делятся. В ней накапливаются запасные питательные вещества, которые в последующем обеспечивают деление генеративной клетки и рост пыльцевой трубки.

Генеративная клетка, содержащая меньшее количество цитоплазмы вновь делится. Это деление может осуществляться еще в пыльцевом зерне или в пыльцевой трубке. В результате образуются две мужские половые клетки, которые, в отличие от сперматозоидов животных, не способны к движению и называются спермиями.

Таким образом, у покрытосеменных растений в результате двух мейотических делений из одной микроспоры с гаплоидным набором хромосом образуются три клетки: две из них – спермии и одна – вегетативная (Рис.54).

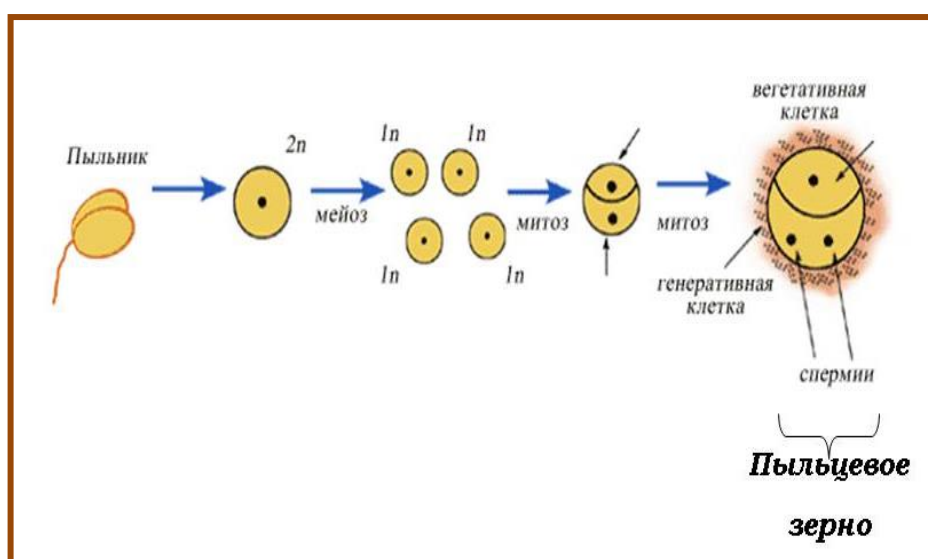


Рисунок 54 - Микроспорогенез. Образование мужского гаметофита

У голосеменных в микроспоре происходит одно за другим три или четыре деления с образованием двух временных проталлиальных клеток. И только при третьем делении образуются две неравные клетки: большая вегетативная и маленькая – генеративная.

Таким образом, в зрелом пыльцевом зерне у голосеменных растений содержится преимущественно четыре клетки. Однако нередко одна из них бывает временной клеткой проталлиума и вскоре отмирает.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез у древесных растений

Мегаспорогенез происходит в семязпочке, в субэпидермальном слое которой обособляется только одна археспориальная клетка. Она растет, превращаясь в материнскую клетку мегаспоры.

В результате двух делений мейоза материнской клетки и мегаспоры образуется тетрада мегаспор. Каждая из клеток тетрады гаплоидна. Однако только одна из них продолжает развиваться, остальные три деградируют.

На следующем этапе осуществляется мегагаметогенез. У покрытосеменных растений оставшаяся функционировать мегаспора продолжает расти, и затем ее ядро претерпевает три деления, в результате чего возникает восемь одинаковых ядер. При этом сама клетка не делится, она образует зародышевый мешок (гаметофит).

Развитие женского гаметофита начинается с полярной дифференциации мегаспоры. Отмечено, что синтез белков и нуклеиновых кислот идет интенсивнее в верхней части мегаспоры. Деление ядер в зародышевом мешке сопровождается их расхождением к полюсам, образованием центральной вакуоли и ростом самого гаметофита в длину.

После третьего деления начинается образование клеток на противоположных концах зародышевого мешка: в микропилярной части развивается яйцевой аппарат, состоящий из трех клеток и верхнего полярного ядра. В халазальной части образуется три антипода и нижнее полярное ядро.

У многих видов полярные ядра сливаются еще до оплодотворения, и возникает вторичное ядро, располагающееся в центральной клетке зародышевого мешка (Рис.55).

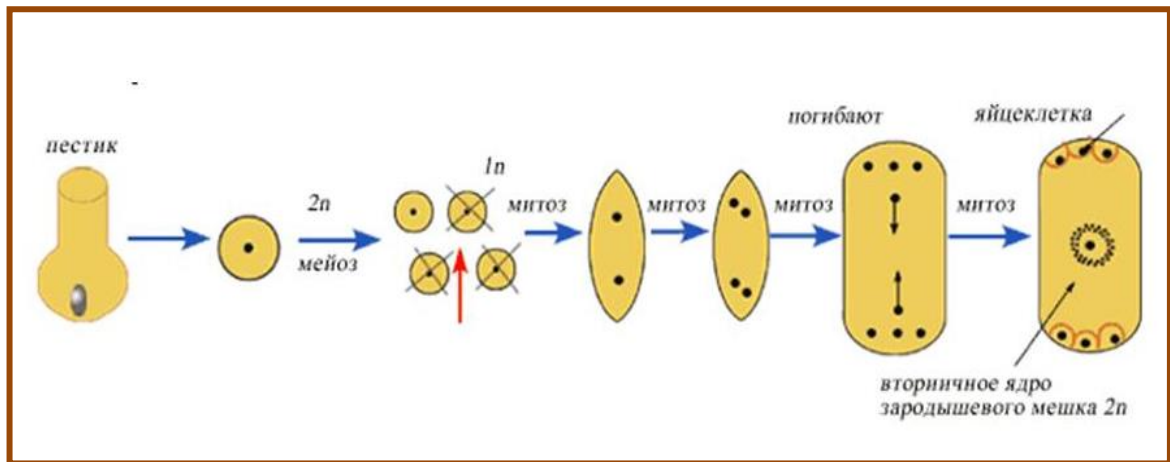


Рисунок 55 - Макроспорогенез. Образование женского гаметофита

Зародышевый мешок у хвойных пород образуется подобно листовенным. У листовенных деревьев после образования восьми ядер деление клеток зародышевого мешка прекращается и вновь продолжается лишь после оплодотворения. В зародышевом мешке хвойных растений деление клеток не прекращается, а заполняется тканью из клеток эндосперма, который формируется еще до оплодотворения. Его клетки не триплоидны, как у покрытосеменных, а гаплоидны.

Оплодотворение у покрытосеменных растений

Это физиологический процесс, складывающийся из последовательных явлений (Рис.56):

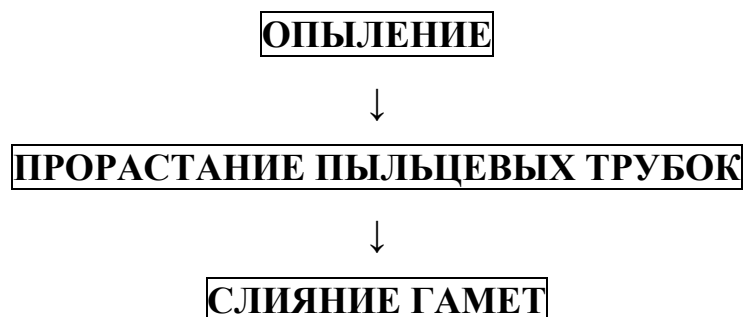


Рисунок 56 - Оплодотворение у покрытосеменных растений

Все эти процессы связаны и взаимообусловлены, причем ведущим из них является слияние гамет.

Оплодотворение – процесс слияния мужских и женских половых клеток, в результате которого образуется зигота. Это необратимый процесс, однажды оплодотворенная клетка не может быть оплодотворена вновь.

Оплодотворение у растений наряду со сходством с таковым у животных имеет некоторые особенности. При микрогаметогенезе в пыльцевом зерне образуется два спермия. Пыльцевая трубка, в которую переливается содержание микроспоры, дорастая до зародышевого мешка, соприкасается с яйцевым аппаратом – яйцеклеткой и синергидами.

При соприкосновении пыльцевая трубка лопаются, а синергиды разрушаются. Передвигающиеся по пыльцевой трубке по мере ее роста два генеративных ядра – спермии, после разрыва трубки вместе с ее содержанием попадают внутрь зародышевого мешка. Один спермий сливается с гаплоидным ядром яйцеклетки.

Слияние ядра спермия с ядром яйцеклетки и является оплодотворением у растений. В оплодотворенной яйцеклетке – зиготе, восстанавливается диплоидное число хромосом. Из зиготы развивается зародыш семени.

У покрытосеменных растений, кроме зародыша, в семени развивается дополнительный эмбриональный орган – эндосперм, который представляет собой источник питания зародыша. Начало его развития обеспечивается вторым оплодотворением.

Второй спермий пыльцевой трубки, попадая в зародышевый мешок, сливается с его диплоидным ядром центральной клетки. При этом образуется клетка с тройным набором хромосом: два одинаковых набора материнского организма и один набор отцовского.

Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с ядром центральной клетки называется двойным оплодотворением (Рис.57).

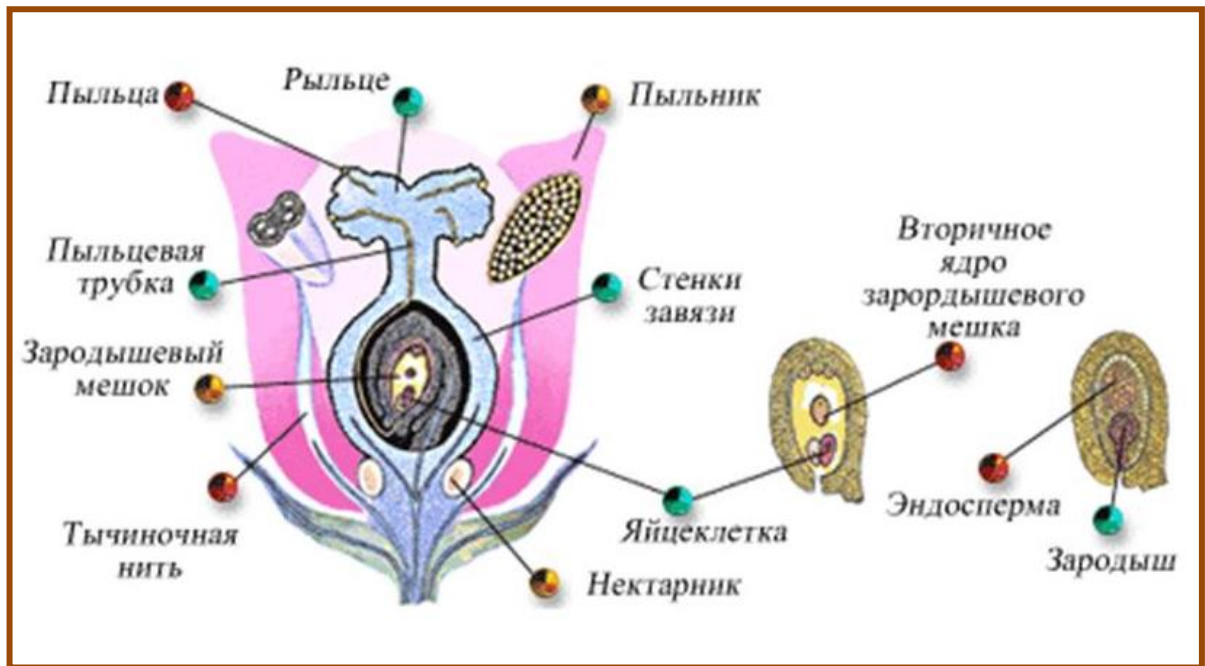


Рисунок 57 - Двойное оплодотворение

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Изменчивость – различия между особями одного и разных видов, а также между предками и потомками, возникающие как под влиянием наследственности, так и под воздействием внешних условий. Изменчивость присуща всем живым организмам, поэтому в природе отсутствуют особи, идентичные по всем признакам и свойствам.

