

В учебном пособии изложены теоретические основы селекции растений и животных, методы отбора и оценки селекционного материала.

Рассмотрены особенности биологии размножения, роста и развития растений и животных, типы изменчивости, используемые в селекционной работе. Особое внимание уделено инбредной депрессии, гетерозису и их значению в селекции, направлениям сельскохозяйственной биотехнологии.

Пособие подготовлено в соответствии с программой курса «Основы селекции».

Предназначается для студентов и аспирантов биологических специальностей высших учебных заведений, а также преподавателей биологии школ, лицеев, гимназий.

ISBN 966-8536-35-5



9 784668 536359



Серия «Университетская книга»

Л. И. Воробьева  
О. В. Таглина

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України  
як навчальний посібник для студентів  
біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів*

Харьков  
«Колорит»  
2006



*Серію «Університетська книга» засновано 2004 року  
Рекомендовано Міністерством освіти і науки України  
як навчальний посібник для студентів  
біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів  
(Лист № 14/18-Г1328 від 04.12.2006 р.)*

**Рецензенти:**

Ю. В. Бондаренко, доктор біологічних наук, головний науковий співробітник відділу селекції і генетики птиці Інституту птахівництва УААН

О. П. Самовол, доктор сільськогосподарських наук, завідуючий відділом селекції і теоретичних основ створення сортів і гібридів овочевих рослин і баштанництва УААН

Н. В. Багацька, доктор біологічних наук, завідувача лабораторією медичної генетики Інституту охорони здоров'я дітей та підлітків АМНУ

В учебном пособии изложены теоретические основы селекции растений и животных, методы отбора и оценки селекционного материала. Рассмотрены особенности биологии размножения, роста и развития растений и животных, типы изменчивости, используемые в селекционной работе. Особое внимание уделено инбредной депрессии, гетерозису и их значению в селекции, направлениям сельскохозяйственной биотехнологии. Пособие подготовлено в соответствии с программой курса «Основы селекции».

Предназначается для студентов и аспирантов биологических специальностей высших учебных заведений, а также преподавателей биологии школ, лицеев, гимназий.

**Воробйова Л. І., Тагліна О. В.**

**В 75** Генетичні основи селекції рослин і тварин: Навч. посібник. — Х.: Колорит, 2006. — 224 с.: іл. — Текст: рос. — (Серія «Університетська книга»).

ISBN 966-8536-35-5.

У навчальному посібнику викладено теоретичні основи селекції рослин і тварин, методи відбору та оцінки селекційного матеріалу. Розглянуто особливості біології розмноження, росту й розвитку рослин і тварин, типи мінливості, що використовуються у селекційній роботі. Особливу увагу приділено інбредній депресії, гетерозису та їх значенню в селекції, напрямкам сільськогосподарської біотехнології. Посібник підготовлено відповідно до програми з курсу «Основы селекции».

Призначається для студентів та аспірантів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів, а також викладачам біології шкіл, ліцеїв, гімназій.

**ББК 28.04**

ISBN 966-8536-35-5

© Л.І. Воробйова,  
О.В. Тагліна, 2006  
© Видавництво «Колорит», 2006

# **Глава 1**

## **ВВЕДЕНИЕ В СЕЛЕКЦИЮ**

### **1.1. Почему необходимо развивать селекцию**

В последние десятилетия наблюдается ускорение темпов роста населения нашей планеты — так называемый «демографический взрыв». По данным экспертов ООН, с 1960 по 2000 год человечество увеличилось вдвое: с 3 млрд до 6 млрд человек. Исследователи прогнозируют, что к 2050-м гг. его численность на земном шаре будет составлять около 10–12 млрд.

Такой бурный рост численности населения порождает целый ряд социально-экономических и экологических проблем, одна из которых — обеспеченность продовольственными ресурсами. Эта проблема усугубляется рядом других факторов, в частности, региональным расслоением мира (между индустриально развитыми и развивающимися странами), урбанизацией человеческих популяций (за два столетия — с 1800 по 2000 г. доля городских жителей, по разным оценкам, увеличилась с 2–4 до 45–47 %), а также социальным неравенством.

По оценке ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН), сегодня хронически недоедает около 800 млн человек, ежегодно умирают от голода более 20 млн человек. И это при том, что сейчас во всем мире производится больше продовольствия на душу населения, чем когда бы то ни было за всю историю человечества.

Экстенсивный путь развития производства продовольствия, который связан с расширением материальной базы, бесперспективен, поскольку его возможности практически уже исчерпаны. Поэтому основной упор необходимо делать на интенсификацию сельского хозяйства.

Интенсификация сельского хозяйства предусматривает:

- комплексную механизацию производства, рациональную химизацию, мелиорацию, развитие производственной и социальной инфраструктуры;
- совершенствование методов хозяйствования, предполагающее развитие фермерства, создание агрокомплексов, внедрение экологического земледелия — системы производства, которая представляет собой интегрированную сеть производственного менеджмента и основывается на создании и развитии здоровых агроэкосис-



тем, учитывает биоразнообразие, биологические циклы, почвенную биологическую активность;

- рациональное использование удобрений, витаминов и кормовых добавок; разработку биологических методов борьбы с вредителями сельского хозяйства;
- освоение новых сортов растений и пород животных, замену малоурожайных высокоурожайными сортовыми посевами; последовательную специализацию как по зонам, так и внутри хозяйств.

Работа над созданием перспективных сортов растений и пород животных — приоритетное направление интенсификации сельского хозяйства. Именно этим и занимается **селекция** (от латинского *selectio* — выбор, отбор) — наука, разрабатывающая методы создания новых сортов и гибридов сельскохозяйственных растений и пород животных. Кроме того, селекцией называют также и отрасль сельскохозяйственного производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, пород животных.

## **1.2. Селекция как наука, искусство и отрасль сельскохозяйственного производства**

Основоположником современного учения о биологических основах селекции растений был Николай Иванович Вавилов, академик АН СССР (1929 г.), АН УССР (1929 г.), первый президент ВАСХНИЛ (1929–1935 гг.). Академик Н.И. Вавилов писал: «Селекцию можно рассматривать как науку, как искусство и как определенную отрасль сельскохозяйственного производства».

Селекция как *отрасль сельскохозяйственного производства* решает важнейшую задачу интенсификации сельского хозяйства.

Истоки *селекции как искусства* уходят в глубокую древность, когда зарождалось земледелие, осуществлялся переход к оседлому образу жизни, в культуру вводились растения, происходило одомашнивание животных. Созданное селекционерами невероятное разнообразие оригинальных сортов растений и новых пород животных свидетельствует о селекции как настоящем искусстве. В своем труде «Изменчивость домашних животных и культурных растений» Ч. Дарвин показал результаты селекционной работы как искусства создания новых форм.

Селекционер — не просто ученый, это творческая личность, создатель новых, не существующих в природе сортов растений и пород животных.

По определению Н.И. Вавилова, селекция как наука характеризуется высокой комплексностью: она заимствует из других наук методы

и законы о растениях и животных, трансформирует их, дифференцирует в соответствии с конечной задачей выведения сорта, разрабатывает свои методы и устанавливает закономерности, ведущие к созданию нового сорта (или породы).

На ранних этапах селекции отбор лучших форм из имеющихся был ее единственным методом. Современная селекция не только разработала разные методы отбора, основываясь на достижениях генетики, но использует также методы искусственного создания исходного материала, опираясь на гибридизацию, мутагенез и биотехнологию.

Согласно учениям Н.И. Вавилова, *селекция растений как наука* складывается из следующих основных разделов:

- 1) учение об исходном сортовом, видовом и родовом потенциале (ботанико-географические основы селекции);
- 2) учение о наследственной изменчивости (закономерности изменчивости, учение о мутациях);
- 3) учение о роли среды в выявлении сортовых признаков (сорт и среда, влияние отдельных факторов среды, учение о стадиях развития растений применительно к селекции);
- 4) теория гибридизации как в пределах близких форм, так и отдаленных видов;
- 5) теория селекционного процесса (самоопылители, перекрестноопылители, вегетативно и апогамно размножаемые растения);
- 6) учение об основных направлениях в селекционной работе, таких, как селекция на иммунитет к заболеваниям, на физиологические свойства (холодостойкость, засухоустойчивость, фотопериодизм), селекция на технические качества, химический состав;
- 7) частная селекция — учение о селекции отдельных видов растений.

По аналогии, *селекция животных как наука* может состоять из следующих основных разделов:

- 1) учение об исходном породном, видовом и родовом потенциале;
- 2) учение о наследственной изменчивости;
- 3) учение о роли среды в выявлении признаков породы;
- 4) теория отбора и подбора родительских форм для скрещивания;
- 5) учение об онтогенезе и направленном выращивании животных (факторы, влияющие на рост и развитие животных, управление индивидуальным развитием животных в эмбриональный и постэмбриональный периоды);
- 6) учение об основных направлениях селекционной работы (селекция на молочность, мясность, шерстность, яйценоскость, шелконосность и т.п.);
- 7) частная селекция животных.

Связь селекции с другими науками отражена в табл. 1.1.



## Связь селекции с другими науками

Селекция растений	Селекция животных
1. Семеноводство — специальная отрасль сельскохозяйственного производства, обеспечивающая производителей высококачественными семенами всех возделываемых культур	1. Зоотехния — наука о производстве продуктов животноводства путем разведения, выращивания и рационального использования домашних животных
2. Генетика	2. Генетика
3. Ботаника	3. Зоология
4. Биохимия	4. Биохимия
5. Физиология растений	5. Физиология животных
6. Растениеводство	6. Ветеринария
7. Фитопатология	7. Паразитология
8. Энтомология	8. Энтомология
9. Цитология	9. Цитология
10. Экология	10. Экология
11. Эмбриология и гистология растений	11. Эндокринология
12. Эволюционное учение	12. Эмбриология и гистология животных
13. Биотехнология и др. науки	13. Эволюционное учение
	14. Биотехнология и др. науки

Тесно связаны между собой селекция и генетика, поскольку генетика — это теоретический фундамент селекции. В основе селекционной работы лежат закономерности наследственности и изменчивости организмов, установленные генетикой. Все реальные успехи селекции связаны с использованием классических методов генетики и положений эволюционного учения, достижений современной молекулярной и биохимической генетики, созданием методов генной и хромосомной инженерии, культуры клеток и тканей, клеточной инженерии, пересадки ядер и трансплантации эмбрионов.

Развитие генетики привело к разработке принципиально новых методов создания исходного материала и приемов управления наследственностью в селекции растений. К ним относятся:

- методы создания гетерозисных гибридов;
- использование ЦМС (цитоплазматической мужской стерильности);
- искусственное получение мутаций под влиянием радиации и химических веществ;
- экспериментальное получение полиплоидов;

- различные методы замещения хромосом;
- трансгенез и др.

Таким образом, генетика и селекция развиваются в тесной взаимосвязи как дополняющие друг друга науки.

### 1.3. Понятие формообразовательного процесса

Известный генетик, биолог Н.И. Вавилов определил селекцию как «экспериментальную эволюцию, направляемую человеком». Подобно тому, как в природе в процессе эволюции путем естественного отбора создаются новые виды организмов, так и человек, применяя искусственный отбор, выводит новые сорта сельскохозяйственных растений и новые породы домашних животных. Основным содержанием селекционной работы является формообразовательный процесс.

Возникновение в популяциях в результате мутаций и гибридизации разнообразных форм растений и животных, на основе которых человек создает с помощью искусственного отбора новые сорта и породы, называется *формообразовательным процессом*.

В результате селекции можно не только повысить *урожайность* сельскохозяйственных растений, но также изменить и другие их признаки и свойства. Например:

- 1) решить проблему повышения их устойчивости к болезням и вредителям (создание панцирных сортов подсолнечника, не подверженных действию подсолнечной моли; сортов картофеля, который не боится колорадского жука и корневой гнили и т.д.);
- 2) изменить потребительские свойства и вкусовые качества растений (американский селекционер Л. Бербанк вывел сорт бескосточковой сливы, японский генетик Х. Кихара — бессеменной арбуз);
- 3) изменить биохимические, физиологические и морфологические признаки и свойства растений (селекционер В.С. Пустовойт повысил уровень масличности семян подсолнечника с 33% (биологический барьер) до 52–60%; в 1950-х гг. была выведена односторонняя, т.е. раздельноплодная свекла; П.П. Лукьяненко вывел высокоурожайные сорта озимой пшеницы, в т.ч. Безостю-1, отличающиеся высокой экологической пластичностью и т.д.).

### 1.4. Продолжительность селекционного процесса и пути его ускорения

Выведение новых сортов растений занимает в среднем от 12 до 18 лет работы, а создание новых пород животных — еще больше. А это означает, что селекционер должен предвидеть потребности сельского хозяйства, и если ошибиться в прогнозах, то многолетний труд может быть потрачен напрасно, и на исправление ошибки уйдут долгие годы.



На необходимость ускорения темпов селекционного процесса указывал Н.И. Вавилов еще в 1934 г. Он предложил ряд конкретных мероприятий по обеспечению работы с гибридами в зимний период для получения двух-трех поколений в год. В настоящее время для ускорения селекционного процесса у растений используют следующие методы:

- 1) применение фитотронов, позволяющих получать несколько генераций растений в год (ВСГИ, ВНИИ масличных культур (г. Краснодар, Россия), Мироновский НИИ, УкрНИИ растениеводства);
- 2) лабораторные методы оценки селекционного материала (зимостойкости, засухоустойчивости, комбинационной способности на гетерозис и т.п.);
- 3) генно-инженерные методы получения исходного материала для селекции.

В селекции животных для ускорения селекционного процесса используют, в основном, достижения генетики и биотехнологии:

- 1) совершенствование методов отбора (использование коррелятивной изменчивости, учет коэффициента наследуемости признака, изучение биохимического полиморфизма, в частности по группам крови; оценка и отбор по происхождению; по сибсам и полусибсам и др.);
- 2) генно-инженерные методы интенсификации животноводства (использование гормона роста, получение трансгенных животных и т.д.);
- 3) трансплантация эмбрионов и использование клеточной инженерии (получение одноплодных близнецов путем деления бластомеров двух- или четырехклеточных эмбрионов; клонирование животных путем пересадки ядер эмбриональных соматических клеток в энуклеированные яйцеклетки; оплодотворение и культивирование эмбрионов *in vitro* и др.).

## **1.5. История формирования селекции как науки**

Н.И. Вавилов писал: «Культура поля, культура растений шли параллельно общей человеческой культуре». Другими словами, закономерность развития селекции такова, что последовательное улучшение условий возделывания растений, совершенствование материальной базы общества сопровождалось созданием сортов, способных полнее их использовать. Аналогично происходило и развитие научной селекции животных.

В истории развития селекции можно выделить четыре этапа:

*1. Примитивная селекция древних народов.* Первобытный человек выбирал лучшие из встречающихся растений, но не заботился об их сохранении, а непосредственно употреблял в пищу. На животных охотились, в пищу употребляли их мясо, а для других целей также использовали шкуры, кости, рога. С переходом к оседлому образу жизни закон-

чился период собирательства, зародилось земледелие и началось приручение животных.

Начав возделывать растения, люди стали отбирать, сохранять и размножать лучшие из них. Так возникла простейшая селекция растений. Многие культурные растения, судя по археологическим раскопкам, возделывались еще в каменном веке, т.е. около 10 тысяч лет назад.

Селекционеры древности создали прекрасные сорта плодовых растений, винограда, бахчевых культур, цветов. Дошедшие до нас сведения указывают на то, что еще в те далекие времена людям известны были некоторые селекционные приемы. В трудах ученых Китая, Древней Греции и Рима за 2 тысячи лет до н.э. даются указания, как надо проводить селекцию, а искусственное опыление финиковой пальмы применялось еще в Древнем Египте.

Самой древней была загонная форма животноводства, когда пойманных животных помещали в загоны, чтобы иметь запас живого мяса. Позднее появились пастушеские племена, которые разводили животных. Высокого уровня у древних народов достигло коневодство. Именно в его основе лежат первые практические приемы животноводства. Однако пород как таковых в то время не существовало, хотя дифференциация внутри видов домашних животных уже была. Также была известна и гибридизация у животных, от скрещивания осла с кобылой получали мулов.

*2. Народная селекция* охватывает многовековой период феодально-крепостного строя. В области селекции растений были достигнуты большие успехи во многих странах. Их связывают с совершенствованием приемов искусственного отбора, развитием земледелия и ростом общей человеческой культуры.

Селекцией занимались, в основном, крестьяне, и ими были выведены многие хорошие сорта различных культур. Поскольку они создавались в той или иной местности на протяжении длительного времени, то получили название местных сортов. Их формирование шло на основе совместного действия искусственного и естественного отбора. Поэтому такие сорта, как правило, были хорошо приспособлены к неблагоприятным факторам среды. Например, засухоустойчивые сорта мягкой яровой пшеницы (Полтавка, Русак), зимостойкие и морозостойкие сорта озимой пшеницы (Крымка, Белоколоска, Сандомирка) входят в золотой фонд селекции, это доноры генов засухо- и морозостойкости.

Крестьянами также были выведены сорта подсолнечника (Зеленка, Фуксинка), высокорослые кряжи льна-долгунца (Смоленский, Псковский), сорта клевера (Пермский), яблони (Антоновка, Грушовка) и другие виды, хорошо приспособленные к условиям произрастания в определенной местности.



Лучшие сорта хлопчатника берут свое начало от форм, происхождение которых связано с культурой майя. В Перу выращивают кукурузу с очень крупным зерном, созданную много веков назад.

В настоящее время 1/3 площадей посевов пшеницы занимают сорта, полученные на основе местных сортов. В Канаде свыше 90 сортов пшеницы создано на основе российских сортов народной селекции. Известные американские сорта яровой пшеницы — Маркиз, Гарнет и многие другие — также выведены с использованием российских местных сортов.

В селекции животных породообразование шло очень медленно и локально. Из всех отраслей животноводства предпочтение отдается коневодству. Арабы создали прекрасную арабскую породу лошадей. Именно древние арабские селекционеры выработали определенные приемы племенного коневодства — отбор и подбор лошадей не только по экстерьеру, но и по происхождению. В Риме была выведена римская порода лошадей, в средневековье на западе Европы — тяжелая рыцарская. Здесь создавались конные заводы как центры племенного коневодства.

В Киевской Руси в X—XII вв. были выведены два типа лошадей — легкие и тяжелые для формирования конницы. Имелись частные конные заводы у богатых бояр, была даже введена должность конюшенного — специалиста по коневодству.

В результате длительной народной селекции были получены каракульская и романовская породы овец, серый украинский скот, ярославская и холмогорская молочные породы крупного рогатого скота и другие.

В дальнейшем многие местные породы были использованы для выведения селекционных пород.

*3. Промышленная селекция* связана с возникновением и развитием капитализма. Социально-экономическими предпосылками ее возникновения были развитие промышленности, рост населения городов, расширение торговли, увеличение спроса на продукты питания и сырье. Научные предпосылки появились благодаря бурному развитию биологических наук в XVIII—XIX вв.

В селекции растений этот этап связан с созданием промышленных семенных фирм и крупных селекционно-семеноводческих предприятий. В 1774 г. под Парижем возникла первая селекционная фирма «Вильморен», сотрудники которой стали оценивать растения по потомству. В результате в работе с сахарной свеклой были выведены сорта, корнеплоды которых имели в 3 раза большее содержание сахара.

За одно столетие — с XVII по XVIII вв. — было создано более 100 пород животных — крупного рогатого скота, овец, лошадей, свиней, птиц. Развитию породообразования способствовала быстрая изменчивость

домашних животных (резерв наследственной изменчивости), а также улучшение условий кормления и содержания.

В Англии были выведены шортгорнская и герефордская породы кур, крупная белая порода свиней, лейстерская порода овец, английская скаковая порода лошадей. В России — орловские рысаки, бестужевская, холмогорская, ярославская породы кур, тонкорунные породы овец. В Средней Азии — каракульская порода овец.

В целом, в животноводстве начинается интенсивное развитие племенного дела. Первая племенная книга лошадей была издана в Англии в 1773 г., а затем — в других странах. Вводятся специальные методы селекции: бонитировка сельскохозяйственных животных (комплексная оценка их по происхождению, экстерьеру, продуктивности, воспроизводительной способности и качеству потомства), оценка производителей по потомству, складываются методы отбора и подбора животных, повышаются их продуктивные и племенные качества.

**4. Научная селекция** непосредственно связана с зарождением и успехами двух биологических наук:

- 1) эволюционного учения Ч. Дарвина, который обобщил предшествующую практику растениеводов и животноводов и подытожил результаты селекции как искусства;
- 2) генетики, послужившей теоретической базой селекции.

Именно генетика объяснила причины определенной и неопределенной изменчивости, ввела понятия качественных и количественных признаков, показала особенности их наследования, разработала теорию гибридизации, методы отбора и т.д.

На научном этапе селекции значительно ускорились темпы сорто- и породообразования. Эти работы ведутся на специализированных селекционных станциях и в центрах, а также в государственных племенных рассадниках.

## **1.6. Развитие селекции в Украине и за рубежом**

Современный селекционный процесс идет непрерывно, методы его постоянно совершенствуются. Это обусловлено возрастающими требованиями производства к новым сортам и породам — их продуктивности и качеству продукции, способности противостоять болезням и вредителям, а также продвижением культур и отраслей животноводства в новые районы, изменением технологии выращивания. Селекционные работы в России и Украине начались в 80-е гг. XIX в. В этот период начали завозить семена важнейших сельскохозяйственных культур — зерновых, масличных, сахарной свеклы и других. В конце XIX — начале XX в. были созданы первые учреждения, которые занимались селекцией растений.



В 1884 г. основано Полтавское опытное поле, где А.Е. Зайкевич начал изучать состав отечественных видов пшеницы и люцерны. Затем были открыты опытные станции по изучению сахарной свеклы в Винницкой и Черкасской губерниях. В 1896 г. выдающийся селекционер П.А. Костычев основал знаменитую Шатиловскую опытную станцию в Орловской губернии, благодаря которой были селекционированы озимая рожь, гречиха и клевер.

В 1899 г. при Министерстве земледелия появилось Бюро по прикладной ботанике, где под руководством профессора Р.Э. Регеля проводились работы по изучению и сбору образцов культурных растений. С 1908 г. Бюро выпускает журнал «Труды по прикладной ботанике». В 1924 г. на его основе был организован Институт прикладной ботаники, преобразованный в 1930 г. во Всесоюзный НИИ растениеводства — ВИР (ныне — им. Н.И. Вавилова), ставший в дальнейшем мировым центром по сбору и изучению растительных форм.

В 1903 г. при Московском сельскохозяйственном институте (ныне Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева) профессор Д.Л. Рудзинский создал первую в России селекционную станцию, где были выведены первые селекционные сорта пшеницы, гороха, овса и льна. Здесь же Д.Л. Рудзинский прочел курс лекций по селекции и семеноводству. С того времени эти дисциплины стали преподавать в высших учебных заведениях России.

В 1909 г. была открыта Харьковская сельскохозяйственная опытная станция (ныне Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева), а в течение 1910–1914 гг. — Саратовская, Безенчукская, Краснокутская, Одесская, Мироновская, Верхняцкая и Ивановская опытные станции с отделами генетики. В 1911 г. в Харькове прошел первый съезд селекционеров и семеноводов России, где были отмечены определенные успехи селекционно-семеноводческой работы.

В советской России с 1921 г. после издания декрета Совнаркома «О семеноводстве» в стране активизировались работы в области селекции важнейших сельскохозяйственных культур. Большую роль в развитии селекции растений сыграл открытый Н.И. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, а также обоснованная им теория центров происхождения культурных растений и эколого-географические принципы селекции. Учение Н.И. Вавилова об исходном материале и иммунитете растений стали широко использовать в селекционной практике.

С 1931 г. в основных природных зонах СССР было создано 10 крупнейших селекционных центров со 165-ю селекционными станциями. Их работа была тесно связана с научно-исследовательскими учреждениями, такими, как ВИР (Ленинград), ВНИИ масличных культур им. В.С. Пустовойта (Краснодар), Краснодарский НИИ сельского хозяй-

ства им. П.П. Лукьяненко, НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (Саратов), Селекционно-генетический институт (Одесса), Мироновский НИИ селекции и семеноводства пшеницы им. В.Н. Ремесло, УкрНИИРСиГ им. В.Я. Юрьева (Харьков) и другими институтами.

Работу всех селекционных станций координируют селекционные центры, в которых объединены научные силы генетиков, биохимиков, фитопатологов и других специалистов. Эти центры работают по специально разработанным программам и подчиняются президиуму ВАСХНИЛ (сегодня в Украине — УААН).

Многое сделали селекционеры в середине XX в. Так, в 1959 г. был районирован сорт озимой пшеницы интенсивного типа Безостая-1, выведенный П.П. Лукьяненко с сотрудниками Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства. По результатам международного сортоиспытания 1969—1970 гг. Безостая-1 была признана лучшим сортом озимой пшеницы для всех районов производства культуры. А новые перспективные сорта Аврора и Кавказ, полученные П.П. Лукьяненко, были еще более продуктивными. Академик Н.В. Цицин первым в мире получил пшенично-пырейные, пшенично-элимусные гибриды, многолетнюю и зернокормовую пшеницы. Созданные В.С. Пустовойтом и его сотрудниками сорта подсолнечника не только содержат в семенах 51—56% масла, но и устойчивы к подсолнечниковой моли, комплексу заразах и ложной мучнистой росе. Эти сорта — своеобразная селекционная классика.

В 1965 г. было создано Всесоюзное общество генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (ВОГиС), которое объединило ученых и практиков, работающих в области генетики и селекции. Эта организация поставила своей целью активное участие в развитии всех отраслей генетики и селекции, повышение квалификации членов общества и реализацию их исследований, популяризацию новейших теоретических и практических достижений в области генетики и селекции, содействие преподаванию генетики и селекции в средней и высшей школе.

В США селекционная работа сосредоточена в государственных университетах, на экспериментальных опытных станциях, которые организованы в каждом штате, в сельскохозяйственных колледжах и семеноводческих компаниях. Основная цель селекционных учреждений — получить сорта с высокой экологической пластичностью и урожайностью.

Зарубежные селекционные центры работают по единым селекционным программам. В Мексике создан Международный селекционный центр по улучшению качеств кукурузы и пшеницы. На Филиппинах действует Международный селекционный центр по рису. США принадлежит ведущая роль в селекции кукурузы, особенно гибридной, пшеницы, гибридного сорго, люцерны. Этим занимаются крупнейшие се-



лекционные учреждения — «Декалб» и «Пионер». Первое — владеет семеноводческими центрами и предприятиями в Аргентине, Бразилии, Канаде, Мексике, Италии, а второе — рассылает семена более чем в 100 стран мира.

В Нидерландах создан крупнейший центр по селекции и семеноводству картофеля. Полученные сорта экспортируются в 50 стран мира. Существуют также крупные селекционные центры в Швеции, Болгарии, Германии, Польше, Чехии, Словакии, Венгрии и других странах.

Параллельно с селекцией растений развивалась и селекция животных. Как наука она зародилась в России в XVIII в. Важную роль в развитии селекции животных сыграли работы профессора М.И. Ливанова по вопросам разведения и улучшения молочного скота и тонкорунного овцеводства. Ученый впервые рассмотрел вопросы о значении родственного спаривания, об оценке производителей по потомству, влиянии среды на качество породы.

В 1836 г. один из основоположников ветеринарной науки В.И. Всеволодов подготовил «Курс скотоводства» в двух книгах, который пользовался мировой славой. В XIX–XX вв. А.А. Малигонов, П.Н. Кулешов, М.Ф. Иванов, Е.Ф. Лискун изучают вопросы происхождения и одомашнивания животных, их роста и развития, отбора и подбора родительских пар для скрещивания, родственного спаривания, разведения по линиям, методы создания новых пород.

В 1919 г. был основан Московский зоотехнический институт, где готовили кадры для работы в области селекции домашних животных. Революция и войны негативно сказывались на племенном деле, поскольку сокращалось поголовье животных, утрачивались ценные производители. В 1928 г. состоялся I Всероссийский съезд по племенному делу, а с 1934 г. в стране создается крупная общественная отрасль — животноводство и осуществляется государственное планирование его развития. В животноводстве велась селекция на продуктивность и качество продукции (жирномолочность, белковость и аминокислотный состав молока, длину и тонины шерсти, в птицеводстве — на крупность яиц), плодовитость (особенно в овцеводстве и свиноводстве), окраску шкур, приспособленность к местным условиям и др. В развитие генетических основ селекции животных большой вклад внесли ученые М.Ф. Иванов, П.Н. Кулешов, А.С. Серебровский.

Впервые селекционные питомники и племенное животноводство были созданы и в Великобритании в конце XVIII — начале XIX в. Р. Бекуэлл вывел Лейстерскую породу овец с высокими мясными и шерстными качествами, братья Ч. и Р. Коллинги — Шортгорнскую породу крупного рогатого скота. Племенных животных Великобритания поставляла во многие страны мира.

История развития селекции в XX в. тесно связана с генетикой. Решающую роль в возникновении научной селекции сыграло становление и развитие общей генетики, а затем генетики растений, животных и радиационной. Первые теоретические обоснования методов селекции приведены в трудах датского генетика В. Иогансена (1903 г.), шведского селекционера и генетика Г. Нильсона-Эле (1908, 1911–1912 гг.). Важную роль сыграли также работы по химическому и радиационному мутагенезу М.Н. Мейселя (1928 г.), В.В. Сахарова (1933 г.), И.А. Рапопорта (1943 г.), Ш. Ауэрбаха (1944 г.), эволюционной генетике — С.С. Четверикова (1926 г.), С. Райта, Дж. Холдейна (1920–1930-е гг.).

Опираясь на генетику как свою теоретическую базу, применяя новые селекционные методы, современная селекция фактически стала наукой об управлении наследственностью организмов.

### **Вопросы для повторения**

1. Почему Н.И. Вавилов считал, что селекцию можно рассматривать как науку, искусство и определенную отрасль сельскохозяйственного производства?
2. Из каких разделов состоит селекция растений как наука?
3. Из каких разделов состоит селекция животных как наука?
4. Расскажите о связи селекции с другими науками.
5. Докажите, что генетика является теоретической базой селекции.
6. Что называют формообразовательным процессом?
7. Какие признаки и свойства сельскохозяйственных растений можно изменить в процессе селекции?
8. Укажите возможные пути ускорения селекционного процесса при селекции растений и животных.
9. Чем отличаются примитивная селекция древних народов от народной селекции?
10. Чем народная селекция отличается от научной?



## Глава 2

# ПРИЗНАКИ В СЕЛЕКЦИИ. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЫ

### 2.1. Понятие признака. Качественные и количественные признаки в селекции

Понятие признака в селекции с точки зрения характера их наследования совпадает с понятием признака, принятым в генетике. Генетик постоянно имеет дело с признаками и определяющими их генами. Передача генов из поколения в поколение прослеживается по проявлению того или иного признака, его доминантного или рецессивного состояния. Закономерности расщепления отражают способность гена к стабильному самовоспроизведению, а закономерное проявление доминантного или рецессивного признака отражает другую характеристику гена — его способность фенотипически проявляться. Эти два свойства гена неотделимы друг от друга.

Важный принцип гибридологического анализа, введенный австрийским естествоиспытателем Грегером Иоганном Менделем, — исследование дискретных признаков, различия по которым наследуются альтернативно. Таким образом, понятие «признак» в менделевских экспериментах — это специальный термин. Он конкретизируется на основании гибридологического анализа и выступает в форме элементарной составляющей фенотипа. Есть элементарные, дискретные, единицы генотипа — гены и элементарные единицы фенотипа, *элементарные признаки*, или *фены*.

В опытах Менделя в качестве элементарных признаков выступали: форма горошин, которая могла быть круглой или с неровностями, окраска цветков — пурпурная или белая, длина растения (высокое или низкое) и т. д. Альтернативные выражения каждого элементарного признака детерминировались различными аллелями одного гена. Один аллель определяет развитие доминантного, другой — рецессивного состояния признака.

Практически любой признак может использоваться в гибридологическом анализе в качестве элементарного признака: форма, окраска органов или целых организмов, наличие или отсутствие органов. Иными словами, вся морфология организма может быть представлена как система элементарных признаков.

Поведение животных или человека тоже можно разложить на элементарные признаки. Например, известны так называемые вальсирую-

шие мышцы. Выявлено огромное количество особенностей обмена веществ, которые также представляют собой элементарные признаки. Даже строение отдельных белковых молекул представляет собой выражение элементарных признаков. Хорошо изученным примером этого рода служат так называемые гемоглобинопатии человека — «болезни гемоглобина». Известно несколько десятков примеров аномальных гемоглобинов, отличающихся от нормального гемоглобина всего одной аминокислотой в молекуле.

Таким образом, *признак* — это условное обозначение единицы морфологической, физиологической или биохимической дискретности организма; определенное качество организма, по которому можно отличить один организм от другого.

Все признаки организмов генетики делят на качественные и количественные.

*Качественные* — это альтернативные олигогенные признаки, контролируемые одним или несколькими генами. Различия по качественным признакам устанавливаются непосредственно путем наблюдения или сравнения, без измерения или взвешивания. Качественные признаки обладают прерывистой изменчивостью, описываемой по принципу «есть-нет».

*Количественные* — это мерные полигенные признаки. Они генетически контролируются суммарным действием большого числа генов. Отличаются цифровым выражением: различия устанавливаются путем измерения, взвешивания, подсчета и т.п. Вследствие полигенного контроля и большой модификационной изменчивости под влиянием условий внешней среды количественные признаки обладают непрерывной изменчивостью. Они могут быть описаны по принципу «больше-меньше».

Один и тот же ген может быть, по крайней мере, в двух разных состояниях — нормальном и мутантном, что и обуславливает альтернативное состояние признака. При этом понятия «норма» и «мутант» относительны. Например, желтая или зеленая окраска семян — что является нормой, а что мутацией? *Нормальным геном*, или *геном дикого типа*, называют наиболее широко представленный в данной популяции ген. Так что в одном случае может быть нормальной желтая окраска, а в другом — зеленая.

Разные состояния одного и того же гена называются *аллелями*. Аллельные гены расположены в одном и том же локусе гомологичных хромосом и отвечают за формирование одного и того же признака. Каждый организм (за исключением прокариот и вирусов) имеет парные хромосомы, независимо от их числа в генотипе: аскарида — 1 пару, человек — 23, горох — 7, карась — 50, корова — 30, куры — 39 пар и т.д.



Парные хромосомы называют *гомологичными*, они сходны по строению, конъюгируют в мейозе и содержат аллельные гены. Следовательно, у каждого организма любой ген представлен двумя аллелями — если они одинаковы, то организм является гомозиготным по данному локусу, если они разные, то организм гетерозиготен. Два разных аллеля у гетерозигот при взаимодействии друг с другом могут по-разному влиять на проявление признака.

## 2.2. Типы взаимодействия генов

Существует взаимодействие аллельных генов, т. е. генов, которые расположены в одинаковых локусах гомологичных хромосом.

Различают следующие типы взаимодействия аллельных генов:

- 1) полное доминирование;
- 2) неполное доминирование;
- 3) кодоминирование;
- 4) сверхдоминирование;
- 5) аддитивное, или суммирующее;
- 6) аллельное исключение.

При *полном доминировании* гетерозигота по какому-либо признаку организма не отличается от гомозиготы по доминантному аллелю. То есть проявляется признак одного из родителей. При *неполном доминировании* выражение признака у гибрида промежуточное с большим или меньшим уклоном к доминантному или рецессивному состоянию. Известны случаи отсутствия доминантно-рецессивных отношений, или точнее, случаи кодоминирования. При *кодоминировании* наблюдается участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготы. Классический пример кодоминирования — взаимодействие аллелей групп крови АВО.

При *сверхдоминировании* наблюдается более сильное проявление признака у гетерозигот, чем у любой из гомозигот, это результат повышения жизнеспособности.

*Аддитивное, или суммирующее*, действие аллельных генов — это кумулятивное действие всех локусов, контролирующих доминирование данного количественного признака. Это тип взаимодействия генов, при котором степень развития количественного признака определяется влиянием нескольких генов, действующих сходным образом.

*Аллельное исключение* наблюдается в том случае, когда происходит экспрессия в лимфоците только одного аллеля, кодирующего иммуноглобулин, что приводит к образованию только одного типа иммуноглобулина.

Но взаимодействовать могут и неаллельные гены. Далеко не всегда качественные признаки являются моногенными, т.е. зависят от одного гена. Например, форма гребня у кур, окраска оперения, масть лошадей определяются двумя или более генами. Это разные, неаллельные гены, они взаимодействуют друг с другом.

Развитие признака под взаимным влиянием двух или нескольких неаллельных генов называют *неаллельным взаимодействием генов*. Оно может выражаться в форме комплементарного, эпистатического, полимерного и модифицирующего взаимодействия генов.

При *комплементарном взаимодействии генов* наблюдается взаимное действие двух или большего числа самостоятельно менделирующих генов на проявление одного признака. При этом каждый из комплементарных генов в отдельности не обладает способностью вызывать развитие данного признака, а лишь в сочетании в одном генотипе.

*Эпистатическое взаимодействие генов*, или *эпистаз*, — это подавление аллелем одного гена действия другого гена, неаллельного первому. Существует доминантный и рецессивный эпистаз. При *доминантном эпистазе* доминантный ген подавляет действие другого гена, ему неаллельного. При *рецессивном эпистазе* рецессивный ген подавляет действие другого неаллельного ему гена.

*Модифицирующее взаимодействие генов* заключается в усилении или ослаблении действия главных генов действием других неаллельных им генов, которые называют *генами-модификаторами*. При этом гены-модификаторы, усиливающие эффект основного гена, называются *интенсификаторами*, а ослабляющие его — *супрессорами* (ингибиторами), или подавителями. Причем один и тот же ген может быть главным в отношении контроля развития одного признака и модификатором в отношении развития другого признака.

*Полимерное взаимодействие генов* — это аддитивное действие ряда неаллельных генов на развитие одного и того же признака. Соответствующие гены называются полимерными, или множественными. Полимерно детерминируется большинство хозяйственно-ценных количественных признаков.

Все типы взаимодействия генов необходимо учитывать в селекционной практике.

### **2.3. Полигенное наследование и закономерности наследования полигенных признаков**

Многим наследственным признакам нельзя дать достаточно точного качественного описания. Между особями наблюдаются постепенные



малозаметные переходы, а при расщеплении нет ясно разграниченных фенотипических классов. Такие признаки изучают путем измерений или подсчетов, позволяющих дать признаку цифровую характеристику. Например, вес и размеры тела, плодовитость, урожайность, продуктивность, скороспелость, содержание белков и жиров и т.п. Это и есть количественные признаки.

И хотя четкой границы между качественными и количественными признаками нет (некоторые количественные признаки можно описать как качественные: высокий — карликовый, скороспелый — позднеспелый, а качественные можно выразить количественно, например, различия в окраске — количеством пигмента), можно выделить три важные особенности количественных признаков:

- 1) непрерывное варьирование;
- 2) зависимость от большого числа взаимодействующих генов;
- 3) зависимость от внешней среды, т.е. сильная подверженность влиянию модификационной изменчивости, результат которой непрерывен, что еще больше смазывает фенотипические различия между генотипическими классами.

Основная масса признаков, с которыми приходится иметь дело селекционеру, — количественные.

Долгое время дискутировался вопрос, наследуются ли такие признаки дискретно, т.е. по типу менделеевских законов? Оказалось, что да. Это показали классические работы шведского генетика Нильсона-Эле (1909 г.) по изучению окраски семян пшеницы:

- 1)  $P$  — белые  $\times$  красные  $\rightarrow F_1$  — промежуточный фенотип  $\rightarrow F_2$  — 3 : 1 белые;
- 2)  $P$  — белые  $\times$  красные  $\rightarrow F_1$  — промежуточный фенотип  $\rightarrow F_2$  — 15 : 1 белые;
- 3)  $P$  — белые  $\times$  красные  $\rightarrow F_1$  — промежуточный фенотип  $\rightarrow F_2$  — 63 : 1 белые.

Значит, окраска семян зависит от 3-х пар генов, доминантные аллели которых обуславливают развитие красного пигмента, и их действие суммируется, а рецессивные — отсутствие пигмента. В зависимости от генотипа семена будут светло-красными ( $AAbbss$ ), красными ( $AABBss$ ) или темно-красными ( $AABBCC$ ).

Гены, каждый из которых вносит свой вклад в изменчивость какого-либо признака, называются *полигенами*. В данном примере они действуют *аддитивно*, т.е. их вклад в проявление фенотипа суммируется. Но могут быть и другие типы взаимодействия генов.

Важная особенность полигенного наследования — чем больше генов, влияющих на признак, тем более непрерывной будет изменчивость этого признака. А изменчивость за счет влияния внешних условий делает распределение количественных признаков еще более плавным и непрерывным. В итоге распределение изменчивости количественных признаков близко к нормальному, т.е. генотипов, определяющих промежуточные варианты, больше, чем генотипов, определяющих крайние варианты.

Основные методы генетического анализа количественных признаков — методы статистики. Родительские формы и гибриды характеризуют следующими показателями:

- 1)  $\bar{X}$  — среднее арифметическое;
- 2)  $m_x$  — ошибка среднего;
- 3)  $\sigma$  — среднее квадратичное отклонение;
- 4)  $\sigma^2$  — дисперсия.

Эти показатели можно рассчитать по следующим формулам:

$$\bar{X} = \sum fX_i / n,$$

где  $X_i$  — значение варианта (класса признака),  $f$  — частота встречаемости варианта (класса);  $n$  — количество особей;

$$\sigma^2 = \sum (X - \bar{X})^2 / n - 1;$$

$$m_x = \sigma / n.$$

В процессе многочисленных исследований были выявлены некоторые закономерности наследования полигенных признаков.

1. Гибриды  $F_1$  имеют  $\bar{X}$  — промежуточное, кривая распределения также занимает промежуточное положение.