Изменчивость можно классифицировать в зависимости от причин, природы и характера преобразований, а также целей и методов исследования. Она проявляется в разнообразии признаков и свойств особей и их групп на любой степени родства.

Различают изменчивость наследственную (генотипическую) и ненаследственную (паратипическую), индивидуальную и групповую. По характеру изменений признаков и свойств на - дискретную (прерывистую) и клинальную (непрерывистую); качественную и количественную; адаптивную (приспособительную) и неадаптивную.

Прерывистая изменчивость наблюдается при резких перепадах экологических и климатических условий.

К количественной изменчивости древесных пород относят изменения в высоте, диаметре ствола, протяженности кроны, массы семян и их количества в шишке и т.п.

Качественные признаки – это цвет, форма и опущенность листьев.

Наследственная изменчивость обусловлена возникновением различных типов мутаций и их комбинаций в последующих скрещиваниях.

В каждой достаточно длительно существующей популяции особей спонтанно и не направленно возникают наследственные изменения – мутации. В дальнейшем они комбинируются с имеющимися в совокупности особей наследственными признаками и свойствами.

Изменчивость, обусловленная возникновением наследственных изменений, называется мутационной.

Основные положения мутационной теории разработаны Г. де Фризом в 1901-1903 гг. и сводятся к следующему:

- мутации возникают внезапно, скачкообразно, как дискретные изменения признаков;
- в отличие от ненаследственных изменений мутации представляют собой качественные изменения, которые передаются из поколения в поколение;
- мутации проявляются по-разному и могут быть как полезными, так и вредными, как доминантными, так и рецессивными;
- вероятность обнаружения мутаций зависит от числа исследованных особей;
- сходные мутации могут возникать повторно;
- мутации не направлены (спонтанны), то есть мутировать может любой участок хромосомы, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков.

Почти любое изменение в структуре или количестве хромосом, при котором клетка сохраняет способность к самовоспроизведению, обуславливает наследственное изменение признаков организма.

По характеру изменения генома, то есть совокупности генов, заключенных в гаплоидном наборе хромосом, различают генные, хромосомные и геномные мутации.

Генные, или точковые мутации - результат изменения нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК в пределах одного гена. В гене оно воспроизводится при транскрипции в структуру и РНК и приводит к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, образующейся на рибосомах. В результате чего синтезируется другой белок, что ведет к изменению соответствующего признака организма. Это наиболее распространенный вид мутаций и важнейший источник наследственной изменчивости организмов.

Эффекты генных мутаций чрезвычайно разнообразны. Большая часть из них фенотипически не проявляется, поскольку они рецессивны. Это очень важно для существования вида, так как в большинстве своем вновь возникающие мутации оказываются вредными. Однако их рецессивный характер позволяет им длительное время сохраняться у особей вида в гетерозиготном состоянии без вреда для организма и проявиться в будущем при переходе в гомозиготное состояние.

Хромосомные мутации (перестройки, или абберации) - это изменения в структуре хромосом, которые можно выявить и изучить под световым микроскопом.

Известны перестройки разных типов:

- нехватка, или дефишенси - потеря концевых участков хромосомы;
- делеция - выпадение участка хромосомы в средней ее части;
- дупликация - двух- или многократное повторение генов, локализованных в определенном участке хромосомы;
- инверсия - поворот участка хромосомы на 180° , в результате чего здесь они становятся расположенными в последовательности, обратной по сравнению, с обычной;
- транслокация - изменение положения какого-либо участка хромосомы в хромосомном наборе. К наиболее распространенному типу транслокаций относятся реципрокные, при которых происходит обмен участками между двумя негомологичными хромосомами. Участок хромосомы может изменить свое положение и без реципрокного обмена, оставаясь в той же хромосоме или включаясь в какую-то другую (Рис.58).

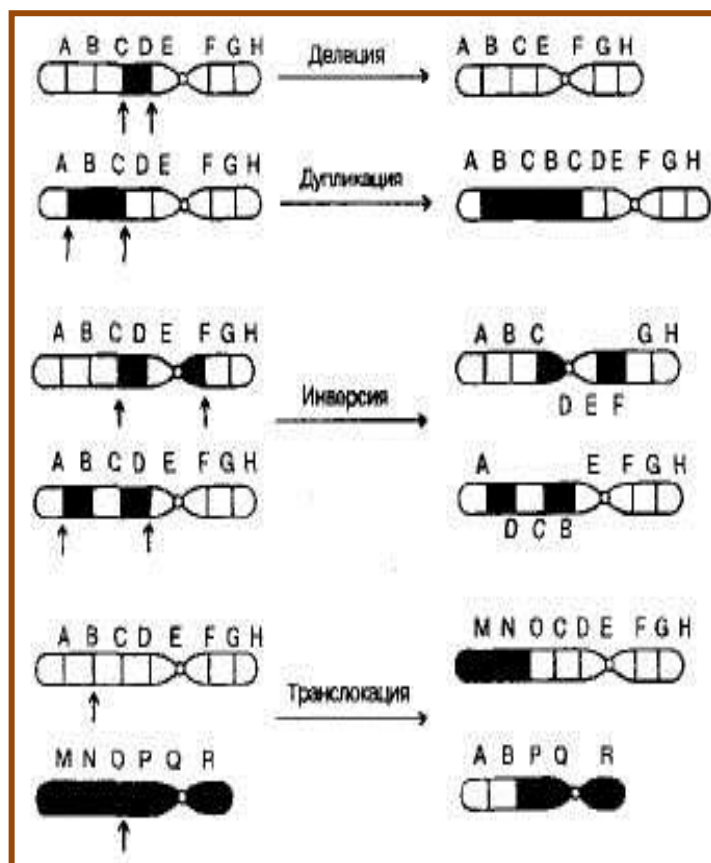


Рисунок 58 - Хромосомные перестройки, изменяющие расположение генов в хромосомах.

Геномные мутации - изменение числа хромосом в геноме клеток организма. Это явление происходит в двух направлениях: в сторону увеличения числа целых гаплоидных наборов (полиплоидия) и в сторону потери или включения отдельных хромосом (анеуплоидия).

Полиплоидия - кратное увеличение гаплоидного набора хромосом. Клетки с разным числом гаплоидных наборов хромосом называются триплоидными ($3n$), тетраплоидными ($4n$), гексанлоидными ($6n$), октаплоидными ($8n$) и т. д.

Чаще всего полиплоиды образуются при нарушении порядка расхождения хромосом к полюсам клетки при мейозе или митозе. Это может быть вызвано действием физических и химических факторов. Химические вещества типа колхицина подавляют образование митотического веретена в

клетках, приступивших к делению, в результате чего удвоенные хромосомы не расходятся и клетка оказывается тетраплоидной.

Для многих растений известны так называемые полиплоидные ряды. Они включают формы от 2 до $10n$ и более.

Полиплоидия приводит к изменению признаков организма и поэтому является важным источником изменчивости в эволюции и селекции, особенно у растений. Это связано с тем, что у растительных организмов весьма широко распространен гермафродитизм (самоопыление), апомиксис (партеногенез) и вегетативное размножение. Поэтому около трети видов растений, произрастающих на нашей планете - полиплоиды. Почти все культурные растения тоже полиплоиды, у них, в отличие от их диких сородичей, более крупные цветки, плоды и семена, а в запасующих органах (стебель, клубни) накапливается больше питательных веществ. Полиплоиды легче приспосабливаются к неблагоприятным условиям жизни, легче переносят низкие температуры и засуху. Именно поэтому они широко распространены в северных и высокогорных районах.

В основе резкого увеличения продуктивности полиплоидных форм культурных растений лежит явление полимерии.

Анеуплоидия, или гетероплодия - явление, при котором клетки организма содержат измененное число хромосом, не кратное гаплоидному набору. Анеуплоиды возникают тогда, когда не расходятся или теряются отдельные гомологичные хромосомы в митозе и мейозе. В результате чего хромосом могут возникать половые клетки с лишними хромосомами, и тогда при последующем слиянии с нормальными гаплоидными гаметами они образуют зиготу $2n+1$ (трисомик) по определенной хромосоме. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приводит к образованию зиготы $1n-1$ (моносомик), по какой-либо из хромосом. Кроме того, встречаются формы $2n-2$, или нуллисомики, так как отсутствует пара гомологичных хромосом, и $2n+x$, или полисомики.

Анеуплоиды встречаются как у растений и животных, так и у человека. Анеуплоидные растения обладают низкой жизнеспособностью и плодовитостью.

Спонтанными называют мутации, возникающие под влиянием неизвестных природных факторов, чаще всего как результат ошибок при воспроизведении генетического материала (ДНК или РНК). Частота спонтанного мутирования у каждого вида генетически обусловлена и поддерживается на определенном уровне.

Индукцированный мутагенез - это искусственное получение мутаций с помощью физических и химических мутагенов. Резкое увеличение частоты мутаций (в сотни раз) происходит под воздействием всех видов ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны и другое), ультрафиолетового излучения, высоких и низких температур. К химическим мутагенам относятся такие вещества, как формалин, азотистый иприт, колхицин, кофеин, некоторые компоненты табака, лекарственных препаратов, пищевых консервантов и пестицидов. Биологическими мутагенами являются вирусы и токсины ряда плесневых грибов.

В настоящее время ведутся работы по созданию методов направленного воздействия различных мутагенов на конкретные гены. Такие исследования очень важны, поскольку искусственное получение мутаций нужных генов может иметь большое практическое значение для селекции растений.

Изменчивость, обусловленная перекомбинированием генов в результате скрещивания, называется комбинированной. В ее основе лежит половое размножение организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Практически неограниченными источниками генетической изменчивости служат три процесса:

- независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении;

- взаимный обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер. Он создает новые группы сцепления, то есть служит важным источником генетической рекомбинации аллелей. Рекомбинантные хромосомы, оказавшись в зиготе, способствуют появлению признаков, нетипичных для каждого из родителей;
- случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Источники комбинативной изменчивости действуют независимо и одновременно, обеспечивая при этом постоянную «перетасовку» генов, что приводит к появлению организмов с другими генотипом и фенотипом (сами гены при этом не изменяются). Однако новые комбинации генов довольно легко распадаются при передаче из поколения в поколение.

Комбинативная изменчивость является важнейшей причиной всего колоссального наследственного разнообразия, характерного для живых организмов. Однако перечисленные источники изменчивости не порождают существенных для выживания стабильных изменений в генотипе, которые необходимы, согласно эволюционной теории, для возникновения новых видов. Такие изменения возникают в результате мутаций.

Наследственная изменчивость лежит в основе индивидуальных различий особей, включающих:

- резкие качественные различия, не связанные друг с другом переходными формами;
- количественные различия, образующие непрерывные ряды, в которых близкие члены ряда могут отличаться друг от друга незначительно;
- изменения, имеющие приспособительное значение (адаптивная изменчивость);
- изменения «безразличные» и даже снижающие жизнеспособность их носителей (неадаптивная изменчивость).

Все наследственные изменения составляют материал эволюционного процесса.

В индивидуальном развитии организма изменение наследственных признаков и свойств определяется ответственными за данные признаки и свойства генами и их взаимодействием с другими генами и внешней средой, в которой протекает онтогенез (индивидуальное развитие организма).

В понятие ненаследственной изменчивости входят те перемены признаков и свойств, которые вызываются у особей или их групп воздействиями внешних факторов. Такие ненаследственные признаки (модификации) не передаются потомству, они развиваются у последующих поколений лишь при наличии условий, в которых они возникли. Такая изменчивость называется модификационной.

К ненаследственной изменчивости относятся и длительные модификации, выражающиеся в качественных и количественных отклонениях от исходной формы, возникающие под влиянием внешней среды и постепенно затухающие при последующем размножении.

Модификации у растений появляются при изменении условий освещенности, питания и влажности. Примером может служить увеличение длины корней с одновременным уменьшением прироста и количества листьев у древесных растений при недостатке влаги в почве.