2. Средние значения признака ( $\bar{X}$ ) у особей  $F_1$  и  $F_2$  близки друг к другу, но  $\sigma_{F_2}^2 \geq \sigma_{F_1}^2$ , т.е. диапазон изменчивости признака у особей  $F_2$  шире;

3. Кривая распределения признака в  $F_2$  ближе к кривой распределения признака у того из родителей, с которым проводили возвратное скрещивание ( $F_1 \times P$ ).

4. В  $F_3$  кривые распределения зависят от того, какой части кривой  $F_2$  соответствуют признаки родительских форм.

5. При различии исходных форм по небольшому числу генов в  $F_3$  среди заложенных линий могут быть линии, константно поддерживающие свои признаки в последующих поколениях и различающиеся между собой так же, как исходные формы. И наоборот, если в  $F_3$  можно



получить такие линии, значит, эти линии различались по небольшому числу генов.

Возникает вопрос, в какой мере индивидуальная изменчивость по данному признаку обусловлена генетической изменчивостью (т.е. генетическими различиями между особями), а в какой — модификационной изменчивостью (т.е. различиями в условиях развития и существования — т.н. паратипическими факторами)?

Долю фенотипической изменчивости, определяемой генетическими различиями между особями, можно оценить с помощью *коэффициента наследуемости признака*:

$$h^2 = \sigma_G^2 / \sigma_P^2 = \sigma_G^2 / \sigma_E^2 + \sigma_G^2,$$

где  $\sigma_G^2$  — дисперсия, зависящая от генотипа;

$\sigma_P^2$  — общая фенотипическая дисперсия;

$\sigma_E^2$  — дисперсия, зависящая от условий развития и существования.

Для вычисления  $h^2$  надо найти  $\sigma_E^2$  — это изменчивость признака в генетически однородной группе, т.е. в инбредной линии, где  $\sigma_E^2 = \sigma_{P_1}^2$ . Тогда в гетерозиготной популяции, выращенной в таких же условиях  $\sigma_G^2 = \sigma_P^2 - \sigma_{P_1}^2$ , отсюда  $h^2 = \sigma_G^2 / \sigma_P^2$ .

Коэффициент наследуемости варьирует для разных признаков и для разных популяций в зависимости от уровня гетерозиготности — чем он выше, тем больше  $h^2$ ; чем меньше  $h^2$ , тем более гомогенная популяция, или тем в большей степени изменчивость признака обусловлена средовой компонентой, и, следовательно, менее эффективен отбор по данному признаку (табл. 2.1).

Коэффициент наследуемости признака можно рассчитать также с помощью *метода массового отбора*. Это форма искусственного отбора, когда для получения следующего поколения используют особей с наилучшими значениями признака:

$$h^2 = C/D,$$

где  $D$  — *селекционный дифференциал*, т.е. разность между средними значениями признака у родителей ( $X_P$ ) и в популяции в целом ( $X_{pop}$ ):

$$D = X_P - X_{pop},$$

а  $C$  — *селекционный сдвиг*, т.е. разность между средним значением признака в потомстве  $F_1$  и средним значением этого признака у родителей:

$$C = X_{F_1} - X_P.$$

**Коэффициенты наследуемости некоторых  
хозяйственно-ценных признаков**

<b>Признак</b>	<b>Коэффициент наследуемости</b>
<b>Молочный и молочно-мясной рогатый скот</b>	
Величина удоя	4–60
Содержание в молоке жира	17–70
Содержание в молоке белка	45–70
<b>Мясной крупный рогатый скот</b>	
Живая масса при рождении	11–53
Живая масса к 12–15 месяцам	36–94
Плодовитость коров	
<b>Куры</b>	
Яйценоскость за первый год	11–47
Масса яиц	33–80
Жизнеспособность	3–15
Живая масса взрослых кур	50–65

#### **2.4. Основные направления селекции растений**

Интенсификация сельскохозяйственного производства предполагает: внедрение научно обоснованных систем земледелия, применение оптимального количества минеральных удобрений, интегрированную защиту от сорняков, вредителей и болезней, механизированную уборку урожая, возможность распространения монокультуры.

Но решающим фактором является создание сортов и гибридов с высоким потенциалом продуктивности, который в условиях производства реализовывался на 70–80 %. При этом необходимо учитывать специализацию и условия природно-экономической зоны, для которой создается тот или иной сорт. В соответствии с этим сорта должны обладать определенными качествами:

а) *засухоустойчивость* — комплексный признак, зависящий от анатомо-морфологических особенностей растений и физико-химических свойств цитоплазмы их клеток. Проблема создания засухоустойчивых сортов стоит остро, так как значительная часть сельскохозяйственных угодий степной зоны Украины периодически страдают от засухи. Для селекции рекомендуется использовать местные сорта, образцы из Индии, исходный материал ВИРа (Россия). Но существуют объектив-



ные трудности, так как засухоустойчивость слабо коррелирует с высокой урожайностью;

б) *зимостойкость* — важное качество озимых культур, так как они более урожайные, чем яровые, и в некоторых хозяйствах занимают до 50 % площадей. Генетически озимость определяется четырьмя локусами —  $Vrn1$  —  $Vrn4$  — в рецессивном состоянии. Если хотя бы один локус доминантен, то проявится яровой фенотип. В данном случае имеет место взаимодействие генов по типу некумулятивной полимерии. Зимостойкость — это комплексный признак, компонентами которого являются:

- морозоустойчивость;
- устойчивость к выпреванию;
- устойчивость к плесени;
- устойчивость к ледяной корке;
- устойчивость к вымоканию.

В качестве исходного материала рекомендуются местные сорта озимой пшеницы, например, Альбидиум-114, Ульяновская, Одесская-3 и Одесская-16, Лютесценс-329 и др. Важная роль при селекции на зимостойкость принадлежит отдаленной гибридизации и полиплоидии;

в) *холодоустойчивость* — данная проблема относится к таким культурам, как кукуруза, гречиха, просо. Выведение холодостойких сортов позволит выращивать их в северных районах страны. Основным направлением является гибридизация. В качестве исходного материала рекомендуется использовать местные сорта и образцы из стран Западной Европы — Германии, Швеции, Нидерландов;

г) *устойчивость к болезням и вредителям* является одной из главных задач, так как из-за этих факторов в мире теряется около 20 % урожая. У разных видов сельскохозяйственных культур наиболее опасными и распространенными являются:

- у пшениц — бурая, стеблевая, желтая ржавчина, корневые гнили, пыльная головня;
- у подсолнечника — желтая ржавчина, ложная мучнистая роса, склеротиния, белая и сырая гнили, заразиха;
- у картофеля — фитофтора, картофельный рак, вирусные заболевания; вредители — нематоды, колорадский жук;
- у кукурузы — пузырчатая головня.

**Генетика устойчивости.** Как правило, устойчивость является доминантным признаком, реже — рецессивным. Встречаются аддитивное действие генов, комплементарность и даже изменение доминирования в зависимости от родительских форм, что связано с разными вариантами взаимодействия ядра и цитоплазмы. На сегодня известно, что устойчивость, как правило, полигенна:

- стеблевая ржавчина — около 30 генов ( $\approx 300$  рас);
- листовая (бурая) ржавчина — около 25 генов ( $\approx 200$  рас);
- желтая ржавчина — около 10 генов ( $\approx 60$  рас);
- мучнистая роса — около 10 генов;
- твердая и карликовая головня — около 10 генов.

Генетическая природа устойчивости растений к насекомым остается малоизученной. Известно, что устойчивость к гессенской мухе определяется восемью генами, а к злаковой тле — одним-двумя генами.

В качестве исходного материала рекомендуется использовать образцы из центров происхождения культурных растений, поскольку в результате сопряженной эволюции паразита и хозяина там могут находиться не только самые агрессивные расы паразита, но и самые устойчивые формы растения-хозяина наряду со среднеустойчивыми и очень восприимчивыми. Другими словами, в этих центрах существует разнообразие генов устойчивости в популяциях растений, и задача селекционера — их найти. Используют также коллекцию ВИРа, образцы из Канады, США, Мексики, Чили, Египта и других стран. В основном, как метод используют гибридизацию и отбор. Сложность заключается в обратной корреляции между устойчивостью и урожайностью.

Важным направлением селекции является выведение сортов и гибридов с широкой экологической пластичностью, т.е. обладающих повышенным гомеостазом. Такие сорта способны при разном сочетании природных условий и при климатических стрессах (засуха, повышенная влажность и т.д.) сохранять стабильно высокий урожай. Примерами могут служить сорта озимой пшеницы Безостая-1, Мироновская-808.

Сорта должны быть также приспособлены к условиям механизированного сельскохозяйственного производства — устойчивость к полеганию, определенная высота прикрепления початков, сжатый тип ветвления куста, одновременное созревание и т.д.

Селекция, улучшающая качество продукции, предполагает определенные биохимический состав, вкусовые качества, транспортабельность, пригодность к механизированной уборке и хранению. Продукция должна удовлетворять требованиям перерабатывающих отраслей. Например, ячмень бывает продовольственный, кормовой, пивоваренный; картофель — продовольственный, технический, кормовой; овощные культуры — столово-салатные, для длительного хранения, засолки, квашения, консервирования, сушки, замораживания, приготовления пюре, соков и т.д.

Обычно качество продукции отрицательно коррелирует с урожайностью растений.



## 2.5. Основные направления селекции животных

Сельскохозяйственных животных разводят, главным образом, с целью получения продуктов питания и сырья для перерабатывающей промышленности. Основное направление селекции животных — повышение их продуктивности, т.е. получение возможно большего количества продукции высокого качества.

Каждый вид продуктивности является сложным количественным признаком, физиологически обусловленным жизнедеятельностью организма в целом, всех его органов и тканей. Продуктивность зависит от взаимодействия двух групп факторов:

- 1) наследственных породных и индивидуальных особенностей животных;
- 2) условий существования и эксплуатации животных.

Основными видами животноводческой продукции являются молоко, мясо, шерсть, кожа, смушки, пушнина, яйца. В связи с этим существуют различные направления селекции животных.

**Молочная продуктивность.** Коэффициент наследуемости данного признака  $h^2$  в среднем составляет 0,3.

Молоко — биологическая жидкость, содержащая более 200 компонентов: 20 аминокислот, 147 жирных кислот, 30 макро- и микроэлементов, 23 витамина, ферменты и др. Химический состав колеблется в зависимости от вида, породы и условий среды.

Образование молока — это сложный секреторный процесс, рефлекторно регулируемый нервной системой и гормонами. Для образования 1 литра молока необходимо, чтобы через вымя прошло 400–500 литров крови. У коровы со средней молочной продуктивностью через вымя проходит 5–6 т крови в сутки.

Молоко вырабатывается не всегда. Период времени от отела до прекращения образования молока называется лактационным периодом, момент прекращения доения и молокообразования — запуском, а время от запуска до новых родов — сухостойным периодом.

Уровень молочной продуктивности зависит от множества факторов:

- 1) **породные и индивидуальные наследственные особенности** — породы молочного направления — голштинская и черно-пестрая. Но даже в пределах породы существуют индивидуальные особенности, и удой за 305 дней лактационного периода колеблется от 3000 до 12 000 кг молока;
- 2) **возраст коров** — возрастная кривая напоминает кривую нормального распределения, существуют и индивидуальные различия, хотя ее характер сохраняется;
- 3) **живая масса коров** — положительно коррелирует с продуктивностью. Высокая молочная продуктивность связана с большим физио-

логическим напряжением всего организма. Однако не всегда самые крупные животные являются самыми молочными. Для каждой породы существует определенный оптимум живой массы как показатель завершения развития животных;

- 4) **возраст первого осеменения самок** напрямую связан с живой массой. Телочек надо осеменять до достижения ими примерно 70 % массы взрослой особи, т.е. в возрасте 16–18 месяцев;
- 5) **стельность** (беременность) — под действием гормонов гипофиза и яичников начинается развитие и формирование молочной железы. Первая фаза связана с наступлением половой зрелости — растет вымя, и в нем образуются молочные протоки. Вторая фаза связана с беременностью — под влиянием гормонов желтого тела развивается альвеолярная система — деятельная ткань молочной железы;
- 6) **запуск и продолжительность сухостойного периода** — в этот период обновляется и развивается железистый аппарат вымени, пополняется запас питательных, минеральных веществ и витаминов в организме. Кроме того, нормально развивается плод и образуется полноценное молозиво. В норме длительность сухостойного периода составляет 60–70 дней;
- 7) **условия кормления и содержания** — животным необходимы полноценное питание, сбалансированный рацион, теплые условия содержания;
- 8) **сезон отела** — наиболее благоприятным является летний период благодаря обилию свежего корма;
- 9) **раздой коров и техника доения** — наилучшим является интенсивное доение, полезен массаж вымени, требуется спокойное и ласковое обращение.

Немаловажное значение имеют *качественные показатели молочной продуктивности* — жирность молока и содержание белка.

**Жирность** молока колеблется от 2,5 до 10,5 %. Этот показатель зависит от наследственных породных и индивидуальных особенностей. Среда оказывает влияние на этот признак незначительно. Есть данные об отрицательной корреляции между жирностью молока и величиной удоя. Это происходит при неправильном отборе родительских пар. Необходимо учитывать, что наследование сочетаемости молочности и жирности идет как по отцовской, так и по материнской линии.

К ненаследственным факторам, влияющим на жирность молока, относятся:

- 1) период лактации (состоит из трех пиков — в начале, середине и конце периода);
- 2) возраст (как и в случае молочности, жирность молока увеличивается в молодом возрасте и снижается по мере старения животных);
- 3) атмосферное давление (зависит от того, на какой высоте над уровнем моря выращиваются и пасутся животные: чем выше, тем выше



жирность молока. Это связано с увеличением содержания форменных элементов, гемоглобина и сухого вещества в крови);

4) чистота выдаивания (чем лучше выдаивать коров, тем выше жирность молока);

5) время суток (молоко более жирное при вечерней дойке);

6) условия кормления и содержания;

7) нормальная функция щитовидной железы (в случае гипофункции животных надо подкармливать йодированной солью).

Белок — менее вариабельный компонент молока, чем жир, его содержание составляет 4—8 %. Количество белка зависит также от породы и индивидуальных особенностей животных, но не от молочности. На этот показатель оказывают влияние также кормление, возраст, стельность, сезон и ряд других факторов. Установлена положительная корреляция с жирностью молока, значение коэффициента корреляции может достигать 0,7.

**Мясная продуктивность.** Коэффициент наследуемости этого показателя  $h^2$  в среднем составляет 0,85.

Мясо — важнейший продукт питания. По количеству потребляемого продукта первое место занимает говядина, на нее приходится 43—45 % всего производимого мяса, второе — свинина, третье — баранина. Кроме того, в пищу используют конину, крольчатину, козлятину, птицу.

У коров в зависимости от породы содержание мяса в туше колеблется в пределах 50—70 %. Остальное — это жир, кости, субпродукты (сердце, легкие, печень, язык и т.п.).

Требования к мясным породам меняются. Например, раньше необходимыми качествами были скороспелость и интенсивное жиросложение, как у английских мясных пород, теперь предпочтительными являются интенсивный рост, преобладание синтеза белка над жиром и высокая стоимость корма.

Получение желательного типа идет с использованием пород шароле, лимузин, кианская. В Украине создана новая породная группа скота при скрещивании кианской, шароле, симментальской и серой украинской пород. В результате появились два перспективных типа — черниговский (преобладает кровь шароле) и приднепровский (преобладает кровь кианов).

В свиноводстве ведется углубленная селекция с целью повышения мясности. За последние 10 лет содержание мяса в тушах увеличилось с 52 до 57 %. При этом большое значение имеет *гибридизация* (эффект гетерозиса). В настоящее время в свиноводстве 32 % выращиваемых на мясо животных составляют помеси и гибриды от межпородных и межлинейных скрещиваний.

На мясную продуктивность влияет пол животных, и тем сильнее, чем четче выражен у вида половой диморфизм. Больше всего мяса по-

лучают от производителей, но оно грубоволокнистое и жесткое. Мясо самок и кастрированных животных нежное, имеет лучшие вкусовые качества. В то же время разница по полу у животных разных полов бывает очень существенной, например, у симментальской породы крупного рогатого скота коровы весят до 650 кг, а быки — до 1200 кг.

Мясная продуктивность зависит от возраста: больше мяса получают от взрослых животных, но у молодых оно имеет лучшее качество и вкус.

Большое влияние на мясную продуктивность оказывают уровень и тип кормления. Недостаточный уровень корма удлиняет срок выращивания, и при этом мясная туша содержит меньше мышечной и жировой, а больше соединительной ткани. При кормлении необходимо сочетать грубые корма (сено, силос, корнеплоды) и концентрированные (комбикорм). Важное значение имеет также обогащение рациона витаминами, рыбьим жиром и другими биологически активными веществами.

**Шерстная, смушковая и шубная продуктивность.** Шерсть — волосистой покров животных, который используют при изготовлении тканей, пряжи или валяных изделий.

По составу шерстинок шерсть разделяют следующим образом:

- 1) *однородная* — состоит из одинаковых по внешнему виду волокон. Это шерсть тонкорунных, полутонкорунных и некоторых помесных овец; их стрижку производят один раз в год — весной;
- 2) *неоднородная* — состоит из смешанных волокон, отличающихся по внешнему виду, тонине, извитости и т.п. Ее получают от грубошерстных овец; стрижку производят два раза в год — весной и осенью.

Основными показателями качества шерсти являются:

- а) **тонина** — важный показатель, характеризующий диаметр (толщину) шерстинок, измеряется в мкм, зависит от породы.

В зависимости от тонины выделяют несколько видов шерсти:

- 1) тонкая — однородная шерсть, состоит из пуха (подшерстка), используется для изготовления тонких тканей и трикотажа;
- 2) полутонкая — однородная, состоит из пуха и переходного волоса, идет на изготовление сукна;
- 3) полугрубая — неоднородная, состоит из пуха и ости;
- 4) грубая — неоднородная, состоит из пуха, ости и переходного волоса.

Полугрубую и грубую шерсть используют для изготовления валенок, войлока, ковров:

- б) **длина** — мериносовые породы имеют длину шерсти 3–4 см (короткая), тонкорунные — 5–10 см. Самую длинную шерсть имеют английские длинношерстные овцы, например, у линкольнской породы она достигает 35–40 см;
- в) **извитость** — характеризует количество извивов на единицу длины;

К качественным показателям шерсти относят также **крепость, растяжимость, эластичность, мягкость, блеск, цвет и влажность.**



**Шерстная продуктивность** (вес настрига овцы,  $h^2 = 0,4$ ) зависит от ряда факторов:

- 1) порода и индивидуальные особенности животного;
- 2) пол;
- 3) возраст;
- 4) физиологическое состояние;
- 5) климат;
- 6) кормление.

Зависимость шерстной продуктивности от кормления связана с тем, что шерсть, в основном, состоит из белка кератина, содержащего много серы. Недостаток в рационе протеина и серы резко ухудшает качество шерсти. Важны также микроэлементы, например, медь, недостаток которой снижает извитость шерсти и ее крепость.

Кроме овечьей, в производстве используется также шерсть других видов домашних животных:

- 1) козья — для трикотажных изделий;
- 2) верблюжья — для изготовления одеял, кошмы (ковра из верблюжьей шерсти);
- 3) крупного рогатого скота — для войлока и валяной обуви;
- 4) конский волос (хвост, грива) — для специальных тканей, набивки мебели;
- 5) щетина свиней используется при изготовлении кистей, щеток.

**Смушки** — это шкурки ягнят смушковых пород, имеющие волосистой покров в виде завитков различной величины и формы. Лучшие смушки получают от ягнят каракульской породы, при этом ягнят убивают в возрасте 1–3 дней. Шкурки эмбрионов (выкидышей или выпоротков) — каракульча имеют короткий, шелковистый волосистой покров с муаровым рисунком без сформировавшихся завитков.

Смушки различают по качественным показателям:

- 1) по окраске — черные (наличие пигмента меланина), коричневые (содержат меньшее количество пигмента), серые (смесь белых и черных шерстинок), розовые (смесь белых и коричневых шерстинок), золотистые (основание шерсти белое, верхушка коричневая), серебристые (основание шерсти коричневое, верхушка белая) и белые;
- 2) по форме и величине завитка — вальковидная, бобовидная, кольчатая, горошковидная и др.;
- 3) по упругости завитка;
- 4) по рисунку;
- 5) по шелковистости;
- 6) по блеску;
- 7) по плотности и т.д.

**Овчина** — это выделанная овечья кожа с шерстным покровом. Овчины бывают трех типов:

- 1) шубные — идут на изготовление тулупов, полушубков; их получают

от овец романовской породы;

2) меховые — из них шьют шапки, воротники, шубы; используют овец тонкорунной и полутонкорунной (цигейской) пород;

3) кожевенные — получают не только от овец, но и коз, оленей.

Качество кожи зависит от вида животного, породы, возраста и других факторов. После выделки *кожи* делят на четыре класса:

а) кожа для обуви — ее получают из овец, коз, оленей;

б) шорно-седельная — получают из крупного рогатого скота, лошадей, верблюдов, свиней;

в) техническая;

г) одежно-галантерейная — из овец, коз, оленей.

Кроме того, различают такие разновидности кожи, как *шеврет* — это кожа, выделанная из овчин, *замшевая кожа* — из оленьих шкур, *шевро* — из козьих шкур, *лайка* — из овцы или козы.

Также в качестве мехового сырья (для изготовления шапок, воротников, манто, шуб и т.п.) используют шкурки кроликов и выращиваемых на зверофермах норок, голубых песцов, серебристо-черных лисиц, соболей и нутрий.

**Яичная продуктивность.** У кур коэффициент наследуемости массы яиц  $h^2$  составляет 0,6, яйценоскости — 0,2.

Яйца являются не только диетическим продуктом, но и обладают высокими пищевыми качествами, степень их усвояемости составляет 97 %. Без самцов птицы несут яйца с неоплодотворенной яйцеклеткой, не отличающиеся по пищевым достоинствам от оплодотворенных.

С наступлением половой зрелости птицы начинают нести яйца: у кур это происходит в возрасте 120—180 дней, у гусей и уток — 250—300 дней, у индеек — 200—250 дней.

У каждого вида птиц наступление половой зрелости зависит, главным образом, от двух факторов:

1) от породы и индивидуальных особенностей;

2) от условий кормления и содержания.

Чем раньше начинают нестись куры при хорошем развитии, тем больше они дают яиц.

В яйценоскости имеется ритмичность: во время линьки — в октябре, ноябре птицы не несутся. У хороших пород линька длится 2—3 недели, у других — 2 и более месяца. Наивысшая яйценоскость наступает обычно на 2-й год жизни, а с возрастом она уменьшается на 10—15 %.

Показателями яичной продуктивности являются количество и средняя масса яиц, снесенных за год. Куры яичной породы леггорн несут около 200—240 яиц в год, мясо-яичной породы ньюгемпшир — около 200 яиц, мясной породы корниш — 110—130 яиц.

Основным способом повышения яичной продуктивности является



гибридизация. Около 80 % выращиваемой птицы — гибриды. Яичные кроссы породы белый леггорн дают 240—280 яиц в год.

Масса яиц зависит от видовых, породных, линейных и индивидуальных особенностей птицы, возраста, условий кормления и содержания. У кур она составляет 55—65 г, у индеек — 100—110 г, у гусей — 110—180 г.

Птиц кормят в основном комбикормами. Поэтому важной задачей является разработка полноценного рациона, поскольку несбалансированное питание приводит к резкому — до 50 % снижению яйценоскости.

### **Вопросы для повторения**

1. Что такое элементарные признаки? Приведите их примеры.
2. Чем отличаются друг от друга качественные и количественные признаки?
3. Какие типы взаимодействия аллельных генов вы знаете?
4. Какой тип взаимодействия генов называют аддитивным, или суммирующим?
5. Чем комплементарное взаимодействие генов отличается от эпистаза?
6. В чем заключается модифицирующее взаимодействие генов?
7. Каковы особенности полигенного наследования?
8. Как можно оценить долю фенотипической изменчивости, определяемой генетическими различиями между особями?
9. Охарактеризуйте основные направления селекции растений и животных.

## Глава 3

# УЧЕНИЕ О СОРТЕ И ИСХОДНОМ МАТЕРИАЛЕ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

### 3.1. Эколого-географическая систематика культурных растений

Для выведения новых высокопродуктивных сортов интенсивного типа необходим исходный материал. Его получают на основе имеющегося разнообразия культурных и диких растений, путем гибридизации и искусственно полученных мутаций. Для правильного использования исходного материала необходимы знания систематики растений.

К настоящему времени известно около 500 тыс. видов растений, из них примерно 300 тыс. видов покрытосеменных. На основании общности происхождения организмов их объединяют в систематические таксономические единицы. Основная систематическая единица — вид. Виды объединены в роды, роды — в семейства, семейства — в порядки, порядки — в классы, классы — в отделы. Внутри видов существуют разновидности, различий между которыми гораздо меньше, чем между видами. Разновидности в ботанической систематике делятся на формы, но для систематизации форм в пределах разновидностей нет определенных разграничений.

Однако одних только знаний ботанической систематики для практической селекции недостаточно. Растения, относящиеся к одной и той же ботанической разновидности, но разного географического происхождения, могут резко различаться по устойчивости к засухе, низким температурам, поражению болезнями и вредителями, иметь биохимические отличия и т.д. И в то же время две формы растения, относящиеся к разным разновидностям, могут характеризоваться сходными биологическими особенностями. В связи с этим для селекции является важным понятие экотипа.

**Экотипом** называется наследственно устойчивая форма растения данного вида, приспособленная к существованию в определенных почвенно-климатических условиях. Известны три важных общих экотипа: **ксерофит** — растительная форма, приспособленная к засушливым условиям существования; **гигрофит** — растительная форма, приспособленная к условиям избыточного увлажнения; **мезофит** — растительная форма, приспособленная к условиям среднего увлажнения.

*Ксерофиты* (от греческого *xeros* — сухой) способны в процессе индивидуального развития приспосабливаться к атмосферной и почвенной засухе. Характерные признаки ксерофитов — незначительная площадь их испаряющей поверхности, а также небольшие размеры надземной части по сравнению с подземной. Ксерофиты — это обычно травы или низкорослые кустарники.



*Гигрофиты* (от греческого *hihros* — влажный) не имеют приспособлений, ограничивающих расход воды. Для них характерны сравнительно большие размеры клеток, тонкостенная оболочка, слабо одревесневшие стенки сосудов, древесных и лубяных волокон, тонкая кутикула и мало утолщенные внешние стенки эпидермиса, большие устьица и незначительное их количество на единицу поверхности, большая листовая пластинка, плохо развитые механические ткани, редкая сеть жилок в листе, большая кутикулярная транспирация, длинный стебель, недостаточно развитая корневая система. Недостаток воды в почве вызывает быстрое увядание гигрофитов.

*Мезофиты* (от греческого *mesos* — средний, промежуточный) произрастают в условиях достаточного увлажнения. К ним относятся твердые и мягкие пшеницы, кукуруза, овес, горох, соя, сахарная свекла, конопля, почти все плодовые (за исключением миндаля, винограда), многие овощные культуры (морковь, помидоры, капуста и др.).

Кроме отношения к условиям увлажнения, для селекции также важны следующие характеристики одних и тех же форм, выращенных в разных почвенно-климатических условиях:

- различия в продолжительности вегетационного периода и прохождении отдельных фаз развития;
- количественные признаки, определяющие урожай и его структуру;
- вегетативные признаки (длина стебля, облиственность и т.д.);
- особенности цветения (открытое, закрытое, влияние на цветение температуры и влажности);
- степень устойчивости к различным факторам;
- различия по биохимическому составу урожая.

Характеристика растительных форм, степень их сходства и различий по указанным особенностям даются в результате их эколого-географической группировки.

Основоположником эколого-географической систематики растений является выдающийся украинский ученый Н.И. Вавилов. Он предложил схему внутривидовой систематики культурных растений, в соответствии с которой вид делится на *эколого-географические типы*, а они, в свою очередь, на *ботанические разновидности*, которые представлены *формами и сортами*.

В настоящее время проведено изучение и описаны основные экотипы для многих сельскохозяйственных культур, например, по данным ВИР, для пшеницы установлено девять следующих экологических типов: степная, лесостепная, лесная, западноевропейская, северная скороспелая, среднеазиатская, горнотаджикская, предгорная, азербайджанская.

### 3.2. Понятие о сорте. Классификация сортов. Требования, предъявляемые к сорту

В систематике понятия «форма» и «сорт» совпадают. Но это касается лишь ботанического и экологического сходства между ними. Различие существенное в происхождении — сорт создается человеком и является средством сельскохозяйственного производства.

*Сортом* называется группа сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам культурных растений одного вида, отобранных и размноженных для возделывания в соответствующих природных и производственных условиях с целью повышения урожайности и качества продукции.

Сорта сельскохозяйственных растений различаются по происхождению и способам выведения. По происхождению они делятся на местные, селекционные и интродуцированные.

*Местными* называют сорта, созданные в результате длительного действия естественного и элементарных приемов искусственного отбора при возделывании той или иной культуры в определенной местности. Обычно они созданы народной селекцией.

*Селекционными* называют сорта, созданные в научно-исследовательских учреждениях на основе научных методов селекции. Как правило, они имеют большую выравненность по своим признакам и свойствам и в настоящее время вытеснили почти все местные сорта.

*Интродуцированными* называют сорта, не произраставшие ранее в данной местности, а перенесенные сюда из другой страны или области.

По способам выведения различают:

- *сорта-популяции*, получаемые путем массового отбора у эндогамных и экзогамных растений. Они неоднородны по признакам и свойствам у эндогамных форм, а у экзогамных растений имеют высокую выравненность. Такими являются все местные и большинство сортов перекрестноопыляемых культур;

- *линейные сорта*, выведенные путем индивидуального отбора у эндогамных растений. По сути, это размноженное потомство одного растения. Такой сорт очень однороден по признакам и свойствам, но данное свойство может утрачиваться в результате спонтанного мутагенеза, редкого перекрестного опыления и случайного засорения;

- *мутантные сорта*, создаваемые путем отбора из популяций, которые были подвергнуты воздействию мутагенных факторов;

- *гибридные сорта*, полученные путем скрещивания и отбора из гибридных популяций. Такие сорта менее выравненные, чем линейные и из них можно путем повторного отбора выводить новые сорта;

- *сорта-клоны*, выведенные путем индивидуального отбора у вегетативно размножающихся растений, например картофель, лук и т.д.



Обычно такие сорта очень однородны по признакам и свойствам, но эта однородность может утрачиваться вследствие естественного мутагенеза и засорения.

Конкретный комплекс признаков и свойств, которым должен обладать сорт, определяется тремя основными показателями:

- 1) почвенно-климатическими условиями, для которых создается сорт;
- 2) уровнем агротехники и механизации (применение удобрений, использование орошения);
- 3) направлением в использовании культуры (силосное или зерновое у кукурузы, пивоваренное или кормовое у ячменя, ранний столовый или технический картофель и т.д.).

Исходя из сказанного выше, формируются следующие требования, которым должен соответствовать сорт:

- высокая и стабильная урожайность по годам и адекватный ответ на использование агротехники и применение удобрений;
- устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды (засухе, высокой или низкой температуре и т.д.);
- комплексная устойчивость к болезням и вредителям;
- приспособленность к механизированному возделыванию;
- высокое качество продукции, ради которой возделывают сорт.

Таким образом, сорта создаются для возделывания в определенной почвенно-климатической зоне, и поэтому нет, и не может быть сортов, одинаково пригодных для возделывания в разных местностях. Однако некоторые хорошие сорта имеют широкую норму реакции генотипа и высокопластичны, т.е. биологически приспособлены к резкому изменению внешней среды, сохраняя при этом стабильный урожай. Такие сорта могут возделываться на больших площадях и в различных почвенно-климатических зонах.

### **3.3. Источники исходного материала в селекции растений.**

#### **Интродукция растений**

Селекционная работа начинается с подбора исходного материала, в качестве которого могут быть использованы как дикие формы, так и культурные растения. Источники материала следующие:

- *естественные популяции* — это дикорастущие формы, местные сорта, материалы мировой коллекции сельскохозяйственных культур;
- *гибридные популяции* могут быть внутривидовыми (от скрещивания сортов, линий, форм одного вида), межвидовыми и межродовыми (от скрещивания разных видов и родов);
- *самоопыленные линии (инцухт-линии)* получают у экzogамных растений путем многократного принудительного опыления для дальнейшего использования в селекции на гетерозис;

- *искусственные мутации и полиплоидные ряды* получают при воздействии мутагенных факторов различной природы (радиации, температуры, химических веществ).

Значение различных видов исходного материала в истории селекции и в настоящее время неодинаково. Так, в 1930-х гг. успехи отечественной селекции были связаны, в основном, с использованием местных сортов и естественных популяций, например, озимая пшеница Ульяновка, яровая пшеница Лютесценс-62 и Эритроспермум-841, рожь — Вятка, Волжанка и Омка и др.

Местные сорта имеют разное происхождение. Среди них следует различать *старые сорта*, подвергавшиеся естественному отбору в течение многих десятилетий и столетий, и *молодые сорта*, которые не так давно возделываются и получены из случайно завезенных или присланных образцов. Селекционная ценность местных сортов и естественных популяций определяется наличием или отсутствием у них разнообразных наследственных форм. Местный материал может быть более или менее выравненным, или состоять из сложных популяционных форм, что должен учитывать селекционер, подбирая исходный материал. Различные сельскохозяйственные научно-исследовательские учреждения собирают коллекции местных сортов, обмениваются ими с другими учреждениями, используют в работе.

Однако опыт земледелия показывает огромную важность использования сортового материала, завезенного из других районов. Так, все сортовое богатство пшеницы, ячменя, овса, ржи, кормовых и плодовых культур США и Канады создано на основе исходного материала из России, Индии и стран Западной Европы.

Использование растительных форм из других районов связано с интродукцией растений.

*Интродукцией* называется перенос в какую-либо страну или область видов и сортов растений, ранее не произрастающих в данной местности. Так, из Америки завезены и интродуцированы в Европе такие культуры, как кукуруза, подсолнечник, картофель, табак, хлопчатник-упланд и др.

Интродуцированный материал можно разделить на три группы:

- *новая культура* — любая культура, впервые ввозимая в данную страну или район. Например, в Европе ранее выращивали полбу, а теперь — мягкую пшеницу и рожь; в Грузии — чумизу, а теперь кукурузу;
- *новые сорта существующих культур* — так, в 1970-е гг. высокомасличные сорта подсолнечника, выведенные В.С. Пустовойтом, занимали 80% всех посевов в мире (страны Западной Европы, США, Канада);



- *источники новых признаков* — это материал, использующийся для существующих культур в качестве доноров генов устойчивости к болезням и вредителям, скороспелости, устойчивости к неблагоприятным факторам и пр.

### 3.4. Н.И. Вавилов о центрах происхождения и формообразования культурных растений

Теоретические основы интродукции растений разработаны Н.И. Вавиловым. Он установил ряд важных закономерностей в географическом распространении культурных растений, показал, что разнообразные растения распределены по земному шару крайне неравномерно. С 1923 по 1931 гг. академик Вавилов организовал несколько научных экспедиций в более чем 60 стран мира. Было собрано свыше 300 тысяч образцов культурных и диких растений. Собранный материал был проанализирован, и в 1926–1927 гг. Николай Иванович предложил выделить пять очень обобщенных центров происхождения культурных растений: Юго-Западная Азия, Юго-Восточная Азия, Средиземноморье, Абиссиния и Эритрея, а также горные районы Южной Америки и Мексики.

Сам великий ученый не смог завершить работу: он был репрессирован советской карательной машиной.

Исследования собранных образцов продолжались, и в 1939 г. была опубликована самая подробная карта, на которой были отмечены 8 основных центров и 3 дополнительные области происхождения растений (рис. 3.1).

1. *Китайский центр* — это самый древний центр происхождения культурных растений, родина 136 культур. Располагается в горных и прилегающих низменных районах Центрального и Западного Китая. Отсюда родом просо, гречиха, соя и другие бобовые, пайза, чумиза, груша, яблоня, косточковые плодовые (персик и др.), цитрусовые. В большинстве случаев эти виды представлены множеством ботанических разновидностей и генотипов.
2. *Индийский центр* — родина 117 культурных растений. Территориально занимает Индию, кроме Пенджаба, и Бирму. Здесь были обнаружены дикие и культурные виды риса с множеством доминантных генов, джут, кенаф, сахарный тростник, значительное число зернобобовых и цитрусовых.
3. *Индо-Малайский подцентр* — родина 55 культур. Расположен в Индокитае и Малайском архипелаге. Этот центр богат плодовыми культурами мирового значения (банан, кокосовая пальма, некоторые виды цитрусовых).
4. *Центральноазиатский (Среднеазиатский) центр* — обнаружено 42 вида культурных растений. Занимает такую территорию, как

Пенджаб, Кашмир, Афганистан, Таджикистан, Западный Узбекистан и Западный Тянь-Шань. Из этого центра происходят мягкая пшеница и ряд гексаплоидных видов пшениц, основные виды зернобобовых (горох, чечевица, бобы, нут и др.), многие масличные растения, 26-хромосомный хлопчатник. Нет видовой разнообразия, но у обнаруженных видов огромная генетическая изменчивость.

5. *Ближневосточный (Переднеазиатский) центр* — выделены 84 возделываемые культуры. Расположен на Ближнем Востоке, в Малой Азии, Закавказье, Иране, высокогорных районах Туркменистана. В этом центре представлено исключительное разнообразие видов пшениц с числом хромосом 14 и 28, обнаружены культурные и некоторые дикие виды ржи. Это родина винограда, груши, алычи, черешни, граната, айвы, миндаля, инжира, грецкого ореха, дыни, арбуза, важнейших кормовых трав (люцерны, клевера, вики и т.д.).
6. *Средиземноморский центр* — здесь было выделено 84 вида культурных растений. Географически охватывает все побережье Средиземного моря. Отсюда берут начало большинство овощных культур — свекла, капуста, салат и др. Обнаружены также лен, ячмень, конские бобы, нут, обладающие крупными семенами, тогда как в Азии, где есть их дикие предшественники, эти виды имеют мелкие семена. По-видимому, это является результатом отбора, проведенного человеком после завоза данных видов из Азии. Кроме того, здесь обнаружены также овес, чечевица, вика, горох, различные виды клевера, горчица, маслины, черешня и инжир.
7. *Эфиопский (Абиссинский) центр* — центр в Африке, включающий Эфиопию и Эритрею, и в нем было обнаружено 38 культур. Здесь наблюдается огромное сортовое богатство пшениц и ячменя. Это родина кофейного дерева, финиковой пальмы, сорго хлебного, некоторых видов бобовых. В этом центре нет видовой разнообразия, но все виды обладают большой изменчивостью признаков.
8. *Южномексиканский и Центральноамериканский центр* — всего здесь было обнаружено 49 сельскохозяйственных культур. Это родина кукурузы, американских видов фасоли, тыквы, перца, авокадо, какао, хлопчатника-упланда, многих тропических плодовых.
9. *Южноамериканский центр* — здесь было найдено 45 видов культурных растений. Территориально занимает горные области и плоскогорья Колумбии, Эквадора, Перу, Боливии. Это родина многих видов картофеля с числом хромосом 24, 36 и 60, томатов, табака, перца, плодовых, овощных, тыквенных, пряных и наркотических растений.



10. *Чилеанский подцентр* — родина четырех культур: обыкновенного картофеля с числом хромосом 48, мадии, чилеанского костра и земляники.
11. *Бразильско-Парагвайский подцентр* — обнаружено 13 видов культурных растений (каучуковое дерево, маниок, арахис, ананас, фейхоа и др.).

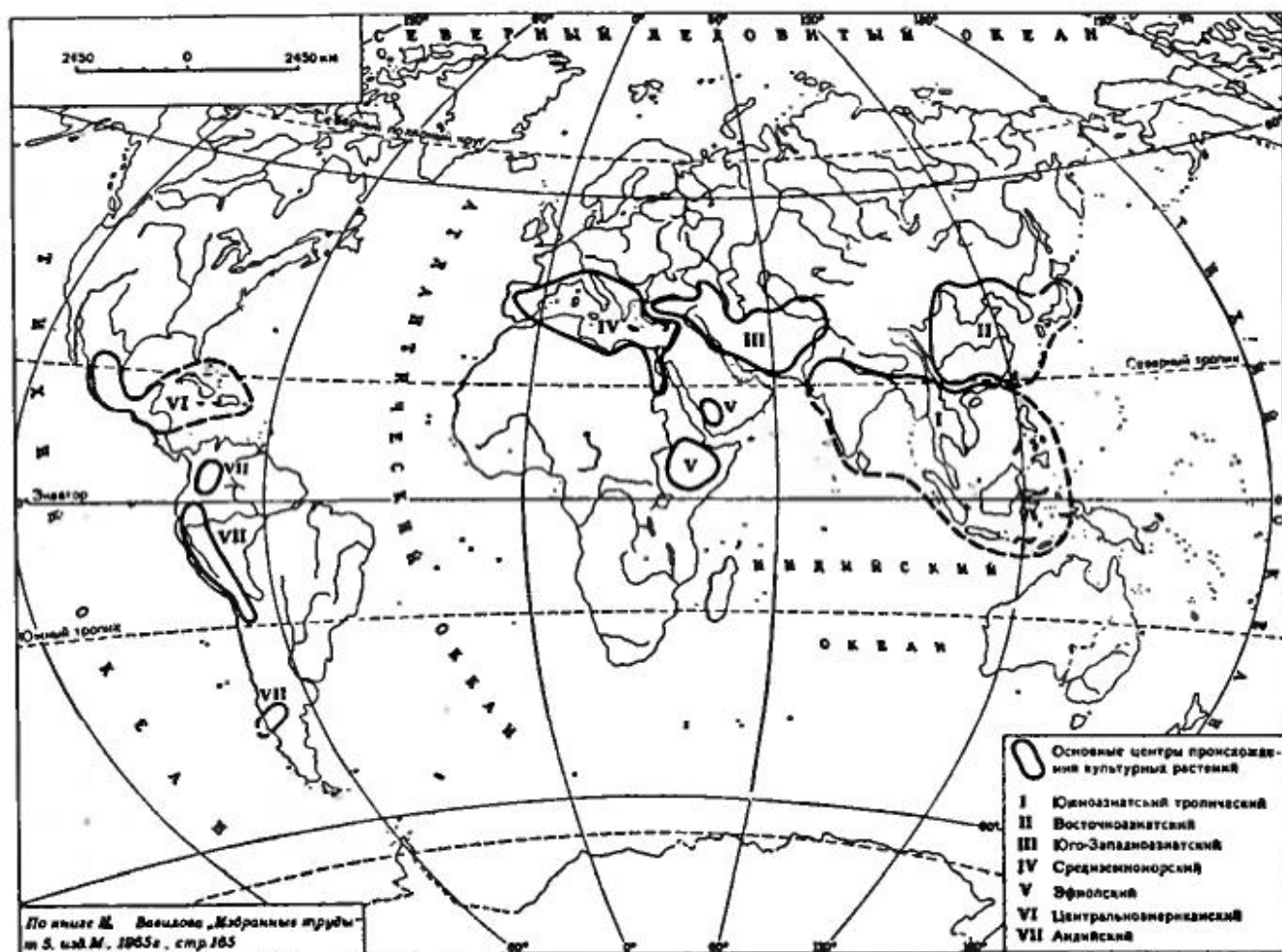


Рис. 3.1. Основные центры происхождения культурных растений

Анализируя распространение растений по земному шару, пришли к выводу, что примерно из 640 важнейших видов культурных растений более 500 происходят из стран Старого Света, причем около 400 — из стран Азии. Значительное число видов ведет свое происхождение из нескольких центров. Поэтому было высказано предположение о существовании первичных и вторичных центров происхождения культурных растений.