Предел проявления модификационной изменчивости организма при неизменном генотипе – норма реакции. Она обусловлена генотипом и различается у разных особей данного вида. Фактически норма реакции - это спектр возможных уровней экспрессии генов, из которых выбирается степень, наиболее подходящая для данных условий окружающей среды. Норма реакции имеет пределы или границы для каждого биологического вида (нижний и верхний), генетически детерминирована и наследуется. Для разных признаков ее пределы сильно различаются. Тем не менее, для некоторых количественных признаков характерна узкая норма реакции, а для некоторых качественных признаков - широкая. Кроме того, граница между количественными и качественными признаками иногда весьма условна.

Модификационная изменчивость тесно связана с естественным отбором, который имеет четыре направления, три из которых непосредственно нацелены на выживание организмов с разными формами ненаследственной изменчивости. Это стабилизирующий, движущий и дизруптивный отбор.

Стабилизирующий отбор характеризуется обезвреживанием мутаций и формирования их резерва, что обуславливает развитие генотипа при постоянном фенотипе. Вследствие этого организмы со средней нормой реакции доминируют в неизменных условиях существования. Например, у генеративных растений сохраняется форма и размер цветка, которые должны отвечать форме и размеру насекомого его опыляющего.

Дизруптивный отбор характеризуется раскрытием резервов с обезвреженными мутациями и последующим их отбором для формирования новых генотипа и фенотипа, которые подходят под окружающую среду. Вследствие этого выживают организмы с крайней нормой реакции.

Движущий отбор характеризуется тем же механизмом, что и дизруптивный, однако он нацелен на формирование новой средней нормой реакции.

Между наследственной и ненаследственной изменчивостями существует тесная связь. Ненаследственных (в буквальном смысле) признаков и свойств не существует, так как ненаследственные изменения являются отражением наследственно обусловленной способности организмов отвечать определенными изменениями признаков на воздействие факторов внешней среды.

Вместе наследственная и модификационная изменчивости представляют основу для естественного отбора. При этом качественные или количественные изменения проявлений генотипа в признаках фенотипа (наследственная изменчивость) определяют результат естественного отбора - выживание или гибель особи.

Сравнительная характеристика форм изменчивости показана в таблице 1.

Таблица 1 - Формы изменчивости

Свойство	Ненаследственная (адаптивные модификации)	Наследственная
Объект изменений	Фенотип в пределе нормы реакции	Генотип
Фактор возникновения	Изменения условий окружающей среды	Рекомбинация генов вследствие слияния гамет, кроссинговер, мутации
Наследование свойств	Не наследуется	Наследуется
Значения для особи	Повышает жизнеспособность, приспособленность к условиям окружающей среды	Полезные изменения приводят к выживанию, вредные - к гибели организма
Значение для вида	Способствует выживанию	Приводит к появлению новых популяций, видов в результате дивергенции
Роль в эволюции	Адаптация организмов к условиям окружающей среды	Материал для естественного отбора
Форма изменчивости	Групповая	Индивидуальная
Закономерность	Статистическая закономерность вариационных рядов	Закон гомологических рядов наследственной изменчивости
Объект изменений	Фенотип в пределе нормы реакции	Генотип

Изменчивость изучается как внутри отдельных совокупностей живых организмов (индивидуальная изменчивость), так и при сравнении между собой отдельных совокупностей особей (групповая изменчивость).

Групповая изменчивость включает различия между совокупностями любых рангов - от различий между небольшими группами особей в пределах популяции до различий между царствами живой природы (животные - растения). В сущности, вся систематика организмов построена на сравнительном анализе групповой изменчивости.

Для изучения пусковых механизмов эволюционного процесса особое значение имеют различные формы внутривидовой групповой изменчивости. Большинство видов распадается на подвиды или географические расы. В случае полной изоляции географических форм они могут резко различаться по одному или нескольким признакам.

Популяции, населяющие обширные территории и не разделенные резкими изолирующими барьерами, могут благодаря перемешиванию и скрещиванию постепенно переходить друг в друга, образуя количественные градиенты по тем или иным признакам (клинальная изменчивость).

Наследственной изменчивостью обусловлены различные формы внутрипопуляционного полиморфизма. В некоторых популяциях наблюдается сосуществование двух или более ясно различимых форм. В основе этого явления могут лежать разные эволюционные механизмы: неодинаковая приспособленность сосуществующих форм к условиям различных сезонов года, повышенная жизнеспособность гетерозигот, в потомстве которых постоянно выщепляются обе гомозиготные формы или другие, еще недостаточно изученные механизмы.

Таким образом, и групповая, и индивидуальная изменчивость включают изменения как наследственной, так и ненаследственной природы.

Классификация изменчивости показана на схеме (Рис.59):



Рисунок 59 - Классификация изменчивости

Учение Ч.Р. Дарвина и Н.И. Вавилова о параллельной изменчивости

Проявление сходных или аналогичных признаков параллельно у разных видов впервые заметил Ч.Р. Дарвин на древесных растениях. Он обратил внимание на образование плакучих и пирамидальных разновидностей крон у тополя, березы и рябины, отметил фиолетовые листья у бука, орешника и барбариса, а разновидности с глубоко разрезанными или рассеченными листьями повторялись у ольхи, липы, березы и других лесных пород. Данное открытие он назвал параллельной изменчивостью.

Примеры параллельной изменчивости древесных пород приведены в таблице 2:

Таблица 2 - Параллельная изменчивость древесных пород

Порода	Форма кроны				
	пирами- дальная	колон- новидная	шаровид- ная	плакучая	стелю- щаяся
Акация белая	+	+	+	+	-
Береза бородавчатая	+	-	-	+	-
Граб обыкновенный	+	+	-	+	-
Дуб черешчатый	+	-	-	+	-
Липа мелколистная	+	-	-	+	-
Осина	+	-	-	+	-
Ель обыкновенная	+	+	+	+	+
Сосна обыкновенная	+	-	+	+	-
Пихта сибирская	+	+	-	-	+

Крупнейшим обобщением работ по изучению изменчивости в начале XX века стал «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Он был сформулирован выдающимся русским ученым Н.И. Вавиловым в

1920 году. Изучая изменчивость признаков у видов и родов семейства мятликовых, он обнаружил, что генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, причем с такой правильностью, что зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть параллельные формы у других видов и родов.

Сущность закона заключается в следующем:

1. генетически близкие виды и роды растений характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида можно предвидеть нахождение параллельной изменчивости форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости;
2. целые семейства растений, в общем, характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство.

В основе закона гомологических рядов фенотипической изменчивости у родственных видов лежит представление о единстве их происхождения от одного предка в процессе естественного отбора. Поскольку общие предки имели специфический набор генов, то их потомки должны обладать примерно таким же набором.

Если обозначить отдельные варьирующие признаками буквами α , β , γ , δ , ϵ , ζ и т.д., а различные выражения их $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \dots \alpha_n$ (например: белую окраску лепестков обозначить α_1 , желтую – α_2 , красную – α_3), то можно составить гомологические ряды наследственной изменчивости видов или родов одного семейства.

Специфические различия видов и родов называются радикалами:

$L_1, L_2, L_3 \dots L_n$ – видовые радикалы;

$G_1, G_2, G_3 \dots G_n$ – родовые радикалы.

Более того, у родственных видов, имеющих общее происхождение, возникают и сходные мутации. Это означает, что у представителей разных семейств и классов растений со сходным набором генов можно встретить параллелизм - гомологические ряды мутаций по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам и свойствам.

У большинства древесных пород в пределах одного вида имеются четко выраженные сходные формы, строение кроны которых резко отличается от типичной формы для данного вида. Так, у ели обыкновенной и дуба черешчатого, есть разновидности с пирамидальной, шаровидной и плакучей кронами.

Закон гомологических рядов, отражая общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов, предоставляет широкие возможности для его практического использования в сельскохозяйственном производстве, селекции, медицине. Знание характера изменчивости нескольких родственных видов дает возможность поиска признака, который отсутствует у одного из них, но характерен для других. Данный закон позволяет также предвидеть появления мутаций, еще неизвестных науке, которые могут использоваться в селекции для создания новых ценных для хозяйства форм.

Коррелятивная изменчивость

Независимой изменчивости признаков противопоставляют коррелятивную изменчивость - взаимосвязь изменения одних признаков с одновременным изменением других. Например, у растений цвет цветков и листьев изменяется одновременно. Изменение листьев может вызвать сопряженные изменения цветков и плодов.

Принцип корреляции сформулировал Ж.Л. Кювье в 1809 году: "Всякое организованное существо представляет нечто целое, единую и замкнутую

систему, части которой взаимно соответствуют. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие". Ч.Р. Дарвин писал о соотносительной - коррелятивной изменчивости и привел много примеров. Сейчас выяснено, что причиной корреляций есть плейотропия - свойство генов влиять на формирование не одного, а многих генов.

Корреляции роста бывают прямыми и обратными. У большинства видов древесных растений с повышением высоты увеличивается диаметр, но у некоторых видов и форм при небольшой высоте имеет место усиленный рост диаметра (положительная корреляция). Снижение темпа клеточного деления от увеличения размера клеток - пример обратной или отрицательной корреляции.

Корреляции могут быть обусловлены чисто генетическими причинами (плейотропия) или взаимозависимостями процессов становления определённых признаков и свойств в индивидуальном развитии особей (онтогенетические корреляции), а также сходными реакциями разных признаков и свойств на одни и те же внешние воздействия (физиологические корреляции).

Наконец, корреляции могут отражать историю происхождения популяций из смеси двух или более форм, каждая из которых привносит не отдельные признаки, а комплексы взаимосвязанных признаков и свойств (исторические корреляции).

Корреляции признаков играют огромную роль в процессе действия как естественного, так и искусственного отбора. Закрепляя определенные признаки, отбор неизбежно изменяет ряд других особенностей, корреляционно связанных с теми признаками, для которых оно ведется.

Изучение коррелятивной изменчивости имеет важное значение в палеонтологии (например, при реконструкции вымерших форм по отдельным ископаемым остаткам), в антропологии (например, при восстановлении черт лица на основе изучения черепа), в селекции и медицине.

Внутривидовая изменчивость древесных растений

Все лесные насаждения состоят из множества форм деревьев, различающихся своими морфологическими, экологическими, физиологическими, фенологическими и другими признаками. В древостое невозможно найти двух совершенно одинаковых деревьев. Среди этого разнообразия имеются формы, обладающие ценными хозяйственными признаками - повышенной интенсивностью роста, высокими физико-механическими свойствами древесины, выделяющиеся своей устойчивостью к вредителям, болезням и т. д.

В различных частях ареалов древесных пород вследствие своеобразия генетических процессов формируются популяции, различающиеся между собой по комплексу признаков, в том числе имеющих важное хозяйственное значение (продуктивность, качественная структура древостоев, смолопродуктивность и другое).

Эта огромная изменчивость организмов, их группировок связана с внутренними наследственными и внешними ненаследственными факторами. В первом случае происходят глубокие, затрагивающие генотип организма, мутационные изменения, во втором генотип не затрагивается, изменяется лишь фенотип и эти модификационные изменения не передаются по наследству.

Исследование внутривидовой изменчивости и полиморфизма древесных растений (аналитическая селекция) – одно из важнейших направлений лесной селекции.

В основе любых межгрупповых различий также лежит индивидуальная изменчивость. Даже в пределах близкородственных групп нет абсолютно идентичных особей, которые не различались бы по степени выраженности каких-либо наследственных или ненаследственных признаков и свойств. Ввиду сложности организации живых систем, даже у генотипически

идентичных и развивающихся в практически одинаковых условиях особей всегда можно обнаружить хотя бы незначительные морфофизиологические различия, связанные с неизбежными влияниями условий среды и процессов индивидуального развития.