Дальнейшие исследования показали, что правильнее говорить не о центрах происхождения, а о центрах дивергентности, так как в местах происхождения обычно обнаруживают и диких предшественников культурных растений. Например, в Эфиопском центре ячмень, пшеница, горох, лен и другие виды имеют значительную изменчивость, однако их диких сородичей не обнаружено. В настоящее время получены

доказательства того, что эти виды были окультурены на Среднем Востоке в период неолита и уже после этого, вероятно, при переселении хамитов, попали в Эфиопию.

Некоторые ученые, например Д. Харлан (1970 г.), считают, что проблема центров происхождения никогда не была решена окончательно и правильнее было бы говорить о районах, где находится центр окультуривания и о центрах дивергентности как о двух разных понятиях. Сам Н.И. Вавилов пользовался термином «центры генетической дивергентности», но в дальнейшем остановился на понятии «центры происхождения».

Для селекции растений исследования академика Вавилова о генетических центрах, т. е. о накоплении и распределении отдельных генов (окраски, формы, устойчивости и др.) в определенных географических районах, имеют очень большое значение, поскольку сегодня это крайне необходимо для обнаружения источников генов.

### **3.5. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и его значение в селекции**

Для создания сортов растений с новыми признаками важно также знание *закона гомологических рядов в наследственной изменчивости признаков*, существующих внутри вида, между видами и родами. В середине 1930-х гг. Н.И. Вавилов отмечал: «Генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе расположены виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости».

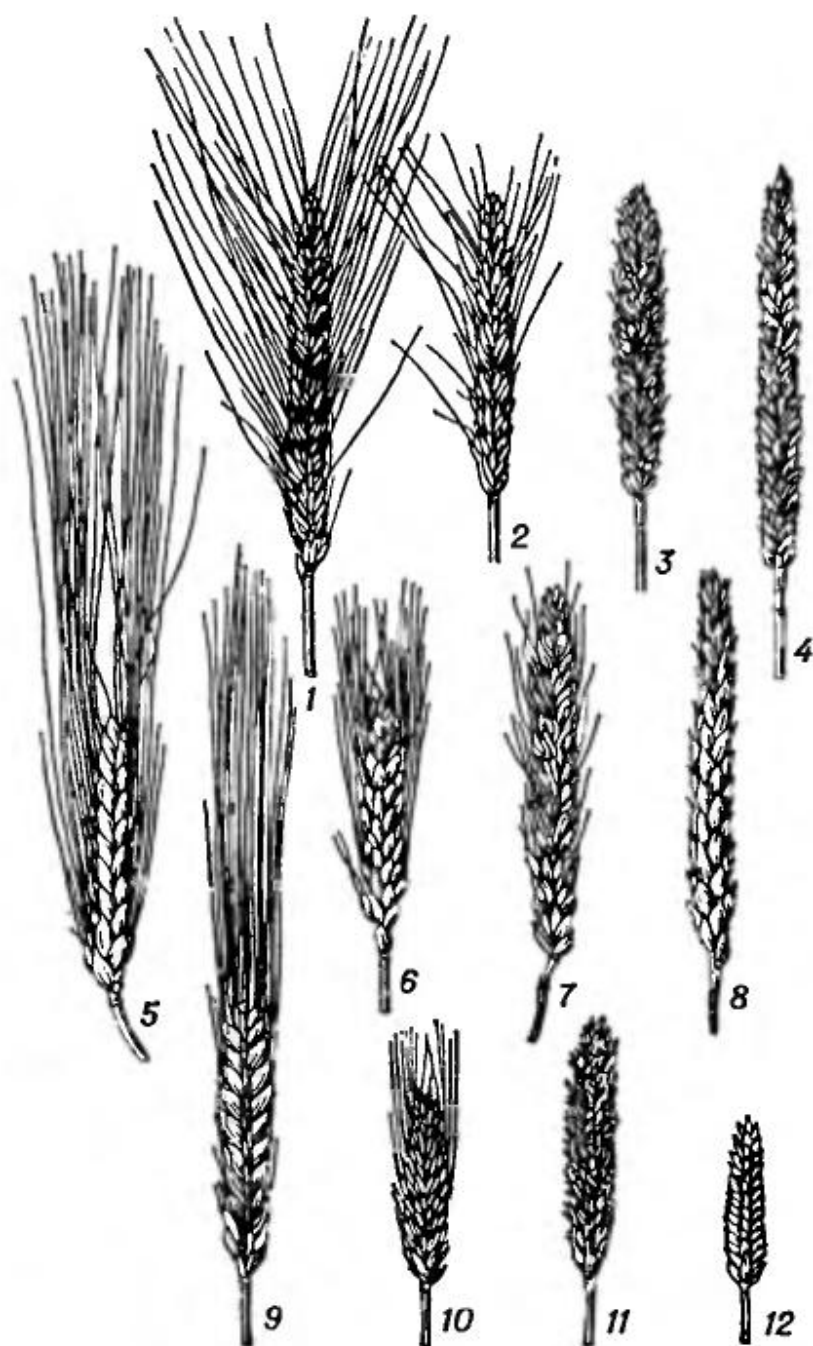
Например, в группе пшениц с числом хромосом 42 встречается несколько видов, ведущих происхождение из Центральноазиатского центра, группа пшениц с числом хромосом 28 происходит из Эфиопии, Закавказья и Средиземноморья, а группа видов с числом хромосом 14 — из Малой Азии. Все эти виды географически удалены друг от друга и различаются многими морфологическими признаками, однако каждый вид имеет разновидности с общими признаками: остистые — безостые, раннеспелые — позднеспелые, озимые — яровые, устойчивые — восприимчивые к болезням, с темной, коричневой и белой окраской колосковых чешуй и т.д.

На рис. 3.2 показаны гомологичные ряды изменчивости у видов пшеницы и ячменя по признаку остистости.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости имеет большое значение для систематизации внутривидового разнообразия



культурных и диких форм растений и позволяет установить общие линии развития. Он дает возможность предугадать открытие форм, еще не найденных у данного вида, но уже обнаруженных у другого близкого вида. Например, помогает найти формы с цитоплазматической мужской стерильностью при селекции на гетерозис, обнаружить растения с апомиктическим способом размножения, мутантов с измененным качеством зерна и т.д.



**Рис. 3.2.** Гомологичные ряды изменчивости у видов пшеницы и ячменя по их остистости: 1–4 — формы мягкой пшеницы (42 хромосомы); 5–8 — формы твердой пшеницы (28 хромосом); 9–12 — формы шестирядного ячменя: 1, 5, 9 — остистые; 2, 6, 10 — короткоостистые; 3, 7, 11 — инфлятные; 4, 8, 12 — безостые

### **3.6. Роль мировой коллекции сельскохозяйственных растений как источника генетического материала.**

#### **Проблема сохранения генофонда культурных растений**

Знание закона гомологических рядов наследственной изменчивости и центров генетической дивергенции позволяет использовать необходимые в селекционной работе гены, контролирующие отдельные признаки. Сегодня этот вопрос особенно актуален, так как по мере развития растениеводства и модернизации сельского хозяйства большинство местных популяций утрачены или сведено до минимума число разновидностей. Интенсификация сельского хозяйства, т.е. использование механизации, удобрений, снижения конкуренции между растениями и тем, чтобы повысить отдачу с единицы площади, — все это приводит к широкому использованию монокультур.

В результате сорта стали в значительной степени гомогенными, а у ряда культур даже представляют собой чистые линии. Например, высокопродуктивные мексиканские карликовые сорта пшеницы интродуцированы в Индию, Пакистан и другие страны Азии и Африки, где вытеснили почти все местные сорта и высеваются на площади в миллионы гектаров. Это вызывает немалую тревогу у экологов и генетиков, так как масштабы генетической изменчивости постоянно сокращаются, что может привести к вспышкам эпифитотий. Примером тому могут служить случившиеся в 1940-х гг. голод в Ирландии из-за фитофтороза картофеля и голод в Бенгалии из-за гельминтоспориоза риса.

Необходимо отметить, что опасность возникновения эпифитотий существует не из-за недостатка различных сортов, а из-за желания выращивать наиболее урожайный сорт. В связи с этим в последние годы особенно возрастает значение мировой коллекции сельскохозяйственных растений как источника генетического материала, т.е. своеобразного «банка генов» сельскохозяйственных растений.

В бывшем СССР такая коллекция была создана Н.И.Вавиловым во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР). По разнообразию и общей численности собранных форм эта коллекция не имеет аналогов. Здесь представлен весь основной генофонд возделываемых на земном шаре растений: около 250 тысяч образцов более 1700 видов растений. Ежегодно эта коллекция пополняется новыми материалами и поддерживается путем посева в различных зонах страны, теперь уже России. На Кубанской опытной станции ВИР имеется подземное национальное хранилище семян, рассчитанное на единовременное хранение около 350 тысяч их образцов. Благодаря созданию оптимальных режимов температуры и влажности срок хранения семян без пересева можно продлить до 30–50 лет. ВИР имеет постоянную связь с зарубежными научно-исследовательскими институтами почти в 100 странах и обме-



нивается с ними образцами посевного и посадочного материалов. Кроме того, ВИР поставляет в НИИ России около тысячи образцов семян для использования в селекции. В Украине аналогичные функции выполняет Украинский НИИ растениеводства (г. Харьков). В мире существует несколько учреждений, подобных ВИРу:

- Сельскохозяйственная исследовательская служба Министерства сельского хозяйства (США);
- Международный институт риса (Филиппины);
- Международный институт сельскохозяйственных культур для полусухих тропиков (Индия);
- Международный центр по кукурузе и пшенице (Мексика);
- Международный центр по картофелю (Перу);
- Международный институт сельского хозяйства тропиков (Нигерия);
- Северный генный банк (Швеция);
- Азиатский центр по изучению и разработке овощных культур (Тайвань).

К важнейшим источникам генетической изменчивости, которые необходимо сохранять, относятся:

- сорта, которые возделывались и возделываются в производственных условиях;
- элитный селекционный материал, т.е. официально не испытанный и не районированный, но выделившийся по ряду признаков и применяющийся при гибридизации;
- селекционный материал, отличающийся специфическими признаками (устойчивость к болезням, высокое содержание белка, жира и т.д.);
- местные популяции, и особенно те, которые не были использованы при выведении сортов;
- специальный генетический материал (мутанты, генетические тестеры, источники цитоплазматической стерильности и пр.);
- полиплоиды и анеуплоиды;
- синтетические гибриды;
- дикие формы.

Все это сохранит генофонд культурных растений и поможет избежать опасности ослабления генетической изменчивости.

### **Вопросы для повторения**

1. Почему понятие «экотипа» является важным для селекции?
2. Какие характеристики одних и тех же форм, выращенных в разных почвенно-климатических условиях, важны для селекции?

3. Дайте определение понятию «сорт». Чем местные сорта отличаются от селекционных?
4. Перечислите требования, которым должен соответствовать сорт.
5. Назовите источники материала для селекционной работы.
6. В чем значение интродукции в селекции?
7. Каково практическое и теоретическое значение учения о центрах происхождения культурных растений Н.И.Вавилова?
8. В чем практическая ценность открытого Н.И.Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости признаков?
9. Какова роль мировой коллекции сельскохозяйственных растений как источника генетического материала?
10. Как решается проблема сохранения генофонда культурных растений?



# Глава 4

## УЧЕНИЕ О ПОРОДЕ

### 4.1. Одомашнивание и приручение животных

Изучение происхождения и одомашнивания (доместикация — от латинского *domesticus*, что значит «домашний») животных позволяет исследовать не только ход формообразовательного процесса в прошлом, но и разработать методы управления им в настоящее время. Этой проблемой в Украине занимались такие известные ученые, как Е.А. Богданов, С.Н. Боголюбский, Е.Ф. Лискун, Н.И. Кулагин и Н.А. Браунер.

В развитии человеческого общества и материальной культуры одомашнивание животных имело большое значение. На первом этапе это было собирательство (например, яйца птиц) и охота. Затем появилась загонная форма животноводства и, наконец, пастушеская, при которой пойманных животных стали подкармливать, оберегать от хищников и получать от них потомство. Одомашнивание животных способствовало выживанию человечества в борьбе за существование, так как это постоянный источник высококалорийной мясной пищи и ее непортящийся запас, это помощь на охоте, во время войны, при обработке земли и т.д.

Предками всех существующих современных домашних видов были дикие животные. Однако из 8 тысяч видов млекопитающих одомашнено только 60 видов. Причинами этого является, во-первых, сложность и длительность процесса одомашнивания, во-вторых, не все виды животных поддаются одомашниванию, и, в-третьих, не все животные могут приносить человеку пользу в виде определенной продукции.

Для изучения происхождения и эволюции сельскохозяйственных животных необходимо установить:

- место домашних животных в зоологической системе (с помощью сравнительно-анатомического и генетического методов);
- причины изменений, возникших в процессе одомашнивания и создания пород;
- очаги и время одомашнивания (с помощью палеонтологического и археологического методов);
- передвижение и распространение домашних животных (с помощью палеонтологического, археологического и зоогеографического методов);
- отыскание непосредственно дикого предка данного вида домашних животных.

Одомашнивание животных началось около 10 тысяч лет назад и происходило одновременно в нескольких местах земного шара, совпадающих с очагами древней культуры человека. Установлено 6 основных

центров одомашнивания сельскохозяйственных животных:

- 1) Китайский малый (Индокитай, Малайский архипелаг) — место одомашнивания свиньи, буйвола, уток, кур, гусей и тутового шелкопряда;
- 2) Индийский (Индия) — предположительно здесь прошло одомашнивание буйволов, гаялов, зебу, павлинов и пчел;
- 3) Юго-Западный Азиатский (Малая Азия, Кавказ, Иран) — здесь были одомашнены крупный рогатый скот, лошади, овцы, свиньи и верблюды;
- 4) Средиземноморский (побережье Средиземного моря) — место одомашнивания крупного рогатого скота, лошадей, овец, коз, кроликов, уток;
- 5) Андийский (Северные Анды, Южная Америка) — одомашнены альпака, мускусная утка, индейка;
- 6) Африканский (Северо-Восточная Африка) — из всего богатства диких животных одомашнено только шесть видов: страус, осел, свинья, собака, кошка, цесарка.

Ученые считают, что проблема центров одомашнивания сельскохозяйственных животных окончательно не решена и нуждается в дальнейшем исследовании. Однако анализ имеющихся данных позволяет сделать некоторые выводы. Наиболее древним очагом одомашнивания является Средняя Азия. Большинство основных видов (крупный рогатый скот, свиньи, овцы, козы, лошади) имеют несколько центров происхождения. Ни одного вида сельскохозяйственного животного не произошло из Австралии, и единицы были одомашнены в Америке.

В распространении животных в новые районы земного шара важную роль сыграло переселение народов с Востока на Запад. Люди приводили с собой уже одомашненный скот, который, с одной стороны, приспосабливался к новым условиям, а с другой — скрещивался с местным скотом, что способствовало новым изменениям у домашних животных.

Процесс одомашнивания включает два этапа:

- приручение диких животных;
- собственно одомашнивание.

Прирученные животные сохраняют все основные черты диких форм, в неволе, как правило, не размножаются (например, индийский слон), и не все прирученные животные становятся домашними.

Домашние животные приносят человеку пользу в виде определенной продукции, размножаются в неволе под контролем человека и дифференцированы внутри вида на породы.

*Одомашнивание* — длительный процесс, требующий огромного человеческого труда, в результате которого совершенствуются и улучшаются хозяйственно-полезные признаки домашних животных, их телосложение и другие биологические особенности. Процесс одомашнивания



продолжается и в наши дни: на юге Украины в заповеднике Аскания-Нова при помощи гибридизации одомашнивают европейского оленя, на Алтае идет одомашнивание пантовых оленей, в Узбекистане — диких куланов, на севере России — овцебыков и т.д. Как показала практика, стадные животные проходят одомашнивание существенно быстрее.

Первым одомашненным животным была собака (12–15 тысяч лет назад). Затем были одомашнены коза, овца, позднее — свиньи. Процесс одомашнивания происходил следующим образом. Вначале прикармливали диких кабанов с целью использования их на мясо. Затем стали ловить супоросных маток и получали от них потомство. Это потомство люди откармливали и убивали. Так постепенно шло одомашнивание свиней.

Одомашнивание крупного рогатого скота произошло позднее, когда человек перешел к оседлому образу жизни. Еще позже была одомашнена лошадь для помощи в хозяйственной деятельности человека. Какой вид животного будет одомашнен, а какой останется диким, — определялось потребностью человека. Например, на севере, где содержание других домашних животных затруднено природно-климатическими условиями, олень одомашнен, а благородный олень на юге остается диким.

**Дикие предки основных сельскохозяйственных животных.** Домашние животные, в основном, принадлежат к типу хордовых, подтипу позвоночных, классам птицы и млекопитающие. Из класса костистых рыб в последнее время одомашнен потомок дикого сазана — карп. Из всех беспозвоночных одомашнены представители только класса насекомых — пчела, шелкопряд и кошениль. Большая часть домашних животных являются сельскохозяйственными.

*Сельскохозяйственными* называют домашних животных, разведение которых является отраслью сельскохозяйственного производства, направленного на получение от этих животных той или иной продукции. К ним относятся крупный рогатый скот, лошади, овцы, козы, свиньи и др.

По своему происхождению *крупный рогатый скот* делится на два рода: быки (*Bos*) и буйволы (*Bubalus*). Род быки делится на четыре вида: собственно рогатый скот (*Bos taurus*), индийские лобастые быки — бантенги, гауры и гаялы (*Bos bilos*), яки (*Bos poefagus*) и бизоны (*Bos bizon*). Большинство этих животных встречаются как в диком, так и в домашнем состоянии.

*Собственно рогатый скот* — самая многочисленная группа сельскохозяйственных животных. Большинство ученых считают диким предком этой группы — тура, который представлен тремя разновидностями: европейской, азиатской и африканской. Последняя самка европейского тура погибла в Польше в 1927 г. Это довольно мощное животное весом до 1200 кг и высотой в холке до 200 см. В соответствии с особеннос-

тиями строения черепа по происхождению собственно рогатый скот делят на шесть типов:

- *примитивный* (узколобый) — диким предком является азиатский тур. Данный тип представлен такими современными породами, как серая украинская, холмогорская, голландская и черно-пестрая;
- *широколобый* — диким предком считается азиатский тур и типичной современной породой является симментальская;
- *короткорогий* — диким предком является европейский тур. Современные — это бурые породы, например, швицкая, костромская и др.;
- *короткоголовый* — диким предком является европейский тур. Примером современной породы служит красная горбатовская;
- *пряморогий* — диким предком является африканский тур. Современные представители — это зебу и калмыцкий скот;
- *комолый* — происхождение данного типа неизвестно. К нему относят современные породы крупного рогатого скота Финляндии.

*Зебу* (*Bos taurus indicus*) — интересный подвид собственно крупного рогатого скота афро-азиатского происхождения, представлен двумя формами индийской и аравийской. Особенностью данного подвида является наличие в области холки горба мышечно-жирового происхождения весом около 10 кг. Этот горб выполняет функцию депо питательных веществ. Кроме того, зебу хорошо переносит экстремальные условия жаркого климата и устойчив к пироплазмозу. Поскольку зебу имеют хорошие мясные качества, высокую жирность молока и устойчивость к неблагоприятным факторам и заболеваниям, его широко используют для создания новых пород крупного рогатого скота в районах жаркого климата.