В настоящее время лесоводами, ботаниками и селекционерами накоплен большой материал о закономерностях внутривидовой изменчивости, позволяющий создать внутривидовую систематику древесных растений и определить направления развития лесной селекции.

Различные представления категорий и форм изменчивости могут носить фенотипический и генотипический характер. Уровень фенотипической изменчивости определяется генотипическим разнообразием признаков в популяции (наследуемости) и влиянием факторов внешней среды.

У древесных растений, особенно у лесообразующих видов, выделено много различных форм, но при этом, отобранные формы чаще всего не имеют генетического обоснования и, возможно, являются лишь ненаследственными модификациями.

Подходы к выделению форм очень различаются. В одних случаях их определение проводится с помощью диагностических признаков (морфологических, фенологических), в других – на основе роли в селекции (быстрорастущие, смолопродуктивные, декоративные и другие формы).

Природа биологического вида характеризуется неисчерпаемыми возможностями изменчивости. Под влиянием непрерывного перекрестного опыления, спонтанного мутационного процесса и постоянного варьирования экологической обстановки в любой популяции древесных растений, при одинаковом возрасте ее особей, можно обнаружить мелкие и крупные отклонения от нормального видового типа. В основе индивидуальной изменчивости лежат генетические причины.

Половая изменчивость проявляется в виде существования в популяции разнообразных половых форм. У двудомных видов такие формы выделяются

легко - по присутствию у деревьев генеративных органов того или иного пола. Однако двудомных растений среди древесных лесных пород очень немного (ива, тополи, клены и другие), большинство же видов, в том числе и хвойные, относятся к однодомным раздельнополым организмам.

Хронографическая (временная) изменчивость включает в себя возрастную и сезонную.

Сезонная изменчивость обусловлена влиянием на развитие соответствующих поколений разных погодных условий. Иногда сезонные формы могут быть результатом отбора генотипов (например, рано- и поздноцветущие формы растений).

Большой интерес представляет экологическая изменчивость - разнообразие между группами особей одного вида, растущими или живущими в разных местах (возвышенности и низменности, заболоченные и сухие участки и т.д.). Часто такие формы называют экотипами. Их возникновение может быть результатом как модификационных изменений, так и отбора генотипов, лучше приспособленных к местным условиям.

Географическая, в том числе и климатическая изменчивость в природных условиях - результат действия изоляции, естественного отбора и других факторов эволюции, приводящих к разделению исходной группы особей в ходе исторического формирования вида на две или несколько групп, различающихся по численным соотношениям генотипов.

В некоторых случаях несходство между группами особей в пределах вида не связаны с разнообразиями их генотипического состава, а обуславливаются модификационной изменчивостью (нюансами реакций сходных генотипов на разные внешние условия) (Рис.60).

Географическая изменчивость у древесных пород может иметь различную амплитуду вариации. В первую очередь это зависит от размеров естественного ареала данного вида: чем он больше, тем более выражено генетическое разнообразие, и чем из большего числа экотипов состоит вид,

тем устойчивее и более приспособлен он оказывается, а его распространение шире. Хорошим примером этому может служить сосна обыкновенная.

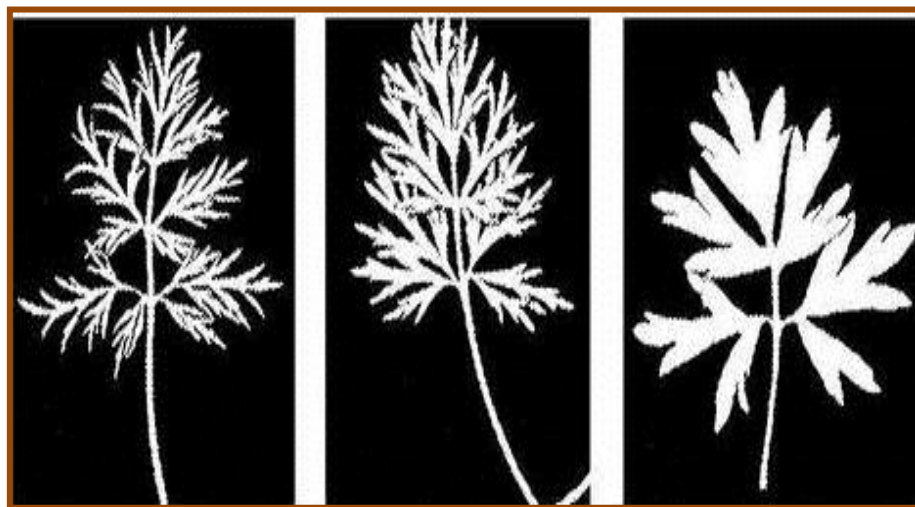


Рисунок 60 - Географическая изменчивость формы листа у растений ветреницы из различных районов Европы

Гидрогенная изменчивость встречается на границе ареалов разных видов. При этом в популяции одного вида наблюдаются признаки другого.

Эндогенная (метамерная) – это изменчивость органов в пределах особи (листьев, цветков, плодов, семян). Больше всего обладают количественные признаки вегетативных органов (годовой прирост листьев, ветвей) (Рис.61).

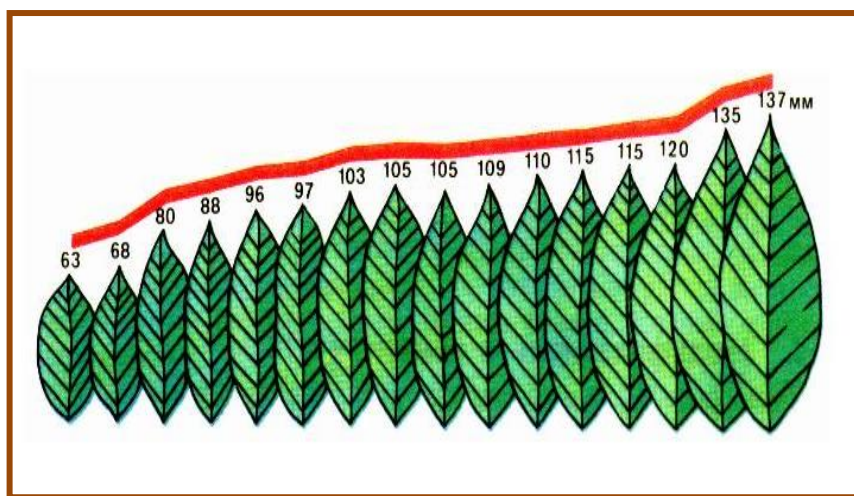


Рисунок 61 - Эндогенная изменчивость листьев

Полиморфизм многих видов древесных растений четко проявляется в изменчивости их внешних морфологических признаков. Микро- и макростробилы, плоды, соплодия, шишки, семена, листья, почки, побеги, ветви, крона, ствол, кора и корка у большинства деревьев каждой популяции существенно отличаются по окраске, строению и структуре.

Эдафическая изменчивость тесно переплетается с географической, но при образовании географических экотипов ведущую роль играют климат, географическая изоляция, процессы расселения вида и т.д. Она проявляется на относительно небольшом пространстве под влиянием различий в рельефе, богатстве и влажности почвы и т.п. Исследования древесных пород в естественных насаждениях с разнообразными условиями местопроизрастания показывают, что значительной изменчивости подвержены все признаки растений, но они могут быть неодинаковы и даже менять направление.

Эдафическое происхождение семян в большинстве случаев существенно влияет на рост и состояние потомства в новых лесорастительных условиях, разница достигает в один-два класса бонитета и более. Прежде всего, оно отражается на устойчивости и, как результат, на приживаемости и сохранности культур вплоть до полной гибели пойменных и болотных форм в нагорных условиях. Влияние эдафического происхождения иногда может проявиться и позже, в фазе жердняка.

Значение почвенного плодородия исходных насаждений в эволюционном плане, не так велико по сравнению с влиянием увлажнения. Эдафотипы из влажных и сырых мест, особенно болотные, значительно медленнее растут в суходольных условиях, в то же время сосна и дуб из сухих боров, суборей и дубрав отличаются более равномерным ростом, а быстрорастущие варианты из свежих и влажных условий сильнее реагируют на засушливые и влажные годы, увеличивая свой рост с улучшением увлажненности и богатства почвы.

Различаются эдафотипы в опытных культурах по качеству стволов, очищению стволов от сучьев, форме и размеру крон. Лучшие результаты обычно у потомств более продуктивных древостоев, худшие - у низкобонитетных, особенно солонцовых, болотных форм или из крайне сухих условий. В целом по большинству показателей преимущество имеют эдафотипы из близких лесорастительных условий данного географического района.

Порядок изучения внутривидовой изменчивости древесных растений

При изучении внутривидовой изменчивости придерживаются трех этапов исследования:

1. изучение в пределах организма – выявление степени эндогенной, или метамерной изменчивости;
2. изучение внутривидовой изменчивости;
3. изучение межпопуляционной изменчивости.

На первом этапе дается оценка характера и степени варьирования признаков в пределах организма. Например, у древесных растений значительной изменчивости подвержены размеры листьев, длина годичных побегов и междоузлий. Относительно слабо варьируют размеры пыльцевых зерен, окраска семян и цветков.

На втором этапе производится оценка различных форм внутривидовой изменчивости.

Вначале анализируется индивидуальная изменчивость. С этой целью закладываются опытные участки в однотипных и одновозрастных насаждениях, и изучается характер варьирования признаков и его амплитуда. Индивидуальную изменчивость изучают с учетом полового диморфизма.

При исследовании экологической изменчивости в пределах популяции подбирается экологический ряд одновозрастных насаждений.

Изучение внутрипопуляционной изменчивости производится в одновозрастных древостоях VI-VII классов возраста, когда большинство ее признаков проявляется стабильно.

На третьем этапе определяется межпопуляционная изменчивость, к которой относится географическая.

В наиболее типичных районах ареала, в широтном и меридианном направлениях, прослеживают изменчивость данного вида, в результате чего составляются географические ряды.

Однако межпопуляционные различия имеет не только географическая форма изменчивости. В горных районах наблюдается высокая степень генетической изоляции лесных массивов.

Порядок изучения признаков и свойств древесных растений

В результате постоянной изменчивости растений создаются морфологические, физиологические и биохимические различия между ними, которые используются и усиливаются в процессе отбора. Новые сорта в селекционной практике качественно отличаются между собой по признакам и свойствам.

Признаки – это морфологические особенности и черты строения растений.

Признак и свойство – это единицы морфологической, физиологической или биохимической делимости (дискретности) организма. Любой вид, форма или сорт растений характеризуются их совокупностью. Признаки у растений определяются путем измерения, взвешивания и глазомерной оценки. К ним у древесных относятся: высота и диаметр ствола, форма и цвет листьев, окраска лепестков венчика, плодов и семян, тип коры.

Хозяйственная значимость различных признаков неодинакова: одни имеют большое значение, другие меньшее. Хозяйственно-ценные свойства растений условно делят на две группы: качественные и количественные.

Качественные – это различия, которые можно установить путем глазомерного определения. Например, голубая или белая окраска цветков, гладкая или трещиновидная кора и т.д.

Количественные признаки определяют путем измерения, взвешивания, подсчета. К ним относятся: длина и диаметр ствола, число семян в шишке, размеры семян, плодов и т.д.

Деление признаков на качественные и количественные условно. Любому качественному показателю можно дать количественную характеристику.

Физиологические, биохимические и технологические особенности растений называют свойствами.

Физиологические свойства – это степень засухо- и газоустойчивости, холодостойкости, неуязвимость к вредителям и болезням, реакции на условия освещения, отзывчивости на высокий агрофон, в том числе на применение удобрений и орошение.

Биохимические свойства определяются количественным и качественным составом различных веществ (белка, крахмала, сахара, жира и других).

Технологические свойства связаны с использованием растений и промышленной переработкой: физико-механические и декоративные свойства древесины, качество живицы, пригодность для консервирования плодов и т.д.

Любой признак и свойство организма в каждом поколении развивается заново на основе одного или нескольких генов при взаимодействии их с внешними условиями.