*Индийские лобастые быки* представлены тремя видами: бантенгом, гауром и гаялом. Бантенги обитают в Индокитае и в Индонезии как в диком, так и в одомашненном состоянии. Имеют средние размеры, длинный широкий лоб, толстые рога и очень развитые мышцы. Хорошо скрещиваются с крупным рогатым скотом и дают плодовитое потомство. Гауры живут в Индии и Вьетнаме только в диком состоянии. Это довольно крупное животное весом более 1000 кг, имеет высоту в холке выше 200 см. Гаялы происходят от гаура и сходны с ними по размерам. Они обитают во Вьетнаме и имеют очень жирное молоко.

*Яки* — это высокогорные животные, родина которых Тибет, представлены дикими и домашними формами. Особенностью яка является большая оброслость нижней части туловища. Вес самцов до 400 кг, а самок — до 300 кг. Молочность небольшая (до 500 кг), но жирность молока высокая — до 9%. Кроме того, в горных условиях яков используют в качестве транспортного средства.



*Бизоны* представлены двумя видами — американским и европейским. Европейский вид еще называют зубром. Оба вида не были одомашнены и имеют небольшое поголовье. В настоящее время представляют интерес в скрещиваниях с крупным рогатым скотом для выведения новых пород.

*Буйволы* разделяют на два вида — африканский и азиатский. Одомашнены около 4 тысяч лет назад и происходят от древнего индийского буйвола арни. Это мощные выносливые животные, неприхотливые к корму. Имеют более толстую кожу, чем у крупного рогатого скота, лишенную потовых желез, и массивные рога, изогнутые назад. Буйволы используют в основном как рабочих животных. Кроме того, за лактационный период от них можно получить до 900 кг молока жирностью около 9%.

Семейство *Лошадиных (Equidae)* включает четыре рода: ослы, полуослы, зебры и собственно лошади. Одомашнено только два вида — лошадь и осел.

*Лошадь* впервые появилась в Северной Америке, затем перекочевала в Азию и Европу, но одомашнивание лошади началось в Центральной Азии в бронзовом веке. Эволюция семейства лошадиных шла по пути укрупнения размеров, усложнения зубного аппарата, уменьшения числа пальцев на ногах — от четырехпалого эогиппуса до гиппариона, лошади Пржевальского и тарпана, уже однопалых животных. Многие ученые делят лошадей на три типа: пустынный, степной и лесной. Диким предком современных лошадей считают лошадь Пржевальского, которая и сейчас обитает в Монголии. Она невысокого роста — до 130 см, туловище короткое, голова большая без челки и с короткими ушами, ноги тонкие. Сходна с лошадьми лесного типа. Хорошо скрещивается с домашней лошадью и дает плодовитое потомство. Вторым предком современных лошадей считают вымершего в XIX в. тарпана. Его рассматривают как предка лошадей степного типа.

# Породы домашних животных

## Лошади



*Чистокровная верховая порода* лошадей выведена в конце XVII — начале XVIII в. в Великобритании скрещиванием местных пород с восточными (турецкой, арабской, туркменской) и европейскими (неаполитанской и испанской). Специализирована по резвости и работоспособности в скачках на ипподромах. Широко используется в конном спорте. Масть рыжая, гнедая, вороная, караковая, серая. Чистокровная верховая порода, резвейшая в мире.



*Советская тяжеловозная порода* лошадей выведена в середине XX в. в СССР поглопительным скрещиванием местных упряжных лошадей, улучшенных першеронами, суффолками и арденами, с бельгийскими брабансонами. Преобладают масти рыжая, рыже-чалая, реже встречаются гнедая и гнедо-чалая. Высота в холке у жеребцов 161–162 см, кобылы несколько мельче. Лошади отличаются высокой работоспособностью. Рекордная сила тяги — 888 кг.



*Русская тяжеловозная порода* лошадей выведена в России в конце XIX — начале XX в. поглопительным скрещиванием местных упряжных лошадей с арденами Бельгии и другими тяжеловозными породами. Масти рыжая, рыже-чалая, реже гнедая, иногда серая и вороная. Высота в холке 147–150 см. Лошади скороспелы, плодовиты, долговечны (используются до 25 лет), выносливы.



*Орловская рысистая порода* легкоупряжных лошадей обладает наследственно закрепленной способностью к резвой рыси. Выведена в конце XVIII — начале XIX в. на Хреновском (Воронежская губ.) конном заводе под руководством его владельца А.Г. Орлова скрещиванием арабской, датской и др. верховых пород с западноевропейскими упряжными (голландской, мек-



ленбургской и др. породами). Орловский рысак — крупная гармонично сложенная лошадь. Высота в холке 160–162 см. Масть главным образом серая, гнедая, реже рыжая. Орловская рысистая порода используется для улучшения конского поголовья и послужила основой при выведении русской рыистой породы.



*Карабаирская порода* — местная порода верхово-вьючных лошадей. Выведена в Узбекистане на основе стихийного скрещивания древних среднеазиатских аргамаков с монгольскими, туркменскими и арабскими лошадьми. Масть серая, гнедая, рыжая, редко вороная. Карабаирская порода приспособлена к табунному содержанию.



*Ахалтекинская порода* — одна из древнейших пород верховых лошадей. Выведена народной селекцией в районах современного Туркменистана. Приспособлена к сухому жаркому климату. Ахалтекинцы славятся изяществом форм и пластикой движений. Масти: гнедая, серая, буланая, вороная, соловая, рыжая, нередко с золотистым отливом. Высота в холке 156–158 см. Разводят ахалтекинскую породу в Туркменистане, Казахстане, России, Германии, США. Ее использовали при выведении многих пород (арабской, чистокровной верховой, тракененской и др.).

## Ослы

*Ослы (Equus asinus)* представлены двумя разновидностями — сомалийской и эфиопско-нубийской. Это невысокие животные (рост в холке до 120 см). Встречаются в диком и домашнем состоянии. Дикие ослы живут только в Африке. Ослы одомашнены раньше лошади и использовались в основном как рабочее и транспортное животное. Хорошо скрещиваются с лошадью, образуя бесплодное потомство. Гибрид лошади и осла называется мул, а реципрокный гибрид — лошак. Более ценным, т.е. устойчивым и сильным, является мул.

## Овцы

*Овцы (Ovis aries)* — это один из самых многочисленных видов животных. Происхождение овец изучено недостаточно вследствие того, что одомашнены были очень давно (6—7 тыс. до н. э.) и в настоящее время существует огромное разнообразие пород и диких предков. Их предками считают баранов, которые и сейчас встречаются в диком виде, — муфлоны, аркар и аргали.



*Советский меринос* — порода тонкорунных овец шерстно-мясного направления. Выведена в 1920—1951 гг. в южных районах Европейской части СССР. В породе два типа — шерстный и шерстно-мясной. Наиболее благоприятны для разведения овец первого типа засушливые и полупустынные районы, второго — сухие степи. Овцы породы Советский меринос имеют пропорционально сложенное туловище, мощный костяк. Овцы хорошо приспособлены к отгонному содержанию на зимних пастбищах.



*Асканийская порода* овец — тонкорунная, шерстно-мясного направления. Создана в 1925—1935 гг. в Украинском научно-исследовательском институте животноводства (Аскания-Нова) академиком ВАСХНИЛ М.Ф. Ивановым на основе отбора и подбора местных мериносовых овец и скрещивания их с американскими баранами Рамбулье. Овцы крепкой конституции, хорошего телосложения, высокой шерстной и мясной продуктивности. Хорошо приспособлены к засушливому климату. Асканийская порода использовалась при выведении пород Азербайджанский горный меринос, Советский меринос, Кавказская, Красноярская. Разводят на Юге Украины и в России.



*Алтайская порода* овец — тонкорунная, шерстно-мясного направления. Выведена в 1930—1949 гг. в Алтайском крае скрещиванием местных мериносовых овец с баранами пород Рамбулье, Австралийский меринос, Асканийской и Кавказской тонкорунных пород. Шерсть тонкая и идет на изготовление наиболее ценных плательных тканей. Алтайская порода использо-



валась при выведении Забайкальской породы и Североказахского мериноса. Разводят в Сибири, северных областях Казахстана, в Башкирии, Челябинской и других областях России.



*Ставропольская порода* овец — тонкорунная, шерстного направления. Выведена в 1923—1950 гг. в Ставропольском крае улучшением новокавказских мериносов и скрещиванием их сначала с американскими баранами Рамбулье, затем грозненской породы. Овцы Ставропольской породы отличаются высокой шерстной продуктивностью. Шерсть густая, крепкая, хорошо уравненная, шелковистая. Животные приспособлены к разведению в засушливых степных районах с континентальным климатом. Породу используют для улучшения шерстной продуктивности тонкорунных пород.



*Цигайская порода* овец, полутонкорунная, шерстно-мясного и мясо-шерстного направлений. Выведена в древности. Происхождение точно не установлено. В Европу завезена из Малой Азии; в России появилась впервые в начале XIX в. Упругая, крепкая, шерсть с небольшой валкостью — хорошее сырье для выработки технических сукон и трикотажных изделий. Цигайские овцы скороспелы, хорошо нагуливаются и откармливаются. Овцы хорошо акклиматизируются. Разводят породу на юге Украины, в Молдавии, Ростовской, Саратовской, Оренбургской и Актыбинской областях России, Болгарии, Румынии, Венгрии и др.



*Эдильбаевская порода* овец — грубошерстная, курдючная, мясо-сального направления. Выведена в конце XIX в. казахами-скотоводами путем отбора животных, наиболее приспособленных к природно-климатическим условиям кочевого овцеводства. Шерсть преимущественно рыжая, бурая, черная, встречаются животные с белой и серой шерстью. Наилучшими качествами обладает черная шерсть. Эдильбаевскую

породу используют для улучшения местных курдючных овец в основном районе разведения — Казахстане.



*Романовская порода* овец — грубошерстная, шубного направления. Выведена в XVIII в. крестьянами Ярославской губернии отбором и подбором лучших по шубным качествам местных северных короткохвостых овец. Шерстный покров состоит из ости и пуха. Пуховые волокна длиннее остевых, образуют косицы с красивыми кольцевидными завитками на верхушках. У новорожденных ягнят волосяной покров черный, к 5-месячному возрасту волокна пуха обычно депигментируются. У взрослых овец шерсть серая (остевые волокна черные, пуховые — белые), с голубоватым оттенком. На морде и ушах, как правило, есть белые отметины. Шерсть в шубах и тулупах не сваливается. Романовская порода отличается плодовитостью. Породу широко используют для улучшения грубошерстных овец во многих районах. Разводят в России и Беларуси.



*Каракульская порода* овец — жирнохвостая, грубошерстная, смушкового направления. Масть у ягнят черная (у 80 % овец), серая, коричневая и «цветная». С возрастом черные овцы седеют, только окраска головы и ног остается без изменений. Шерстный покров новорожденных ягнят состоит в основном из вальковатых и бобовидных завитков, создающих красивый рисунок. С ростом волос завитки разрушаются и образуется шерсть грубого типа. Основная продукция — смушки. Шерсть взрослых овец отличается хорошей валкостью и используется для изготовления грубых шерстяных тканей и ковров. Овцы отличаются выносливостью в условиях жаркого сухого климата, приспособленностью к содержанию на скудных пустынных пастбищах. Разводят в основном в Средней Азии, Казахстане, Иране, Украине.





*Муфлон (Ovis musimon)* — это наиболее мелкая форма диких овец, обитающая на островах Средиземного моря. Он считается диким предком северных короткохвостых овец Европы и Азии.

*Аркар (Ovis arcar)* — более крупное животное, чем муфлон, обитает в горах Казахстана, Средней Азии и Афганистана. Он является предком длиннохвостых и жирнохвостых овец, распространенных на юге Европы и Азии. В настоящее время их используют в скрещивании с тонкорунными овцами для создания новых пород.

*Аргали (Ovis ammon)* — самый крупный представитель баранов весом до 180 кг. Живет в горах Средней Азии, на Камчатке и Аляске. Аргали — предки курдючных овец.

### **Козы**

*Козы (Capra aegagrus)* — наиболее древние домашние животные, их приручили раньше, чем овец. Ученые предполагают, что родиной коз является горная местность, располагающаяся от Балканского полуострова до Гималаев. Дикими предками считают безрогих коз Закавказья и винторогого козла Меркула.

### **Свины**

*Свины (Suidae)* были одомашнены одновременно в Азии, Европе и Африке. Поэтому существует три диких предка современных пород свиней: европейский, восточноазиатский и африканский дикий кабан. Наиболее крупный из них — европейский кабан весом до 350 кг. Известны также средиземноморские свиньи, но они имеют гибридное происхождение.

### **Верблюды**

*Верблюды (Camelis)* представлены двумя видами: двугорбый — бактриан и одnogорбый — дромедар. Это крупные выносливые животные высотой в холке до 2 м и весом до 800 кг. Верблюдов используют в качестве транспортных животных, от них получают мясо, молоко и шерсть. Бактриан и дромедар хорошо скрещиваются между собой, и гибридов (нары) используют как вьючных и транспортных животных.

### **Олени**

*Олени (Cervus)* были одомашнены на Севере еще в период каменного века. Олень существует в одомашненном, диком, а на севере России — в полудиком состоянии. Предком домашнего северного оленя является дикий северный олень.

## Кроли

*Кролики (Oryctolagus)* ведут происхождение от дикого землеройного кролика. Одомашнены в Испании в I в. до н. э. Дикие кролики и в настоящее время обитают в Северной Африке, Южной Европе и в Австралии. Используют кроличий пух, шкурки и питательное мясо.



*Серый великан.* мех серо-русачьей окраски различных оттенков. Выведен полтавскими кролиководами совместно с их коллегами из других регионов бывшего СССР около 40 лет тому назад. Неприхотлив, имеет спокойный нрав и неприязнителен к еде. Самки очень плодовиты.



*Советская шиншилла* — одна из самых крупных пород. Кролики крепкого сложения. По густоте меха Советская шиншилла уступает только Черно-бурой породе. Мех красив, окраска голубовато-серебристая, но зональная, неоднородная. Кролики этой породы выносливы, скороспелы, хорошо приспособлены к климату и кормам. Крольчихи производят в среднем на свет по 7–8 крольчат. Стандартный вес взрослой особи — 5 кг.



*Серебристый.* Привлекает высокой скороспелостью мяса, неприязнительностью к условиям ухода и содержания, живет практически повсеместно. Окраска шкурки от темно- до светло-серебристой. Крольчата рождаются совершенно черными, и волос начинает седеть в первый месяц от рождения, окончательно серебряный отлив устанавливается еще месяца через три-четыре. Обычно взрослый кролик весит 4,5 кг.



*Черно-бурый.* Мех кроликов напоминает роскошное одеяние черно-серебристой лисицы. До сего дня татарстанский совхоз Бирюлинский, где выведена порода местными специалистами, остается поставщиком молодняка черно-бурого кролика в другие хозяйства и кролиководам-любителям. Вес 4,7 кг. У самок ярко выражен материнский инстинкт.





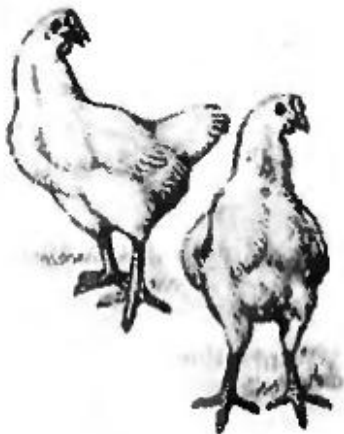
Порода *Бабочка* выведена в Англии. Окраска волоса напоминает крылья бабочки: по белому фону на боках, носу и щеках «набрызганы» черные пятна. На носу и щеках они напоминают форму крыла. Уши, ободки глаз и верхняя половина хвоста — черного цвета. Средний вес — 4,3 кг.



*Калифорнийская* — одна из самых молодых пород, выведена в США. Унаследовала лучшие черты своих предков — Шиншиллы, Русского горностаевого и Новозеландской белой. Отличается своеобразной внешностью: кролик сам белый, лишь уши, лапы и нос либо черные, либо темно-коричневые. Средний вес 3,7–4,8 кг.

## Птицы

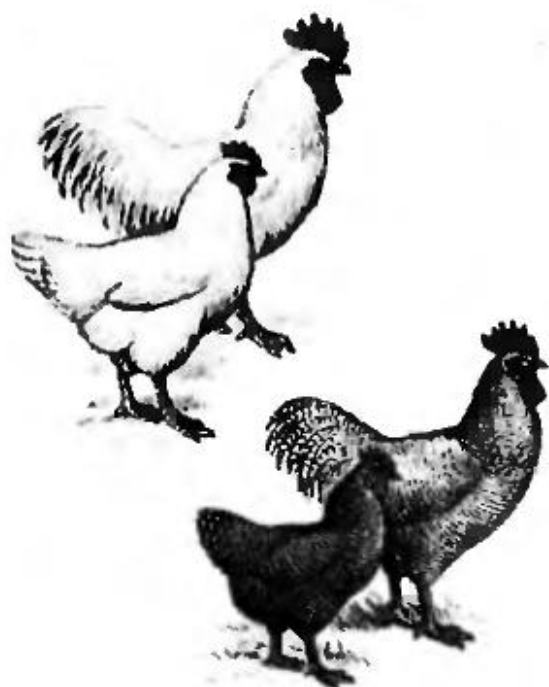
*Птицы (Aves)* были одомашнены значительно позже лошади и собаки, при переходе людей к оседлому образу жизни и земледелию. Впервые домашние куры появились в Индии, они произошли от диких банкивских кур. Диким предком современных пород уток является кряковая и мускусная утки. Домашний гусь произошел от серого дикого гуся и гуся-сухоноса. У птиц используют пух, мясо, от них получают яйца.



*Бройлер* (англ. *Broiler*, от *broil* — жарить на огне) — мясной цыпленок, отличающийся интенсивным ростом, скороспелостью, низкими затратами корма, дающий нежное сочное мясо. Для производства бройлерного мяса используют в основном 2–4-линейный гибридный молодняк от скрещивания сочетающихся специализированных мясных линий кур пород Корниш (отцовская форма) и Белый плимутрок (материнская форма).



*Корнуэльские куры (корниши)* — порода кур мясного направления. Выведена в Великобритании (графство Корнуолл) в XIX в. скрещиванием бойцовских кур Старой английской породы, породы Азиль и Малайской. По окраске оперения выделяются разновидности: темные, красные, палевые и наиболее распространенные — белые. В американский стандарт совершенства включены в 1898 г.



*Плимутрок* (англ. *Plymouth Rock*) — порода кур мясо-яичного направления. Выведена в США во второй половине XIX в. Полосатые, белые и другие разновидности. Полосатые выведены скрещиванием пород Доминиканских кур, Лангшан, Кохинхин, Брама и Яванской; Белые возникли путем мутаций от полосатых Плимутроков, окраска их рецессивная. От скрещивания с белыми Леггорнами получили Плимутрок с доминантной белой окраской. Белый Плимутрок используется как материнская форма в скрещиваниях с породой Корниш (отцовская форма) для производства бройлеров.



*Нью-Гемпшир* — порода кур мясо-яичного направления. Выведена в США (штат Нью-Хемпшир) на основе кур Род-Айленд. В американский стандарт совершенства включена в 1935 г. Оперение золотисто-желтое или светло-коричневое.



*Московские куры* — порода кур мясо-яичного направления. Выведена в хозяйствах Московской области скрещиванием юрловских кур с бурными леггорнами и гемпширами. Утверждена в 1980 г. Оперение у кур черное или черное с желтыми перьями на шее, у петухов желто-бурые перья также в средней части тела.



*Род-Айленд* — порода кур мясо-яичного направления. Выведена в США (штаты Род-Айленд и Массачусетс) во второй половине XIX в. скрещиванием местных кур с палевыми кохинхинами, доминиканскими, красно-бурыми малайскими и бурными леггорнами. Оперение красное, встречаются черные перья в хвосте и на шее.





*Леггорн* — порода кур яичного направления. Выведена в XIX в. в США скрещиванием итальянских белых кур с минорками, испанскими, бойцовскими и другими породами. Название породы от итальянского порта Ливорно (англ. *Leghorn*), откуда вывозились местные куры. Оперение белое, бурое, палевое, черное, голубое; наиболее распространены белые Леггорны, которые хорошо акклиматизируются, выносливы, скороспелы.

#### **4.2. Изменения животных в процессе одомашнивания**

В процессе одомашнивания у животных произошли глубокие изменения признаков и свойств. Домашние животные более пластичны, чем их дикие предки. Это выражается в более широком ареале их обитания и многообразии генетической изменчивости, которая касается не только продуктивности животного, но и морфологических, анатомических и физиологических изменений организма.

##### *Изменения в морфологии:*

- масть у диких животных преимущественно одноцветная и покровительственная, а у сельскохозяйственных животных она очень разнообразна, например, у лошадей — от темной до светлой и пегой; у крупного рогатого скота — от черно-пестрой до рыжей и вишневой и др.;
- тип телосложения меняется в связи с направлением продуктивности (например, у крупного рогатого скота молочные породы имеют узкотелый тип, а мясные — широкотелый);
- вес и размеры тела варьируют у сельскохозяйственных животных одного вида (например, лошади тяжеловозы весят до 1000 кг, а пони — до 250 кг; гиссарская овца в 2,5 раза крупнее каракульских овец; крупная белая порода свиней в 14 раз тяжелее карликовых свиней, которые весят 6–8 кг).