Так как внешние условия, при которых развивается организм, никогда не бывают постоянными, то один и тот же признак выражается в различных величинах (модификациях).

Качественные признаки более четко контролируются генами. Они обладают большей устойчивостью, развитие их меньше зависит от колебаний внешних факторов и поэтому носит прерывный (дискретный) характер.

Количественные признаки определяются большим числом генов и менее жестко контролируются ими. Они обладают меньшей устойчивостью, их развитие сильно зависит от колебания внешних обстоятельств и носит непрерывный (клинальный) характер.

Как качественные, так и количественные признаки обладают различной степенью изменчивости, что имеет большое значение для селекции растений.

При изучении исходного материала для получения новых сортов селекционеру необходимо знать и учитывать:

- степень наследственной изменчивости того или иного признака или свойства у различных экотипов, форм и старых сортов;
- степень изменчивости определенного признака или свойства у одного и того же сорта (норму его реакции) при влиянии различных условий выращивания.

Правильный выбор признаков и свойств определяет успех селекционной работы.

НАСЛЕДОВАНИЕ

Наследование - передача наследственных свойств организма от одного поколения к другому.

Селекционеры раньше и особенно в настоящее время настолько широко используют метод гибридизации, что сам термин “селекция растений” приводит к мысли о скрещивании различных сортов или видов с целью получения лучших или необычных форм. И действительно скрещивание правильно подобранных пар стало теперь преобладающим методом селекции культурных растений. Ни одно научное селекционное учреждение, ни один селекционер в настоящее время не может добиться желаемых успехов без применения метода гибридизации, без использования огромных возможностей проявления комбинационной изменчивости.

Для выполнения поставленной цели и решения с наибольшим эффектом поставленной задачи необходимо постоянно стремиться проводить одновременное изучение наследования признаков и создавать исходный материал. При таком подходе параллельно изучаются генетические вопросы и решаются селекционные проблемы, то есть селекционно-генетические исследования проводятся в комплексе, дополняют друг друга и повышают эффективность работы, делают селекционный процесс более вдумчивым, целенаправленным и научно обоснованным.

При использовании метода гибридизации главным является знание законов наследования, характера проявления комбинационной изменчивости, возможностей и причин возникновения новообразований, трансгрессий, действия генов модификаторов, супрессоров, комплиментарного взаимодействия аллельных и неаллельных генов, особенностей наследования признаков, зависящих от групп их генов, возможностей нарушения и отрицательных корреляций через кроссинговер.

При скрещивании двух различных растений между собой необходимо, прежде всего, знать проявление закона доминирования. Поэтому, при

подборе пар для скрещивания, нужно чтобы отцовский компонент имел хотя бы один доминантный признак, по которому с уверенностью можно судить о достоверности полученных настоящих гибридов и отбраковать в первом же поколении ложные, которые приводят селекционера, неправильным выводам, усложняют работу и не позволяют в конечном итоге добиться возможных результатов.

При работе со вторым и последующими поколениями следует четко представлять возможные вариации проявления комбинационной изменчивости, то есть при подборе пар для скрещивания селекционер заблаговременно должен знать и планировать получение определенного количества и соотношения новых комбинаций, представлять возможное разнообразие гомозиготных и гетерозиготных генотипов в пределах фенотипически одинаковых форм. Без этого нельзя уверенно строить дальнейшую селекционную работу с гибридным материалом. Малейшие упущения в области анализа гибридных популяций приводят к усложнению схемы селекции, удлиняют время по выделению константных форм и могут привести к потере наиболее ценных генотипов. Уже в первом поколении требуется тщательная оценка гибридов по сравнению со своими родителями по показателям доминирования и степени гетерозиса. Эти данные всегда позволят дать объективную оценку гибридов первого поколения.

Зная возможности возникновения гомозиготных генотипов при расщеплении второго поколения, после отбора всех возможных выщепившихся форм в третьем поколении методом индивидуального изучения потомства каждого отобранного растения можно выделить их, дать им тщательную оценку и наметить дальнейшие планы селекционной работы с ними.

Гетерозиготные растения второго поколения в третьем дают определенную гамму выщепляющихся форм, которые могут служить исходным материалом для закладки селекционного питомника 2-го года для

выделения наиболее ценных образцов, заслуживающих внимания для дальнейшей селекционной работы.

Скрещивания должны проводиться всегда по строго продуманному плану и быть тесно увязаны с поставленными задачами. Подобранные родители должны обладать теми признаками, которые планируется объединить в новом желаемом растительном организме, то есть они должны быть донорами или носителями самых ценных хозяйственно-полезных и биологических признаков.

Наследование признаков и гибридизация растений

Возможность искусственного получения гибридов впервые предположил немецкий учёный Р.Я. Камерариус в 1694 году, а впервые искусственную гибридизацию осуществил английский садовод Т. Фэрчайлд, скрестив в 1717 году разные виды гвоздик.

Гибридизация – скрещивание особей с разной наследственностью. Различают внутривидовую, межвидовую и межродовую гибридизации (Рис.62).

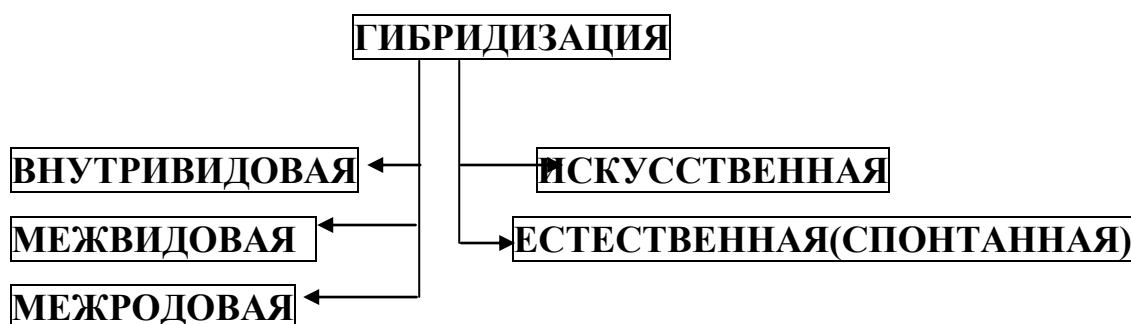


Рисунок 62 - Виды гибридизации

Гибридизацию нельзя рассматривать как простое арифметическое суммирование признаков и свойств растений. Основа формообразования при использовании метода гибридизации - перекомбинация генов и трансгрессии. Родительские организмы передают своему потомству не признаки, а гены, на

основе которых в каждом поколении гибридов признаки, контролируемые этими генами, развиваются вновь.

При гибридизации происходят сложные формообразовательные процессы, обуславливающие возможность получения новых организмов, способных не только сочетать признаки и свойства исходных родительских форм, но и развивать совершенно новые качества.

Гибридизация как метод селекции включает целый комплекс приемов, направленных на получение гибридных растений с измененной наследственностью и использование их для выделения новых сортов.

Под гибридным видообразованием обычно подразумевают возникновение в потомстве от естественного гибрида новой линии, размножающейся в чистоте и изолированной от родительских видов в гибридной популяции. Эта новая линия должна преодолеть гибридную стерильность и разрушение гибридов.

Сущность гибридизации заключается в слиянии при оплодотворении генотипически различных половых клеток и развитии из зиготы нового организма, сочетающего наследственные задатки родительских особей. Для первого поколения гибридов часто характерен гетерозис, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организмов. Гибридизация, а также мутации - основные источники наследственной изменчивости, одного из главных факторов эволюции.

При естественной гибридизации, происходящей в природе, и искусственной гибридизации, проводимой человеком в селекции и с иными целями, цветки материнской формы опыляются пыльцой другого вида (сорта) растений. Половой процесс обеспечивает объединение геномов и сопровождается слиянием ядер половых клеток - кариогамией. Поэтому получение так называемых вегетативных гибридов невозможно.

Выделение новых сортов, в которых с помощью гибридизации достигается сочетание хозяйственно-ценных свойств большого количества родительских форм, называется синтетической селекцией.

Внутривидовая гибридизация растений между формами и сортами одного и того же вида имеет большое распространение, так как при этом плодовитость гибридов и их потомства бывает нормальной. Однако отсутствие хозяйственно-полезных признаков у сортов данного вида часто вынуждает селекционеров проводить межвидовые и межродовые скрещивания.

Применение гибридизации к древесным растениям имеет ряд преимуществ и трудностей. Лесные растения в большинстве случаев выращивают с целью получения вегетативной массы, поэтому стерильность отдельных межвидовых гибридных растений не служит преградой для их культивирования в промышленных масштабах.

В связи с длительным периодом смены поколений у лесных древесных растений огромное значение имеет умелый подбор родительских пар с целью обеспечения в первом поколении гибрида желательной комбинации хозяйственно полезных признаков.

Типы скрещиваний, применяемых при гибридизации

В селекции растений наиболее распространён метод гибридизации форм или сортов в пределах одного вида. С его помощью создано большинство современных сортов растений. Отдалённая гибридизация - более сложный и трудоемкий метод получения гибридов. Основное препятствие получения отдалённых гибридов - это несовместимость половых клеток скрещиваемых пар и стерильность гибридов первого и последующих поколений. Использование полиплоидии и возвратного скрещивания в отдельных случаях позволяет преодолеть несовместимость пар и стерильность гибридов.

Методы гибридизации ДНК состоят в смешивании одноцепочечных фрагментов ДНК, полученных от двух разных видов. Доля в смеси общей

ДНК, которая воссоединяется, образуя двухцепочечные спирали, и скорость процесса служат мерами степени генетического родства между данными видами.

В селекционной практике применяют различные системы или типы скрещивания (Рис.63). Их выбор определяется конкретными задачами, которые ставятся перед селекционерами.



Рисунок 63 - Типы скрещивания

Простые – это однократные скрещивания между двумя родительскими формами. Если родительские сорта или линии обозначить буквами, то этот тип скрещивания можно изобразить как:

АхБ или **ВхГ**

Сложные скрещивания – гибридизация более двух родительских форм или гибридное потомство, повторно скрещиваемое с одним из родителей:

АхБхВ

Простые парные - это скрещивания между двумя родительскими формами, после которых в гибридном потомстве производится отбор элитных растений и оценка их потомства. При этом гибриды получают на основе комбинаций материнской и отцовской форм:

АхБ, ВхГ, ДхЕ и т.д.

Диаллельные – это скрещивания, при которых каждая линия, форма или сорт скрещивается со всеми другими линиями или сортами во всех возможных комбинациях.

Например: **АхБ, АхВ, АхГ, АхД, АхЕ и т.д.**

Число всех возможных комбинаций при диаллельных скрещиваниях может быть очень высоким и будет увеличиваться по мере нарастания количества исходных линий, форм или сортов. Так, при скрещивании 10 линий число всех возможных комбинаций составляет 45, а при наличии 100 линий уже 4950.

Диаллельные скрещивания широко применяют в работе по гибридизации с лесными древесными растениями, с целью изучения варьирования признаков в гибридном потомстве, а также определения влияния отобранных деревьев по фенотипу на проявление хозяйственно-ценного признака в гибридном потомстве.

Скрещивания бывают прямые и обратные. Реципрокное (от латинского слова *reciprocus* – взаимный) – это скрещивание растений, при котором каждый из двух сортов или видов в одном случае является материнской формой, а во втором – отцовской.

Например, скрещивание по схеме АхБ и БхА, в целом в целом называют реципрокными.

Первое скрещивание (АхБ) называют прямым, а второе (БхА) – обратным (беккросс). Реципрокные скрещивания часто используют с разведывательной целью, чтобы выяснить, какую из двух форм лучше взять в качестве материнской, а какую в качестве отцовской.

Множественные (поликроссы) – это скрещивания, когда материнское растение опыляется смесью пыльцы нескольких видов и сортов. Схематически его можно изобразить как:

А х (Б+В+Г+Д и т.д.),

где А – материнский сорт

Б,В,Г,Д и т.д. – отцовские сорта

Возвратные (беккроссы) – скрещивания, при которых гибрид повторно скрещивается с одной из родительских форм.

Схематически это выглядит следующим образом:

1-й год АхБ

2-й год (АхБ)хА или (АхБ)хБ

Этот тип скрещивания применяется в селекционной работе довольно широко. Он используется в тех случаях, когда у ценного по комплексу признаков сорта имеется дефект, который желательно устранить.

Конвергентные скрещивания (от латинского слова *konvergere* – приближаться, сходиться), представляют собой дальнейшее развитие метода возвратных скрещиваний. При насыщающих скрещиваниях признаки и свойства одного из родителей почти полностью вытесняются. Во многих случаях это бывает нежелательным. Для того чтобы этого избежать и была разработана система конвергентных скрещиваний. Суть ее состоит в том, что после получения первого поколения дальнейшие скрещивания проводят в двух направлениях. В одном случае гибриды повторно скрещивают с материнским сортом, а во втором – с отцовским. В результате получают две сближенные линии. Их скрещивают между собой и среди гибридного потомства проводят отбор. Вследствие этого среди потомства легче может быть найдена желательная комбинация признаков.

Ступенчатые – это скрещивания, когда, полученный от простого скрещивания гибрид, повторно скрещивается не с родительской формой, а с третьим сортом или видом растений, затем с четвертым и т.д. Таким образом, в скрещивании участвует несколько родительских форм, которые последовательно или ступенчато включаются в гибридизацию. При этом создается гибридный материал, включающий в себя наследственные свойства нескольких сортов или видов растений.

Очень часто к ступенчатой гибридизации прибегал И.В.Мичурин. Например, этим путем он получил сорт яблони Комсомолка (Рис.64,65):



Рисунок 64 - Схема получения яблони Комсомолка

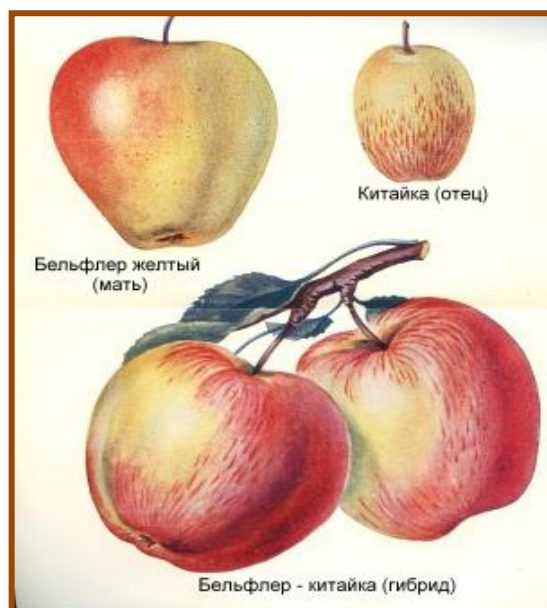


Рисунок 65 - Подбор производителей при выведении сорта *Бульфлер-китайка*

Межгибридное – это скрещивание, при котором, объединение наследственности нескольких родителей осуществляют не последовательно, как при ступенчатой гибридизации, а параллельно, путем предварительного получения простых гибридов и последующего их скрещивания.

Например, если в скрещивание берут сорта:

А, Б, В, Г, Д, Е, Ж, З,

Сначала их соединяют парами и получают четыре простых гибрида:

(АхБ), (ВхГ), (ДхЕ), (ЖхЗ).

Затем простые гибриды скрещивают между собой:

(АхБ) х (ВхГ) и (ДхЕ) х (ЖхЗ)

Двойные гибриды, полученные от скрещивания двух простых, вновь скрещивают друг с другом:

[(АхБ) х (ВхГ)] х [(ДхЕ) х (ЖхЗ)]

Таким образом, за 3 года в гибридном потомстве удастся объединить наследственность восьми сортов. При ступенчатой гибридизации на это потребовалось бы 7 лет.

Этот тип скрещивания также применял М.В.Мичурин при выведении сорта яблони Бельфлер-рекорд (Рис.66).

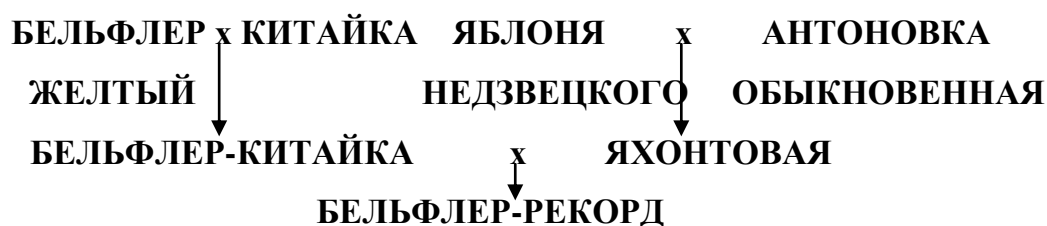


Рисунок 66 - Схема получения яблони Бельфлер-рекорд

Биология древесных растений открывает большие возможности широкого применения гибридизации для улучшения диких популяций и получения сортов с целью их окультуривания.

Описанные типы скрещиваний успешно применяют к лесным древесным растениям. В настоящее время накоплены большие сведения о факторах, способствующих успешному проведению межвидовых скрещиваний в пределах отдельных родов. Близость и родство способствует более легкому скрещиванию видов, относящихся к одному роду.

Виды, занимающие одну и ту же экологическую нишу, обычно плохо скрещиваются между собой.

Виды, занимающие отдаленные ареалы скрещиваются с трудом, по сравнению с видами близко расположенных ареалов. Например, морфологически сходные ели с перекрывающимися или с соседними ареалами могут в большинстве случаев легко скрещиваться друг с другом.

Существование в природе гибридных популяций по границам ареалов некоторых видов свидетельствует о большой активной способности гибридов древесных растений. Освоение человечеством лесных богатств привело к изменению условий произрастания деревьев, часто в пользу гибридов.

Условия в лесах сильно изменены человеком. Интродукция новых видов по всему свету и посадки разных видов способствуют скрещиванию их между собой. В результате этого появляются новые гибридные формы.

Практика показывает, что без особого вмешательства человека они смогут в ряде случаев полностью заменить чистые родительские виды.

Возможность получения искусственным путем новых видов древесных растений, подобно тому, как это происходит в природе в результате естественных межвидовых скрещиваний, привлекает внимание лесных селекционеров и становится реальной для целого ряда древесных пород.

Метод гибридизации значительно расширил творческие возможности отбора, значительно ускорил селекционный процесс. С его помощью человек получил возможность создавать такие комбинационные формы, которые в природе могли бы и не возникнуть.

В результате скрещиваний получают новые организмы-гибриды, совмещающие свойства и признаки двух, а при сложных скрещиваниях нескольких родителей. Если это осуществляют между сортами, разновидностями или формами одного вида, то образуются внутривидовые гибриды. При скрещивании различных видов между собой или представителей различных родов возникают межвидовые или межродовые отдаленные гибриды. Те гибриды, которые создаются человеком при скрещивании, называются искусственными. Скрещивания внутри вида и между видами могут возникать независимо от человека, непосредственно в природе. В результате такой естественной гибридизации образуются спонтанные гибриды, представляющие большой интерес для теории и селекционной практики.

Гибридизация, мутагенез и полиплоидия лежат в основе синтетической селекции, с помощью которой создается генетически новый исходный материал. Селекция растений с использованием внутривидовой и межвидовой гибридизации в отличие от аналитической селекции дает возможность использовать все ресурсы для повышения частоты изменчивости.

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Растущие потребности в древесине и лесах в нашей стране и за рубежом требуют ускоренных методов их восстановления и преумножения. Применение селекционных приемов необходимо для интенсификации лесохозяйственного производства, направленного на повышение продуктивности и форсированного выращивания лесов.

Селекцию растений необходимо рассматривать как одну из форм эволюции, которая во многих отношениях подчиняется законам, управляющим развитие видов в природе, но с одним очень важным отличием, естественный отбор здесь заменен сознательным, производимым человеком. Лесная селекция изучает закономерности искусственного отбора лесных древесных и кустарниковых пород.

С генетической точки зрения селекция растений и процессы эволюции как природных, так и культурных форм имеют между собой много общего. Для обоих процессов необходима наследственная изменчивость. Определенная форма отбора и наследование возникающих новых признаков.

Самым длительным в истории селекции был период, связанный с использованием естественных популяций и местных сортов, сформировавшихся под влиянием естественного и простейших приемов искусственного отбора. В зависимости от продолжительности и направления его действия создавались популяции, хорошо приспособленные к неблагоприятным условиям произрастания в той или иной природно-климатической зоне: засухоустойчивые, зимостойкие, скороспелые и т.п.

В этих популяциях, постепенно приспособляемых отбором к определенным условиям, шли формообразовательные процессы. В дальнейшем в качестве исходного материала для отбора лучших линий и форм стали использовать неоднородность местных сортов для отбора лучших, которые размножали отдельно и использовали в качестве новых

селекционных сортов. Этот метод получил название аналитической селекции.

Дальнейшее повышение требований производства к селекционным сортам привело к необходимости применения гибридизации. Так возникла синтетическая селекция, при которой достигается сочетание в одном организме свойств и признаков двух и большего количества родительских форм.

Общий уровень и направление лесной селекции имеют существенные отличия от селекции сельскохозяйственных культур. Также, методы повышения производительности и улучшения качественного состава, существующих лесных пород при сохранении их в «диком» состоянии отличаются от методов создания сортов древесных растений при окультуривании. Поэтому в настоящее время складываются два направления развития лесной селекции.

Для первого характерно проведение отбора лучших популяций и сбора семян с плодоносящих деревьев для выращивания из них высокопродуктивных искусственных лесных насаждений в определенных лесорастительных условиях.

Для второго направления - создание новых высококачественных и производительных сортов древесных растений с применением современных методов плантационного ведения хозяйства.

В пятидесятых годах прошлого века в Швеции возникло новое направление аналитической селекции – плюсовая селекция, основанное на отборе в естественных лесных насаждениях лучших деревьев для получения семян с улучшенными наследственными свойствами.

Оценка селекционного материала

Отбор в насаждениях лучших по комплексу хозяйственно-ценных признаков материнских деревьев называется селекционной инвентаризацией.

При всякой селекционной работе отбор является наиболее важным и решающим процессом. С выбора исходных форм начинается выведение нового сорта. Он имеет место и при гибридизации и мутациях. При чистом отборе из уже существующего генетического многообразия выделяют и размножают только ту часть материала, который больше всего соответствует целям селекции. При скрещиваниях и мутациях можно получить не существовавшие прежде комбинации наследственных основ, новые наследственные задатки, следовательно, получить растения с новыми качествами. Селекционер, как правило, использует растения, которые в результате естественного отбора в течение тысячелетий приспособились к окружающим условиям. Как известно, естественный отбор происходит под действием климата, почвенных условий и живых организмов.

Среди климатических факторов наибольшее значение имеет температура и осадки. Рост растений определяют суточные и годовые колебания температуры, сумма температур за вегетационный период, продолжительность безморозного периода.

Их почвенных факторов решающую роль играют количество и соотношение питательных веществ, наличие кислорода, уровень кислотности, качественный и количественный состав живых организмов в почве.

Выживают, как правило, более жизнеспособные организмы. Отбору в природе способствуют также вредители животного и растительного происхождения. Так, одно растение повреждается вредителем, в то время как другое, рядом стоящее, в связи с наследственными особенностями обладает устойчивостью к нему.

При искусственном отборе селекционер использует из отобранного природой материала наиболее соответствующие его целям - быстрорастущие, с лучшей формой ствола и кроны, устойчивые к болезням и т.д. Но и искусственно отобранный материал в течение продолжительного селекционного периода подвергается естественному отбору.