##### *Изменения в анатомии:*

- скелет и череп: кости менее прочные, и в них меньше солей кальция, произошло укорочение лицевой части черепа, у крупного рогатого скота уменьшились длина и толщина рогов, у свиней меньше размер клыков, у овец часто наблюдается горбоголовость и горбоносость, увеличилось число хвостовых и грудных позвонков, например, у дикой свиньи 13–14 грудных позвонков, а у домашней — 16;

- строение кожи и волосяного покрова: появилась складчатость кожи, увеличился слой подкожной жировой клетчатки (особенно у пород мясного направления), у овец шерстной породы тоньше стали волосы и увеличилась их извитость;
- строение мышц: они сильнее развиты и могут прорастать жиром, образуя так называемое «мраморное» мясо;
- строение и соотносительное развитие внутренних органов: увеличились размеры органов пищеварения, особенно кишечника, а масса сердца, почек и объем легких у большинства животных уменьшилась (кроме заводских пород быстроаллюрных лошадей, у которых, наоборот, увеличилась).

#### *Изменения в физиологии:*

- у крупного рогатого скота более развиты органы молокообразования с усиленной функцией;
- возросла плодовитость, потому что у диких животных больше образуется гамет, способных к оплодотворению, а у домашних животных увеличивается число живых детенышей, полученных от одной самки за год;
- раньше наступает половая зрелость;
- отсутствует сезонность в размножении (например, дикая свинья поросится раз в год, а домашняя имеет в 5 раз больший и с усиленной функцией яичник, потому в год дает 2–3 помета);
- изменились тип нервной деятельности, темперамент, поведенческие реакции животных. В опытах Д.К. Беляева показана большая роль селекции по поведению животных на скорость формообразовательных процессов и характер их протекания (например, длительный отбор лисиц на свойства поведения способствовал более быстрому их одомашниванию и возникновению новых признаков и свойств).

У сельскохозяйственных животных, естественно, повысился тот тип продуктивности, ради которого их выращивают. Так, удои крупного рогатого скота за лактацию колеблются от 3 000 до 25 000 кг молока. У кур яйценоскость достигает 270–300 яиц в год. У дикой свиньи рождаются 3–4 поросенка, а у свиней современных пород — 10–20 поросят.

Однако наряду с полезными признаками у домашних животных возникают и признаки, не имеющие значение в повышении продуктивности. Их называют доместикационными (например, висящие уши у некоторых пород свиней, укорочение черепа, хвост крючком у собак и пр.). Эти изменения возникают в результате накопления мутаций, отставшихся у диких предков естественным отбором. При этом играет роль также комбинативная изменчивость, возникающая при скрещивании, и соотносительная изменчивость, при которой в результате отбора по продуктивности изменялись морфология и физиология животных.



### 4.3. Понятие о породе и ее характерные признаки.

#### Распространение пород

Все виды домашних животных делят на породы. Порода в зоотехнии является основной систематической единицей, как в зоологии вид. Порода — это итог эволюции сельскохозяйственных животных, основное средство производства в животноводстве. Всего в мире насчитывается около 3000 пород, из них крупного рогатого скота — 1000, свиней — 200, овец — 160, коз — 20, лошадей — 250, птицы — 230, кроликов — 60, собак — 400, оленей — 12 и т.д.

Впервые понятие «порода» возникло в XII в., когда человек начал сознательно скрещивать животных. При этом особенно подчеркивались их общность происхождения, неизменность и постоянство признаков. Ч. Дарвин определял породу как «вид и разновидность домашних животных, созданных трудом человека и приспособленных для удовлетворения его потребностей». Обобщая существующие в селекции и животноводстве понятия породы, можно дать следующее определение.

**Породой** называется целостная группа животных одного вида, созданная трудом человека в определенных социально-экономических условиях, имеющая общую историю развития и происхождения, общность к требованиям технологии производства и природным условиям, отличающаяся от других пород характерными признаками продуктивности, типом сложения и стойко передающая свои качества потомству. Характерные признаки породы:

- общность происхождения;
- приспособленность к разведению в конкретных почвенно-климатических условиях;
- наличие определенных хозяйственно полезных качеств;
- устойчивость наследственности;
- большая внутрипородная изменчивость признаков;
- необходимая для разведения численность.

Численность породы — очень важный ее признак, по вопросу которого у ученых существовало несколько точек зрения. Например, П.Н. Кулешов считал, что в породе должно быть несколько тысяч особей. А.С. Серебровский, исходя из необходимости оценки производителей по качеству потомства, указывал, что в породе должно быть не меньше 20 тысяч животных. Д.А. Кисловский установил, что минимально в породе должно быть 4,5 тысячи маток и 150 производителей. При этих условиях можно избежать родственного спаривания животных и его вредных последствий.

Все породы по-разному распространены на земном шаре. В связи с этим выделяют четыре типа пород.

*Породы широкого ареала* имеют огромное поголовье (десятки миллионов голов) и распространены повсюду. Примеры: Черно-пестрая и Симментальская у крупного рогатого скота, Крупная белая свинья, Чистокровная верховая лошадь, Каракульская овца.

*Породы межзональные* находятся в нескольких почвенно-климатических и экономических зонах. Их поголовье гораздо меньше, чем у пород широкого ареала. Примерами таких пород служат: Швицкая и Красная степная у крупного рогатого скота, Орловский рысак и Английская чистокровная лошадь, Цигайская овца.

*Породы зональные* встречаются в одной почвенно-климатической зоне. Численность поголовья таких пород еще меньше, чем у межзональных. Примеры: Бестужевский скот в Среднем Поволжье, Украинская степная белая и Северокавказская породы у свиней, Казахская тонкорунная и Ставропольская породы овец, Ахалтекинская порода лошадей.

*Локальные породы местного значения* занимают обычно область или край, имеют незначительную численность. Например, породы крупного рогатого скота Кавказа, Карабахская, Печорская и Вятская лошади и Романовская овца.

Зональные и локальные породы характеризуются большой приспособленностью к конкретной зоне разведения и являются ценным материалом для селекционера как живой «банк генов».

#### **4.4. Основные факторы породообразования**

На процесс породообразования влияют ряд факторов, решающими из них являются социально-экономические. Пороодообразование начало бурно развиваться в XVIII–XIX вв., чему способствовали рост городов, уменьшение населения, занятого в сельскохозяйственном производстве, увеличение спроса на продукты, сырье для промышленности и т.д. В этой связи происходило укрупнение хозяйств и концентрация капитала в сельском хозяйстве, начала развиваться зоотехническая наука. Возникла потребность в племенном скоте, особенно в ценных производителях. Именно в это время были созданы породы сельскохозяйственных животных мирового класса:

- в Англии — мясные породы крупного рогатого скота Шортгорнская и Герефордская, Лейстерская овца, Крупная белая свинья;
- в Германии — молочная порода крупного рогатого скота — Остфризская;
- в Голландии — Голландская порода крупного рогатого скота;



— в Швейцарии — молочно-мясные породы крупного рогатого скота — Симментальская и Швицкая.

По мере развития сельскохозяйственного производства направление животноводства менялось несколько раз. Например, Шортгорнская порода крупного рогатого скота выводилась в Англии как классическая мясная, однако в связи с требованиями рынка в 1900 г. были созданы мясо-молочный и молочный типы шортгорнов. В Украине Серая украинская порода крупного рогатого скота имела мясо-рабочее направление, но в XIX в. увеличился спрос на мясо и молоко, и порода была преобразована в молочно-мясную.

Таким образом, порода является исторической категорией: — выживают экономически более выгодные и продуктивные. Но многие исчезнувшие породы имели большую генетическую ценность, поэтому перед селекционерами стоит важная задача — провести сбор и сохранить исчезающие породы.

На формирование признаков и свойств породы большое влияние оказывают особенности почвы, рельефа и климата. Например, в Швейцарии, где горный климат и рельеф, симментальский скот имеет глубокую и широкую грудь, крепкий костяк, прямую постановку задних конечностей. А в Голландии, в условиях равнин, голландская порода крупного рогатого скота имеет тонкий костяк, тонкую кожу, ровную линию верха и равномерно развитые мышцы. В районах жаркого климата в связи с заболеванием пироплазмозом наиболее пригоден для разведения зебувидный скот. В условиях альпийских лугов целесообразнее разводить овец типа горный меринос или архаромеринос. Таким образом, особенности почвы, рельефа и климата имеют значение не только при создании породы, но и для акклиматизации пород.

И, наконец, важную роль в формировании хозяйственно-полезных признаков пород играет система упражнений органов и тканей организма. Например, Английская скаковая и Орловская рысистая породы лошадей с раннего возраста тренируются на скорость бега и выносливость, а тяжеловозные породы — на грузоподъемность.

#### **4.5. Классификация пород**

Чаще всего при классификации пород учитывают количество и качество труда, затраченное на их выведение или направление продуктивности, либо место происхождения.

По количеству и качеству труда, затраченного на выведение, породы делят на аборигенные, заводские (культурные) и переходные.

*Аборигенные породы* формировались стихийно, главным образом под влиянием естественного отбора, поэтому хорошо приспособлены к конкретным условиям обитания. Эти породы также характеризуются уни-

версальностью в продуктивности, позднеспелостью, необычайной выносливостью, крепостью телосложения и меньшей вариабельностью хозяйственно-полезных признаков. Такие породы имеют, как правило, древнее происхождение, например, якутский скот, киргизская лошадь.

*Заводские и культурные породы* созданы путем длительного направленного отбора и подбора. В результате такая порода имеет определенную структуру, повышенную наследуемость признаков, высокую продуктивность и скороспелость. Для них также характерна высокая изменчивость продуктивности, например, вариабельность по молочности у крупного рогатого скота от 1500 до 27 000 кг, а у аборигенных пород — 300—1000 кг; от аборигенных пород овец настриг шерсти составляет 1—2 кг, а от заводских — от 5 до 35 кг.

*Переходные породы* занимают промежуточное положение. В их образовании значительную роль играли искусственный отбор, улучшение условий кормления и содержания. Особенностью таких пород является неоднородность структуры, так как ценная часть породы подвергается улучшению, а худшая часть остается низкопродуктивной, например, кабардинская и финская лошадь.

Такая классификация пород в значительной мере условна, так как все породы регулярно улучшаются. Например, многие переходные породы крупного рогатого скота в последние годы стали заводскими (ярославская, красная горбатовская), а некоторые примитивные породы — переходными.

По *направлению продуктивности* породы делят на специализированные и комбинированные. Например, породы крупного рогатого скота бывают молочные, мясные, мясо-молочные и молочно-мясные. Породы овец классифицируют как шерстные, мясо-шерстные, смушковые и пр. Породы свиней — на мясные, сальные и мясо-сальные. Породы кур — на яичные, мясные и яично-мясные. В настоящее время существует тенденция уменьшения пород скота двойной продуктивности, например, симментальская порода крупного рогатого скота вытесняется специализированной черно-пестрой. Хотя селекция на новый молочный тип симменталов продолжается. Аналогичный процесс протекает и в других отраслях животноводства.

Классификация пород сельскохозяйственных животных *по месту происхождения* в настоящее время практически утратила свое значение, так как при создании и совершенствовании современных пород широко используют разные типы скрещиваний. Но в связи с тем что для формирования породных качеств и свойств почва, климат и рельеф имеют большое значение, для некоторых видов сельскохозяйственных животных такая классификация все же существует. Например, крупный рогатый скот классифицируют как горный (симментальская и кав-



казская породы), низменный (черно-пестрая порода), приморский (голландская порода), островной (джерсеи и гернсеи), континентальный (холмогорская и бестужевская породы); лошадей делят на восточных (арабская и ахалтекинская породы) и западных (английская чистокровная и арденны).

#### 4.6. Структура породы

Основными единицами породы являются отродье, породная группа, внутрипородный тип, линия, семейство и завод.

*Отродьем* называют часть породы, хорошо приспособленную к условиям зонального разведения. Оно возникает в результате экологического расчленения породы, например, в симментальской породе образовалось воронежское отродье, в Башкирии разводят башкирское отродье бестужевского крупного рогатого скота, завезенного из Ульяновской области.

*Породная группа (подпорода)* — это большая группа животных, участвующая в пороодообразовании, но не имеющая устойчивых признаков породы.

*Внутрипородный (зональный) тип* — это группа животных, являющаяся частью породы и имеющая, кроме общих для данной породы свойств, некоторые специфические особенности в направлении продуктивности, характере телосложения и конституции, лучше приспособленная к условиям зоны разведения, устойчивая к неблагоприятным факторам среды и заболеваниям. Например, в бестужевской породе крупного рогатого скота два основных типа — мясо-молочный и молочный. Первый — широкотелый, с большой живой массой, скороспелый. Второй имеет меньшую массу, но высокую молочную продуктивность.

*Линией* называется группа животных в пределах породы, происходящая от одного выделяющегося производителя и вследствие направленной селекции поддерживающая с ним сходство по важнейшим признакам. Во главе линии — ценное в продуктивном и племенном отношении животное. Число линий в породе варьирует в зависимости от поголовья, географического распространения породы и методов племенной работы. Но в любом случае линий не должно быть меньше пятнадцати или двадцати.

*Семейством* называется группа, состоящая из нескольких поколений женского потомства, лучших по племенным и продуктивным качествам маток-родоначальниц. Семейству присущи определенные признаки и свойства.

*Завод* — это группа животных, обладающая особенностями телосложения и продуктивности, характерными только для данного племенного завода и его дочерних хозяйств.

Таким образом, любая культурная заводская порода имеет сложную структуру, большую внутрипородную изменчивость по важнейшим хозяйственно-ценным признакам. Это относительное постоянство признаков и свойств породы есть результат углубленной племенной работы, а не чистоты происхождения, как считалось раньше. Ведь абсолютно чистых по происхождению пород нет. Все породы, в основном, возникли в процессе скрещивания.

Любая порода делится на племенную и неплеменную (пользовательную) части. Племенная часть — наиболее ценное чистопородное поголовье породы, которое должно составлять 8–12 % общего поголовья. Наиболее ценное поголовье сосредоточено на племенных заводах, выращивающих молодняк для пополнения и улучшения стад неплеменных ферм.

Чтобы поддержать продуктивные и племенные качества породы на высоком уровне, нужна система племенной работы и с единицами породы, и с породой в целом. Поэтому селекционеры составляют план племенной работы на 10–15 лет, в котором определяется основное направление селекционной работы.

#### **4.7. Акклиматизация пород**

Развитие животноводства тесно связано с акклиматизацией пород, т.е. приспособлению к меняющимся факторам внешней среды. При этом животные должны нормально размножаться и сохранять высокую продуктивность.

При изучении проблемы акклиматизации установлено, что взрослые животные акклиматизируются хуже, чем молодые. Животные южных регионов лучше акклиматизируются в условиях холодного климата, чем животные северных регионов на юге. Ученые показали также, что гибридные животные акклиматизируются лучше, чем чистопородные.

Разные породы неодинаково переносят акклиматизацию. Есть породы, легко адаптируемые к новым условиям, например, симментальская. Другие породы акклиматизируются медленно, животные болеют, снижают продуктивность, но через несколько поколений порода приспособливается. И, наконец, некоторые породы не в состоянии акклиматизироваться в новых условиях. Прежде у них начинается перерождение, затем — захудалость и, наконец, наблюдается вырождение породы. При перерождении породы снижается ее продуктивность, и по ряду признаков животные приближаются к аборигенным породам. Захудалость породы характеризуется нарушением пропорциональнос-



ти телосложения, появлением пороков экстерьера и падением продуктивности. При вырождении породы наблюдаются резкое ослабление конституции животного, дальнейшее падение продуктивности, понижение плодовитости, появляются уродства, половые аномалии и пр.

Во всех странах существуют программы по акклиматизации животных заводских пород. Например, при изучении акклиматизации мясного скота в Узбекистане наиболее пригодной оказалась порода Санта-Гертруда. Ведутся работы по акклиматизации яка в Якутии и на Кавказе, украинского степного скота в Казахстане и т.д.

#### **4.8. Проблема сохранения генофонда редких и исчезающих пород**

Как известно, порода — это историческая категория и вечно существовать не может. Чем выше уровень развития общества, тем интенсивнее животноводство и сильнее идет процесс межпородной конкуренции, в результате которого создаются новые породы. За последние 100 лет в мире исчезло более 250 пород, из них крупного рогатого скота — 30, овец — 80, лошадей — 80, свиней — 10. Под угрозой исчезновения из 1200 пород в Европе находятся 200, например, Ярославский, Холмогорский, Серый украинский, Бестужевский и Красный горбатовский крупный рогатый скот. В связи с этим для сохранения генофонда редких и исчезающих пород предусматривается создание:

- генофондных хранилищ для длительного хранения глубокозамороженных гамет, зигот и эмбрионов с целью их последующего воспроизведения;
- специальных генофондных ферм на основе отбора чистопородных животных, отвечающих типу и стандарту породы и экстерьера. Инбридинг при этом крайне нежелателен, поэтому в основе размножения стада должно быть замкнутое чистопородное разведение с аутбредным типом подбора родительских пар и ротацией линий. Таким образом, в стаде должно быть три-пять разных генеалогических линий по два быка в каждой;
- банка генов с использованием современных достижений биотехнологии.

Для небольших заводских пород в целях восстановления численности необходимо применять возвратные скрещивания с использованием производителей, полученных в последние годы.

Таким образом, сохранение генофонда редких и исчезающих пород — важнейшая государственная проблема, для решения которой необходимы усилия ученых-селекционеров, генетиков, экономистов, юристов. Генофонд отечественных пород — это общенародное достояние и его нужно беречь.

## Вопросы для повторения

1. Опишите основные центры одомашнивания сельскохозяйственных животных.
2. Как изменяются животные в процессе одомашнивания? Приведите примеры домостикационных признаков.
3. Что такое порода? Опишите характерные признаки породы. Расскажите о структуре породы и основных факторах породообразования.
4. Почему порода не может существовать вечно, а срок существования разных пород различен?
5. По каким критериям осуществляется классификация пород?
6. Есть ли абсолютно чистые по происхождению породы?
7. Что называют племенной частью породы?
8. Что нужно делать для того, чтобы поддержать продуктивные и племенные качества породы на высоком уровне?
9. Как осуществляется акклиматизация пород?
10. Как решается проблема сохранения генофонда редких и исчезающих пород?



# Глава 5

## БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

### 5.1. Типы размножения растений

Для удачного осуществления селекционного процесса необходимо знать биологию размножения данного объекта. *Размножение* — присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Способы размножения растений крайне разнообразны. Обычно выделяют три типа размножения: бесполое, вегетативное и половое.

*Бесполое размножение* — наиболее древняя в эволюционном плане форма размножения. Способы бесполого размножения могут быть различными, но все они характеризуются отсутствием полового процесса и осуществляются без участия половых клеток. Бесполое размножение широко распространено у одноклеточных организмов, но свойственно и многим многоклеточным — грибам, растениям, животным, например полиэмбриония у позвоночных. Происходит бесполое размножение путем отделения от материнского организма большей либо меньшей ее части и превращения в дочерний организм, а также путем развития специально предназначенных для размножения образований (одноклеточных спор, многоклеточных геммул у губок или статобластов у мшанок), которые затем отделяются и дают начало дочерним особям. Гартман в 1924 г. предложил ограничить понятие «бесполое размножение» только явлением агамной цитогонии, т.е. размножением посредством неполовых клеток, при следующих процессах:

- при делении простейших пополам;
- при множественном делении простейших — шизогонии;
- при размножении единичными клетками (спорами) у многоклеточных растений.

Отделение от материнского тела многоклеточных частей обычно относят к вегетативному размножению. Бесполое размножение редко бывает единственной формой размножения особей данного вида и, как правило, осуществляется наряду с половым размножением, т.е. происходит чередование поколений. Вместе с тем одному виду могут быть свойственны разные способы бесполого размножения, например, у многих растений наблюдается как спорообразование, так и размножение побегами.

*Вегетативным размножением* называют образование новой особи из части родительской. Некоторые биологи противопоставляют его бесполому размножению одноклеточных организмов, так как считают, что оно возникло вторично и независимо в разных группах организмов.

Вегетативное размножение так же, как и бесполое размножение одноклеточных организмов, приводит к образованию клонов — генетически однородных групп особей.

Вегетативное размножение может происходить следующими путями:

- специализированными или неспециализированными участками таллома (слоевища) — у водорослей, грибов, лишайников;
- с помощью корневища — у папоротниковидных и покрытосеменных;
- участками стебля, например, усами у земляники, отводками у крыжовника и винограда;
- корнями, например, корневыми отпрысками у малины;
- листьями, например у бегонии;
- специализированными органами вегетативного размножения (видоизмененными побегами — луковицей, клубнем; видоизмененными корнями — корнеплодами; корневыми клубнями);
- почками, например у плодовых деревьев.