Если селекционер хочет использовать всю полноту форм какого-то вида необходимо брать образцы растения из центра его ареала в оптимальных условиях для его развития. Например, на севере или в горных условиях количество тепла сокращается, а на юге – увеличивается. Поэтому, если отбор ведется на морозоустойчивость, то быстрее можно достичь цели, произведя его из растительного материала, уже отобранного природой, а именно, в северных границах ареала или в горных условиях на верхней границе произрастания данного вида растения.

Большое значение при выборе метода селекции той или иной породы имеет определение направления естественного отбора, под давлением которого эволюционировал данный вид. В популяциях лесных древесных растений наблюдаются три основных формы естественного отбора: направленный, стабилизирующий и дизруптивный.

Направленный – отбор, при котором из популяции отмирает один из генотипов с положительным или отрицательным отклонением значения признака от среднепопуляционного.

Стабилизирующий отбор наблюдается в случае пониженной адаптивной ценности признака, когда из популяции выпадают особи, имеющие генотипы с крайними отклонениями признака.

Дизруптивный – отбор, при котором определенные преимущества имеют оба генотипа с крайними отклонениями признака. В зависимости от типа скрещивания между ними возникает различное распределение генотипов.

При выборе методов селекции во всех случаях необходимо проводить генетический анализ исходных популяций и определение направленности естественного отбора.

Схема селекционного процесса

Комплекс мероприятий, выполняемых селекционером от начала работы до создания нового сорта (породы, штамма), называется селекционным процессом. В общих чертах он включает три этапа: получение исходного материала для отбора, собственно отбор и испытание. Нужно иметь в виду, что современный селекционный процесс начинается с создания модели сорта, предназначенного для эксплуатации в определенных условиях, на определенном уровне агротехники.

Общая схема селекционного процесса с лесными древесными растениями включает следующие разделы (Рис.67). Согласно нее выбор направления сортоводства обязывает лесоводов выращивать леса определенного качества.

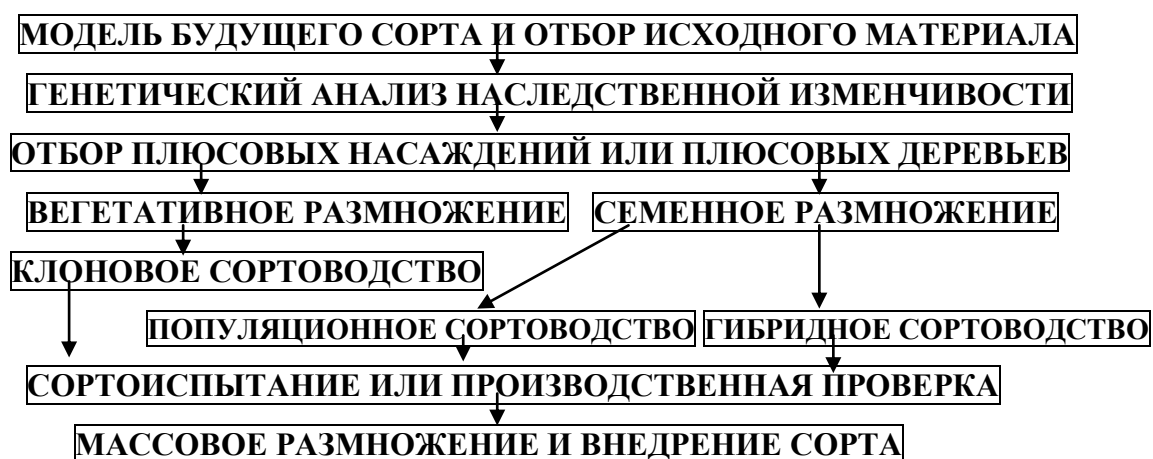


Рисунок 67 - *Схема селекционного процесса и сортоводства лесных древесных пород*

Основные направления развития лесной селекции

В основу лесоводственной и промышленной оценки древесных растений положены их хозяйственные и товарные показатели. Традиционная оценка леса по запасу древесины и по времени ее выращивания является основной и главной при выборе селекционного направления.

Не меньшее значение имеет анализ древесных растений по физико-механическим свойствам древесины. Древесина хвойных и лиственных пород используется в промышленности отдельно, поэтому сложилось два направления ведения хозяйства: на выращивание древесины хвойных пород и на культивирование лиственной древесины.

Появление современных строительных материалов способствовало увеличению спроса на новейшие сортаменты древесины. Увеличились потребности в отделочной и мебельной древесине, обладающей высокой декоративностью. Поэтому, это тоже селекционный показатель.

Растущие требования целлюлозно-бумажной промышленности с сырьем способствовало развитию направлению в селекции древесных пород – селекции на качество древесного волокна, который должен иметь определенную длину для выделки бумаги.

Кроме селекции на быстроту роста и качество древесины, одним из направлений сортоводства лесных древесных пород является увеличение урожайности и улучшение качества плодов и семян лесных пород (сосны сибирской, лещины, грецкого ореха, яблони, груши, облепихи и других).

Одним из направлений селекции лесных древесных растений является повышение смолопродуктивности хвойных пород.

Другая перспективная ориентация – селекция резонансной древесины для изготовления музыкальных инструментов.

В особую группу по селекции технических пород выделяют лесные растения, обладающие пробковой корой (дуб пробковый, бархат амурский), а

также виды пород, кора которых обладает дубильными свойствами (некоторые виды ивы, дуб, скумпия и другие).

Многие лесные древесные и кустарниковые растения обладают высокими лекарственными свойствами и нуждаются в соответствующей селекции.

С особой остротой встает вопрос о селекции на фитонцидность в связи с рекреационным использованием лесов в зоне промышленных предприятий и индустриальных городов. Это вызывает необходимость селекции древесных пород на газоустойчивость и другие антропогенные воздействия.

При полезащитном лесоразведении в степных районах необходима селекция на засухоустойчивость, соленоустойчивость и другие неблагоприятные условия.

Направления селекции лесных древесных растений:

- лесохозяйственные и товарные показатели;
- физико-механические свойства древесины;
- производство строительных материалов;
- декоративность древесины;
- качество древесного волокна;
- увеличение урожайности и улучшение качества плодов и семян орехоплодных лесных пород;
- повышение смолопродуктивности хвойных пород;
- резонансность древесины;
- древесные породы, кора которых обладает дубильными свойствами и пробковые породы;
- породы с лекарственными свойствами;
- фитонцидность в связи с рекреационным использованием лесов;
- засухоустойчивые, соленоустойчивые породы при полезащитном лесоразведении.

Следует отметить, что в селекционную работу по вышеуказанным и другим направлениям ведения хозяйства включаются не только местные древесные породы, но многочисленные экзоты, ценность которых доказана их интродукцией в различные лесорастительные зоны нашей страны.

Сорт лесных древесных пород

Отбор растений с последующим культивированием их в искусственно улучшенных условиях по сравнению с дикой природой привел к созданию сортов растений.

Сорт – группа сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам растений, отобранных и размноженных для возделывания в соответствующих природных и производственных условиях с целью повышения урожайности и качества продукции. Он создается в процессе производственной деятельности человека и является средством производства и этим отличается от ботанической формы.

Группа растений, составляющих сорт, имеет общее происхождение, так как она является размножаемым потомством одного или немногих растений. Степень сходства потомства размножаемых сортов может быть различной и зависит от исходного материала и методов отбора.

У лесных древесных пород в качестве сорта может выступать:

- клон или определенная группа объединяемых селекционерами испытанных клонов при вегетативном размножении;
- семенное потомство формы отобранной в результате селекции, географического экотипа и популяции;
- разводимый семенами первого поколения межвидовой гибрид от отдельной экспериментальной комбинации и скрещивания растений производителей.

По происхождению сорта подразделяют на местные и селекционные.

Местные – сорта, созданные в результате длительного действия естественного и простейших приемов искусственного отбора в определенной местности. Они хорошо приспособлены к конкретным условиям произрастания, обладают хозяйственно-полезными признаками и часто служат исходным материалом в селекции.

Селекционные – сорта, созданные селекционным путем однократного или многократного отбора из местных, инорайонных и иностранных сортов, а также из гибридных популяций. Они отличаются значительно большей выравненностью по морфологическим признакам и хозяйственно-биологическим свойствам.

По способам выведения и размножения сорта делятся:

- сорта-популяции;
- сорта-линии;
- сорта-клоны;
- сорта-гибриды.

Сорта-популяции получают путем массового отбора перекрестноопыляющихся или самоопыляющихся растений. Они наследственно неоднородны, к ним относятся все местные сорта.

Сорт-линия – это размноженное потомство одного растения, полученного путем индивидуального отбора самоопыляющихся растений. Они отличаются высокой выравненностью по всем признакам и свойствам. Под влиянием естественного переопыления и мутации сорта-линии постепенно утрачивают свою однородность.

Сорта-клоны получают путем индивидуального отбора у вегетативно размножающихся растений. Это потомство одного вегетативно размноженного растения и поэтому они отличаются очень высокой степенью выравненности. К ним относят сорта древесных растений, размножаемых в производстве вегетативным путем (черенками, отводками, прививкой и др.).

Сорт-гибрид производят путем скрещивания особей с разной наследственностью. Они отличаются меньшей выравностью, чем сорта-линии и сорта-клоны.

Возделываемые человеком культуры представлены громадным числом сортов, которые различаются между собой многообразием признаков и свойств. Требования к ним меняются в зависимости от направления и уровня ведения хозяйства.

В соответствии с основным условиям, предъявляемыми к селекционному материалу по признакам и свойствам, которыми они должны обладать, сорта делятся на хозяйственные группы. Например, группа засухоустойчивых и зимнестойких сортов.

Все признаки и свойства растений физиологически тесно связаны между собой, и характер их проявления зависит от влияния внешних факторов. Поэтому создаваемые сорта характеризуются конкретным комплексом признаков и свойств, который можно определить тремя показателями:

- почвенно-климатические условия, для которых предназначается будущий сорт;
- уровень агротехники и механизации, при котором сорт будет возделываться;
- направление и использование породы.

Сорта древесных растений различают по происхождению, методам выведения и размножения. Большинство распространенных в лесной селекции сортов - это сорта-клоны и сорта гибридного происхождения.

Селекционная работа начинается с подбора исходного материала в соответствии с избранным направлением и поставленной целью. Это культурные и дикие формы растений и популяций, используемые для выведения новых сортов.

В качестве исходного материала используют:

- естественные популяции - дикорастущие формы, сорта местных культурных растений и образцы мировых коллекций растений;
- гибридные популяции, создаваемые в результате скрещивания сортов и форм в пределах одного вида, и от скрещивания особей разных видов и родов растений;
- самоопыляемые линии – инцухт-линии, получаемые путем многократного принудительного самоопыления перекрестноопыляющихся растений;
- искусственные мутации и полиплоидные формы, создаваемые путем воздействия на растения различными мутагенами (радиация, химические вещества, температура и другое).

Работа по селекции всех видов растений, в том числе и древесных пород, основывается на использовании естественного генофонда местных видов и интродуцентов.

Генофонд того или иного вида представляет совокупность генов слагающих его особей.

Вид у растений представляет собой сложную систему более мелких подразделений (подвидов, климатипов, экотипов и популяций), отражающих его генетическую дифференциацию. Поэтому теоретической основой изучения генофонда вида для последующего использования в практике лесного хозяйства и селекции является исследование популяционной структуры вида и их изменчивости.

Методы сохранения генофонда

Исследование генетических ресурсов (генофонда) начинается с установления объема и границ популяции данного вида. Следующим этапом изучения генофонда является оценка внутрипопуляционной структуры с выделением хозяйственно-ценных форм и особей.

В настоящее время необходимо сохранить лучшие популяции и индивидуумы хозяйственно-ценных видов растений.

Основные методы сохранения генофонда:

- создание генетических резерватов;
- создание коллекционных культур;
- сохранение уникальных и элитных деревьев;
- сохранение семян, пыльцы и меристемы.

Генетические резерваты (заказники) являются основной формой сохранения и поддержания ценного генетического фонда лесных древесных пород. Они представляют собой участки древостоя, типичного для данного природно-климатического района, по своим фитоценотическим и лесоводственным показателям, рельефу, почвенному покрову и другим условиям.

В генетический резерват включают самые высокопродуктивные и высококачественные насаждения. Создаются они на основе насаждений пятого класса возраста естественного происхождения. Рубки главного пользования в резерватах проводят таким образом, чтобы обеспечить естественное возобновление и получение ценных семян. На данных территориях категорически запрещаются выборочные и концентрированные рубки. Насаждения генетически резерватов исключают из лесопромышленного пользования, и все виды побочного пользования в них не ведут. Именно поэтому здесь лучше всего обеспечено сохранение генофонда древесных растений.

Ботанические сады, дендрологические парки и дендрарии как объекты сохранения лесных генных ресурсов менее важны, так как они занимают обычно небольшие площади и в них представлено небольшое количество деревьев. Однако они имеют большое значение в связи с изучением их биологии, получения семян и пыльцы для учебных и научно-исследовательских целей.

Семенные насаждения и семенные плантации обеспечивают сохранение лучших и элитных насаждений.

Клоновые архивы – это специальные посадки для сохранения генотипов плюсовых деревьев, которые создают для проверки селекционируемых генотипов.

Организируют работы по созданию клоновых архивов, ведут работники лесного хозяйства под методическим руководством соответствующих научно-исследовательских учреждений, которые в дальнейшем проводят необходимые наблюдения за высаженными растениями с учетом бонитировки генотипов по количеству и размерам почек и хвои и выделяют рекордно лучшие элитные деревья по потомству. Эти деревья берут на особый учет и образуют элитный фонд. На все элитные деревья составляют реестры с указанием их номера, лесхоза, лесничества и квартала, в котором они произрастают, а также его таксационных и селекционных показателей.

Географические и экологические культуры создают для проверки влияния происхождения семян на рост древесных растений одного и того же вида в конкретных условиях произрастания. Они позволяют определить наиболее приспособленные и продуктивные климатипы и экотипы вида для данных условий.

Архивы семян и пыльцы создают в целях сохранения генофонда лесных древесных пород для будущей работы по их генетическому улучшению.

Коллекционные культуры служат источником обеспечения сохранности редких и исчезающих видов и популяций древесных растений.

Одним из методов сохранения генофонда, это отбор высоких показателей количественных признаков, то есть выбор плюсовых деревьев. Но они в большей степени являются ограниченной частью популяции. Поэтому для сохранения генофонда необходимо взять под государственную защиту и охрану различные объекты естественного и искусственного происхождения: заповедники, или резерваты, национальные природные и

дендрологические парки, дендрарии, заказники, ботанические сады, семенные плантации, клоновые архивы семян и пыльцы. В этом отношении интересы лесной генетики и селекции совпадают с общими проблемами охраны природы.

Виды отбора, применяемые в лесной селекции

Отбор в работе по селекции растений является наиболее важным и решающим процессом управления наследственной изменчивостью. При искусственном отборе из существующего генетического многообразия выделяют и размножают только ту часть, которая больше всего соответствует целям селекции.

В зависимости от поставленных перед селекционерами задач его ведут по одному, нескольким или многим признакам. Односторонний отбор по одному какому-либо показателю без учета связи его с другими особенностями растения может иметь отрицательные последствия, если в результате его нарушается физиологическая слаженность процессов, влияющих в целом на формирование продуктивности и урожайности. Поэтому отбор проводят по комплексу взаимосвязанных признаков.

Различают три вида отбора, применяемые в лесной селекции: индивидуальный, массовый и групповой.

Индивидуальный – отбор лучших биотипов или клонов из более ценных форм.

Массовый - отбор лучших климатических экотипов.

Групповой – отбор высококачественных плюсовых насаждений, популяций лесных древесных пород.

Сущность индивидуального отбора сводится к выбору лучших растений для отдельного размножения и испытания потомства каждого из них, то есть исходные родоначальные растения отдельно проверяются по

потомству. Худших, случайно отобранные деревья, выбраковывают. Это дает возможность селекционеру выделить и размножить лучшие из них.

При работе с самоопыляющимися растениями применяется однократный индивидуальный отбор.

Потомство одного элитного растения, выделенного из естественной популяции, называется линией, а полученный на ее основе сорт – линейным.

Потомство одного элитного растений, отобранного из гибридной популяции, называется семьей, а полученный сорт – гибридным.

При скрещивании различных видов потомство обычно бывает стерильным. Это связано с тем, что число хромосом у разных видов различно. Несходные хромосомы не могут нормально сходиться в пары в процессе мейоза, и образующиеся половые клетки не получают нормального набора хромосом. Однако если у такого гибрида происходит геномная мутация, вызывающая удвоение числа хромосом, то мейоз протекает нормально и дает нормальные половые клетки. При этом гибридная форма приобретает способность к размножению и утрачивает возможность скрещивания с родительскими формами. Кроме того, межвидовые гибриды растений могут размножаться вегетативным путем.

Потомство одного элитного растения, отобранного из мутантной популяции, называется мутантом, а полученный сорт – мутантным.

При массовом отборе отбирают множество растений, которые в наибольшей степени отвечают задачам селекции, и размножают их совместно. Выбор или отбор желательных, наиболее пригодных для селекции типов называют положительным массовым отбором, а искоренение нежелательных форм - отрицательным.

Примерами отрицательного массового отбора является уход за запасом, когда при рубках удода удаляют наименее ценные породы деревьев.

В том случае, когда в насаждении отбирают лучшие деревья, отличающиеся по прямым или коррелятивным признакам, то это пример положительного массового отбора. К прямым признакам относятся:

- быстрота роста, определяется как отношение высоты и возраста;
- очищаемость ствола от сучьев;
- полнодревесность;
- толщина и угол отхождения боковых ветвей.

Коррелятивные признаки зависят друг от друга. Например, строение коры деревьев коррелятивно связано с физико-механическими свойствами древесины.

При однократном отборе с лучших деревьев перед рубкой собирают семена и используют для посева. Эффективность такого способа для перекрестноопыляемых растений небольшая, так как семена имеют как материнскую, так отцовскую наследственность и нельзя ожидать получения строго выраженного потомства, которое полностью бы унаследовало ценные признаки деревьев. Но если при выращивании сеянцев применить последующий отбор на быстроту роста, то посадочный материал значительно улучшится. Поэтому однократный массовый отбор является простым и доступным по технике проведения способом и его следует рекомендовать для использования в практике лесного хозяйства.

Многократный массовый отбор более эффективен, так как он повторяется на ряде потомств. Использовать его в лесном хозяйстве сложно, так как он проводится десятками лет. Применять его можно для пород, рано вступающих в стадию плодоношения (лещина обыкновенная, облепиха и т.д.) при искусственном разведении.

Многократный отбор может перейти в непрерывный. В этом случае элитные растения из лучшей семьи выделяют из года в год, пока полученный, на ее основе сорт высеивается в производство.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лес - это сложно устроенная экологическая система, а не только средство производства древесины и поэтому на современном этапе развития общества, необходим переход от простого пользования лесом к ответственному управлению им в рамках сложившихся экосистем. Необходимо изучение, сохранение, использование и воспроизводство генофонда лесов, что является основой для реализации идеи ответственного их управления, неистощительного и эффективного лесопользования.

Для научного обеспечения при решении этих задач во многих странах мира были созданы и функционируют специальные структуры (лаборатории, кафедры, институты), которые ведут фундаментальные и прикладные исследования по лесной генетике и селекции.

Интенсификация лесного хозяйства должна идти по пути усиления продуктивности лесов и сокращения сроков их выращивания. В настоящее время разработаны методы улучшения генетического качества посадочного материала и выращиваемых из них лесных культур. При планировании лесокультурных и лесоводческих работ необходимо предусматривать использование генетически улучшенных сортов деревьев.

Генетическое улучшение лесов будущего включает систему рекомендаций по выбору наиболее рациональных методов ведения лесного хозяйства на основе генетического анализа наследственности и изменчивости лесных древесных растений. Изучение генетики популяций лесных древесных растений позволяет глубже раскрыть закономерности естественного отбора, создающего многообразие наследственной изменчивости.

Неуклонный рост в лесном хозяйстве механизации, проведение мелиоративных работ, использование минеральных удобрений ставят вопрос о необходимости выведения новых форм и сортов, которые могли бы успешно использовать эти изменения.

При выращивании лесных насаждений из новых сортов и форм следует создавать специализированные хозяйства в соответствии с направлениями селекции.

Важная задача, поставленная перед лесным хозяйством по интенсификации лесохозяйственной отрасли, означает не только увеличение объема рубок и переработки древесины, но и внедрение новых, более эффективных технологий лесовосстановления. В том числе создание быстрорастущих высокопродуктивных плантационных лесов, что не возможно без научных разработок, использования высококачественных семян, новых сортов и другого ценного генофонда, который составит основу высокоэффективных технологий в восстановлении лесов. Помощником в этом деле должна стать лесная наука, и в первую очередь лесная генетика и селекция.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова З.В., Карлинский О.А. Практикум по генетике. - 2-е изд. перераб. и допол. - М.: Колос, 1974. - 208 с.

Абрамова З.В. Генетика. Программированное обучение. - М.: Агропромиздат, 1985. - 287 с.

Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика: учебник для студ. биол. спец. ун-ов. - М.: Высшая школа, 1985. - 448 с.

Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. - М.: Агропромиздат, 1987. - 246 с.

Ауэрбах Ш.А. Генетика. - Перев. с англ. - М.: Атомиздат, 1966. - 318 с.

Ауэрбах Ш.А. Наследственность. - Перев. с англ. - М.: Атомиздат, 1969. - 176 с.

Бриггс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции. - М.: Колос, 1972. - 216 с.

Ватти К.В., Тихомирова М.М. Руководство к практическим занятиям по генетике: Пособие для студентов биол. фак. пед. ин-тов. - 2 изд., испр. - М.: Просвещение, 1979. - 189 с.

Гайнутдинов Х.Л. Молекулярные основы функционирования биологических систем: Учеб. пособие для студ. физич. факультета. - Казань: Кн. изд-во, 2002. - 131 с.

Дженкинс М. 101 ключевая идея: Генетика. - пер. с англ. - М.: ФАИР-ПРЕСС, 2002. - 240 с.

Дубинин Н.П. Генетика и будущее человечества. - М.: Знание, 1971. - 32 с.

Дубинин Н.П. Общая генетика. - М.: Наука, 1986. - 559 с.

Лобашев М.Е. Генетика. - Л.: ЛГУ, 1969. - 436 с.

Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. Генетика с основами селекции. - М.: Просвещение, 1979. - 356 с.

Киселева З.С., Мягкова А.Н. Методика преподавания факультативного курса по генетике. - М.: Просвещение, 1979. - 192 с.

Киселева З.С., Мягкова А.Н. Генетика. - М.: Просвещение, 1983. - 175 с.

Конюхов Б.В., Пашин Ю.В. Наследственность человека. - М.: Медицина, 1971. - 72 с.

Любавская А.Я. Лесная генетика и селекция. - М: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. - 247 с.

Медведев Н.Н. Практическая генетика. - М.: Наука, 1966. - 236 с.

Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. Селекция лесных пород. - М.: Лесная промышленность, 1982. - 151 с.

Орлова Н.Н., Глазер В.М., Ким А.И. Сборник задач по общей генетике: Учебное пособие. - М.: Изд-во МГУ, 2001. - 144 с.

Сойер В. Арифметика наследственности. - М.: Наука, 1970. - 270 с.

Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию. - М.: Академкнига, 2004. - 495 с.

Шабалова И.П., Полонская Н.Ю. Основы цитологии: Учебник. - М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009. - 136 с.

Шевцов И.А. Популярно о генетике. - Киев: Наук. думка, 1989. - 216 с.

Шварцман П.Я. Полевая практика по генетике с основами селекции. - М.: Высш. шк., 1986. - 189 с.