С помощью вегетативного размножения в селекции растений можно решать следующие задачи:

- увеличивать число элитных растений для повышения сбора семян, изучения проявления количественных и качественных признаков, испытания материала на урожайность и в разных экологических условиях;
- сохранять константные формы, необходимые для селекционной работы (гетерозиготные растения, химеры и соматические мутанты, например, картофеля, плодовых и ягодных растений; триплоиды, например, банана, некоторых сортов чая, яблони и груши; анеуплоиды для селекционной работы; гибриды от скрещивания форм с разным числом хромосом, например, сахарного тростника и мяты перечной; растения со стерильной пылью, например, некоторые сорта персика; растения с дегенеративными яйцеклетками, например, некоторые сорта винограда).

В селекционной практике, как правило, используют такие четыре типа вегетативного размножения:

- деление растений на части, например, деление кустов при селекции риса, многолетних трав, декоративных и овощных многолетников, ряда кустарников;
- черенкование, например, сахарного тростника, плодовых деревьев, винограда, кустарников;
- отводки, например, плодовых и ягодных культур;
- прививки, т.е. пересадки части одного растения на другое, например, в селекции плодовых культур и реже в селекции полевых и овощных культур.



К половому размножению относят различные формы размножения организмов, при которых новый организм развивается из зиготы, образующейся в результате слияния женских и мужских половых клеток. Такой путь размножения организмов является более прогрессивным, так как при этом увеличивается генетическая изменчивость за счет рекомбинационных процессов, что благоприятствует естественному отбору.

Эволюционно позже у растений возникла редуцированная форма полового размножения — *апомиксис*, т.е. развитие зародыша без оплодотворения. К настоящему времени установлено наличие апомиксиса более чем в 300 родах из 96 семейств цветковых растений. Чаще всего он встречается в семействах злаков, сложноцветных, розовых, рутовых и пасленовых. Апомиксис может быть наследственным (регулярным) или ненаследственным (случайным). Кроме того, различают автономный апомиксис, при котором зародыш развивается без опыления и раздражения рыльца пестика, и в разной степени индуцированный апомиксис, при котором для развития зародыша требуется опыление или даже прорастание пыльцы на рыльце пестика, а иногда и оплодотворение центрального ядра зародышевого мешка как у мятлика лугового.

Самая распространенная форма апомиксиса у цветковых растений — это *редуцированный апомиксис*, при котором зародыш гаплоидный. Эта форма апомиксиса известна в 16 семействах, в том числе у свеклы, хлопчатника, льна, кукурузы, ячменя и пшеницы. Реже встречается *нередуцированный апомиксис*, при котором зародыш диплоидный. Так происходит размножение у мятлика, лютиков, манжеток, зверобоев, одуванчиков, табака, тыквы и хмеля.

Существуют и другие формы апомиксиса, например *апогамия*, при которой гаметы не образуются, а гаплоидный или диплоидный зародыш развивается из синергиды или антиподы. В случае *адвентивной эмбрионии* зародыш развивается вне зародышевого мешка из клеток семяпочки. При этих формах апомиксиса часто развивается несколько зародышей в одном семени. Это явление получило название полиэмбрионии и часто наблюдается у цитрусовых. В случае *партенокарпии* семяпочки развиваются без стимуляции и оплодотворения, и при этом плод образуется без семян, например, у банана, ананаса, мандарина, лимона, инжира и др. Генетические особенности апомиксиса используют в селекции некоторых культурных растений.

## 5.2. Спорогенез, гаметогенез и оплодотворение растений

Половое размножение растений осуществляется путем слияния половых клеток. Процесс формирования половых клеток у растений проходит два этапа: *спорогенез* — образование гаплоидных клеток (спор) и *гаметогенез*, при котором в результате ряда делений гаплоидных клеток образуются зрелые гаметы.

*Микроспорогенез* — процесс образования мужских гаплоидных микроспор. При этом в субэпидермальной ткани молодого пыльника обособляется специальная спорогенная ткань — археспорий. Каждая клетка археспория проходит два мейотических деления, в результате которых из одной археспориальной клетки образуются четыре гаплоидных микроспоры. Такие клетки расположены четверками и называются клеточными тетрадами. У однодольных растений каждое деление ядра в мейозе, как правило, сопровождается цитокинезом (делением клетки), а у двудольных — оба деления клетки наступают одновременно по окончании мейоза. При созревании клеточные тетрады распадаются на отдельные микроспоры с образованием внутренней (интина) и наружной (экзина) оболочек. Наружная оболочка — грубая, кутинизированная, приспособленная для переноса пыльцы и ее прилипания к рыльцу пестика.

*Микрогаметогенез* — процесс образования функциональных мужских половых клеток у растений, т.е. зрелых гамет. При этом гаплоидное ядро микроспоры один раз митотически делится и образует два ядра: вегетативное и генеративное. Вегетативное ядро больше не делится, вокруг него формируется вегетативная клетка, в которой накапливаются питательные вещества, необходимые для деления и роста генеративной клетки. Генеративная клетка содержит меньше цитоплазмы и делится еще раз путем митоза либо в пыльцевом зерне, либо в процессе прорастания пыльцевой трубки. В результате из генеративной клетки образуются два спермия.

*Мегаспорогенез* — процесс образования женских гаплоидных мегаспор. При этом в субэпидермальной ткани молодой семязпочки обособляется археспориальная клетка, чаще всего одна. Она растет и превращается в материнскую клетку мегаспоры, которая проходит два деления мейоза и в результате образуется тетрада мегаспор. Обычно три гаплоидных мегаспоры дегенерируют, а одна продолжает развиваться и вступает в мегагаметогенез.

*Мегагаметогенез* — процесс образования функциональных женских гамет. При этом мегаспора растет и идет ряд делений ядра, а не клетки. У разных систематических групп растений число митозов ядра варьирует от 1 до 3. У 70% покрытосеменных таких делений три. В результате этого образуется 8 наследственно одинаковых ядер, которые занимают полярное положение: 4 — у микропиле и 4 — у противоположного халазального конца. Затем по одному ядру от каждого полюса движутся к центру зародышевого мешка, сливаются и образуют диплоидное центральное ядро зародышевого мешка. Оставшиеся у полюсов по три ядра формируют следующие клетки: у микропиле образуются 1 яйцеклетка и 2 синергиды, у халазального конца образуются 3 антиподы.



Однако у разных групп растений мегагаметогенез может протекать по-разному. Описанный выше способ, при котором зародышевый мешок развивается из одной гаплоидной споры, относят к моноспорическому типу развития. Если к мегагаметогенезу приступают две мегаспоры — то такой путь развития называется биспорическим, если 4 мегаспоры — то тетраспорическим.

Сущность процесса оплодотворения заключается в слиянии двух гаплоидных ядер — мужского и женского. Цитологический механизм оплодотворения у голосеменных описан русским ботаником Н.Н. Горожанкиным в 1880 г., а у покрытосеменных — Э. Страсбургером в 1884 г. Процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных был открыт С.Г. Навашиным в 1898 г.

При попадании пыльцевых зерен на рыльце пестика время начала прорастания у разных растений варьирует в зависимости от внешних условий и состояния рыльца и пестиков: у свеклы — 2 часа, кок-сагыза — 5 минут, кукурузы и сорго — немедленно. Признаком прорастания является набухание и увеличение объема пыльцевого зерна. Затем через пору в экзине вытягивается интина и из нее образуется пыльцевая трубка, обычно одна. Но у мальвовых или тыквенных таких трубок может быть несколько, хотя полного развития все равно достигает только одна. Характер роста пыльцевых трубок обусловлен генетически. Если на рыльце прорастает несколько пыльцевых зерен, то чем их больше, тем медленнее они прорастают. В процессе роста пыльцевая трубка достигает микропиле и при соприкосновении с синергидами лопается, а синергиды при этом разрушаются. Однако у некоторых растений пыльцевая трубка подходит к зародышевому мешку через халазальную часть семязпочки.

По пыльцевой трубке спермии попадают внутрь зародышевого мешка. Один проникает в яйцеклетку и сливается с ее ядром. Это центральный момент оплодотворения. Образуется клетка — зиготой, из которой впоследствии развивается зародыш семени. Второй спермий сливается с ядром центральной клетки зародышевого мешка. Образовавшаяся триплоидная клетка дает начало эндосперму.

У растений условно можно выделить два типа оплодотворения:

- тип сложноцветных (аналогичен типу морского ежа у животных), при котором яйцеклетка вполне зрелая, а спермий в состоянии незавершенной телофазы растворяет оболочку ядра яйцеклетки, переходит в интерфазу, и ядра тут же сливаются;
- тип лилейных (аналогичен типу аскариды у животных), при котором спермий проникает в яйцеклетку в состоянии поздней телофазы. Ядра не сливаются, а находятся рядом и готовятся к делению самостоятельно. Их слияние, т.е. объединение материнского и отцовского геномов, происходит только в метафазе первого деления зиготы.

### 5.3. Основные системы опыления растений

Эффективность отбора и успех селекционера в значительной степени зависят от системы опыления, т.е. способа размножения растений. Существуют две основные системы опыления:

- самоопыление (эндогамия или аутогамия);
- перекрестное опыление (экзогамия или аллогамия).

*Эндогамия* — процесс, в котором участвуют женские и мужские генеративные клетки только одного растения. Опыление обеспечивается за счет наличия обоеполых цветков, т.е. цветков, имеющих и пестик с рыльцем, и пыльцевые зерна в пыльниках. Но самоопыление может происходить и в том случае, когда на одном растении генеративные органы пространственно отдалены друг от друга.

Путем самоопыления размножается множество видов растений. У одних видов самоопыление составляет почти 100%, а у других возможно в некоторой степени и перекрестное опыление. Процент перекрестного опыления у эндогамных растений зависит от генотипа каждого вида, внешней среды и их взаимодействия. В условиях, благоприятствующих длительному цветению и раскрытию цветков, процент перекрестного опыления возрастает. К эндогамным растениям относят такие, у которых самоопыление является правилом, а перекрестное опыление — исключением, составляющим менее 4%. Примерами эндогамных растений являются: пшеница, ячмень, овес, рис, просо, лен, сорго, хлопчатник, фасоль, горох, вика, бобы, соя, нут, арахис, томаты, баклажаны, салат, персик, абрикос, цитрусовые, некоторые сорта винограда.

Механизмов, обеспечивающих самоопыление, известно мало. Типичным примером является *клеистогамия*, т.е. прохождение опыления в еще закрытом цветке. Так проходит опыление у ячменя, еще до того, как колос вышел из листового влагалища. У пшеницы и овса при холодной и влажной погоде, а также при сильной жаре и засухе опыление тоже проходит в закрытом цветке. У некоторых растений, например, хлопчатника или томатов, из тычинок вокруг пестика образуются своеобразные ножны, через которые должен прорасти пестик и при этом опылиться. Это тоже своего рода механизм, обеспечивающий эндогамию.

Однако еще Ч. Дарвин в 1862 г. на основании своих опытов с орхидеями пришел к выводу, что природа питает отвращение к постоянному самоопылению, и отметил существенную пользу перекрестного опыления. И действительно, огромное число видов растений размножается с помощью системы перекрестного опыления.

*Экзогамия* — система размножения, при которой мужские половые клетки одного растения оплодотворяют женские половые клетки другого растения. Оплодотворение происходит при помощи ветра, насеко-



мых, птиц, а в отдельных случаях и в водной среде. Одни виды характеризуются полным разделением полов. Это так называемые двудомные растения, например, хмель, конопля, шпинат, спаржа, дынное дерево, финиковая пальма. У других видов генеративные органы разделены на одном и том же растении. Такие растения называются однодомными, например, кукуруза, арбуз, дыня, тыква, клещевина, грецкий орех, каштан. И, наконец, третьи виды имеют обоеполые цветки, но различные механизмы, препятствующие самоопылению. Примеры таких растений — рожь, гречиха, подсолнечник, сахарная свекла, репа, рапс, капуста, цикорий, мак, картофель, табак, яблоня, груша, слива, маслина. В основном у большинства видов имеются обоеполые цветки, и перекрестное опыление полностью гарантировано или поддерживается наравне с самоопылением. Для этого выработались в процессе эволюции особые механизмы генетической, морфологической и физиологической природы, приведшие к возникновению несовместимости.

#### 5.4. Генетика эндогамных растений

С точки зрения генетики самоопыление представляет собой близкородственное скрещивание — инбридинг. У всех особей самоопыление приводит к гомозиготизации, если не происходит перекрестного опыления и не возникает мутаций.

Впервые генетические процессы в популяции эндогамных растений были изучены датским ученым В. Иогансенем и опубликованы в цикле работ в 1903, 1909, 1926 гг. Он исследовал эндогамное растение — фасоль и пришел к выводу, что в пределах сорта не все растения одинаковы, а существует внутрисортная изменчивость. В одном из сортов фасоли он провел индивидуальный отбор и выделил 19 типов растений, различавшихся по длине стебля, скороспелости, размеру семян и другим признакам. Изучив потомство этих 19 типов, В. Иогансен обнаружил, что потомство внутри каждого типа является однородным по всем признакам. Таковую генетически однородную форму растений, дающую однотипное потомство, он назвал *чистой линией*. В. Иогансен показал, что в пределах чистой линии отбор неэффективен. Это связано с ее генетической структурой: ведь, по сути, это потомство гомозиготного растения. Так как все особи в чистой линии гомозиготные, генетическая изменчивость в ней отсутствует, а вся наблюдаемая изменчивость является модификационной, т.е. обусловлена внешней средой. Для доказательства этого В. Иогансен разделил семена на крупные, средние и мелкие и после их посева получил одинаковый урожай.

Однако чистая линия не обязательно гомозиготная по всем признакам. В ней могут возникать наследственные изменения или вследствие мутаций, или в результате случайного перекрестного опыления. Эти две причины и служат источником генетической изменчивости в чис-

той линии. При этом если естественная среда будет благоприятствовать гетерозиготам (они более жизнеспособны и продуктивны), то в результате в линии в течение длительного времени будет поддерживаться гетерозиготность. Однако вероятность всего этого весьма мала, поэтому чистая линия обычно очень однородна.

Таким образом, проводить отбор в сорте, состоящем из одних эндогамных растений (пшеница, ячмень, томаты, соя и пр.) можно только в том случае, если он не является чистой линией. В противном случае отбор неэффективен и для достижения чего-то лучшего надо применять другие методы селекции.

После гибридизации эндогамных растений довольно быстро идет гомозиготизация. Процентный состав гомозиготных особей в любом поколении можно рассчитать по формуле:

$$X = \left( \frac{2^m - 1}{2^m} \right)^n,$$

где  $X$  — доля гомозиготных особей;  $m$  — число поколений самоопыления;  $n$  — число пар аллельных гетерозиготных генов.

Эту формулу можно применять в том случае, если все генотипы обладают одинаковой жизнеспособностью и гены не сцеплены с полом.

Если заложить популяцию эндогамных растений, в которой в разном соотношении будут представлены гомо- и гетерозиготы по одному гену, то в такой популяции при отсутствии отбора постепенно нарастает количество гомозигот и уменьшается доля гетерозигот. Через  $n$ -поколений в такой популяции будет следующее соотношение генотипов:

$$AA = 2^n \times (2 \times K_{Aa} + K_{aa}) - K_{Aa},$$

$$Aa = 2 \times K_{Aa},$$

$$aa = 2^n \times (2 \times K_{Aa} + K_{AA}) - K_{Aa},$$

где  $K$  — коэффициенты в  $F_0$ .

Однако первоначальные представления об инбридинге и самоопылении как о процессах, автоматически приводящих к гомозиготизации и получению чистых линий, уже давно вступили в противоречие с экспериментальными данными. Так, Е. Ист еще в 1923 г. наблюдал постоянное возрастание изменчивости в ряду поколений в линии *Nicotiana rustica*. Ф. Харланд в 1936 г. установил, что в линии хлопчатника произошло накопление генов-модификаторов, подавивших проявление полуметальной бесхлорофилльной мутации. Однако лучшим объектом для такого рода исследований является дрозофила, так как хорошо изучена генетически в отличие от растений, имеет ряд преимуществ как модельный объект и возможно получение высокоинбредных линий.



Исследования, проведенные на мухе-дрозофиле (*Drosophila melanogaster*) М.М. Камшиловым, Т. Морганом и Дж. Споффордом, показали, что в инбредных линиях, гомозиготных по мутации *eyeless*, в отсутствие отбора происходило быстрое накопление генов-модификаторов, восстанавливающих нормальное число глазных фасеток. Советские ученые Т. Добжанский и М. Спасский в 1947 г. получили серию линий *Drosophila pseudoobscura*, изогенных по хромосомам, резко понижающим жизнеспособность. Затем в течение 30 поколений эти линии поддерживались без искусственного отбора. За это время каждая из анализируемых хромосом приблизилась к норме и утратила свое отрицательное влияние на жизнеспособность. Дж. Кидвелл и М. Кидвелл (1966 г.) 20 поколений поддерживали путем тесного инбридинга ряд линий *Drosophila melanogaster*, селектируемых по весу тела. Проведенный затем генетический анализ показал их гетерозиготность по многим локусам.

Большой интерес представляет открытие в 1946 г. Т. Добжанским явления синтетических леталей. Он из популяции *Drosophila pseudoobscura* с помощью тестерной линии выделил 10 хромосом второй пары, которые затем были изогенизированы. Эти хромосомы не содержали леталей или полулеталей и не влияли отрицательно на жизнеспособность дрозофилы. Затем методами генетического анализа были получены различные рекомбинанты каждой хромосомы и снова выведены в изогенное состояние. Из 450 изученных рекомбинантов было обнаружено 19 рецессивных леталей и 57 полулеталей, одна видимая мутация — смятые крылья. И все это генетическое разнообразие было заключено в 10 исходных хромосомах, которые в гомозиготном состоянии ничего не проявляли.

Большое значение для понимания генетических последствий отбора и инбридинга имели исследования К. Мазера и его школы, выполненные на *Drosophila melanogaster*. К. Мазер пришел к выводу, что отбор, даже если он сопровождается инбридингом, способен запасаать в селектируемых линиях очень большую наследственную изменчивость. На первых этапах селекции мобилизуется аддитивная изменчивость, а после ее исчерпания ведущее значение приобретают эпистатические взаимодействия. Под контролем искусственного и естественного отбора в каждой линии создается сложная сбалансированная полигенная система. Кроме генов сильного действия (олигогенов), существуют группы тесно сцепленных генов слабого действия (полигенов). Новые источники генетической изменчивости в, казалось бы, гомозиготных линиях создаются в результате деления полигенов посредством кроссинговера.

В последние годы получены данные, указывающие на то, что одним из источников генетической изменчивости могут также служить пере-

мещения мобильных элементов генома. Мобильные элементы, как предполагают, приводят к изменениям активности ряда генов и осуществляют системную регуляцию генотипа.

### 5.5. Генетика экзогамных растений

Для обеспечения перекрестного опыления в ходе эволюции возникли различные барьеры, препятствующие самоопылению. Существует несколько морфологических и физиологических причин автостерильности (несовместимости):

- *протерандрия* — явление, при котором тычинки с пыльниками созревают раньше яйцеклеток в пестиках и в результате самоопыление невозможно, например, у сложноцветных, бобовых, гвоздичных и пр.;
- *протерогиния* — явление, при котором яйцеклетка в пестике созревает раньше пыльцы в пыльниках и самоопыление также невозможно, например, у крестоцветных, пасленовых и злаковых;
- *геркогамия* — явление, при котором взаимное положение рыльца и пестика исключает возможность самоопыления.

Кроме этого существуют также генетические причины невозможности самоопыления (несовместимости), например, у черешни, яблонь, груши, сливы, вишни, ржи, сахарной свеклы и других растений.

Выделяют два типа несовместимости у растений — гетероморфную и гомоморфную.

*Гетероморфная несовместимость* основана на различии в длине тычинок и пестика и обусловлена одним геном в двух аллельных состояниях: доминантном (S) и рецессивном (s). У растения с генотипом ss в цветке имеется длинный пестик, а пыльники расположены на коротких тычиночных нитях. У растения с генотипом Ss имеются короткий пестик и длинные тычиночные нити. При этом аллель S полностью доминирует над аллелью s. Возможны скрещивания ss × Ss и Ss × ss. Скрещивания ss × ss и Ss × Ss невозможны, так как несовместимы. Поэтому генотип SS никогда не возникает.

Гомоморфная несовместимость характеризуется одинаковой длиной пестика и тычинок. Выделяют два вида гомоморфной несовместимости — гаметофитную и спорофитную.

*Гаметофитная несовместимость* впервые обнаружена у *Nicotiana sanderea*, а затем у клевера красного и белого и у некоторых бобовых. Возникает в том случае, когда пыльца несет такие же гены, как в пестике и яйцеклетке. Обусловлена генетически эта несовместимость серией множественных аллелей:  $s_1, s_2, s_3$  и т.д. Если в пыльцевом зерне имеется тот же ген, что и в пестике, то пыльцевая трубка не развивается.



Следовательно, при скрещивании возможны варианты:

- если женское и мужское растения имеют одинаковый генотип ( $s_1s_2 \times s_1s_2$ ), то наблюдается полная несовместимость;
- если женское и мужское растения имеют различия по одному аллелю, то наблюдается совместимость половины пыльцевых зерен. Например, при скрещивании  $s_1s_2 \times s_2s_3$  функциональной является только пыльца генотипа  $s_3$ . Поэтому возможно получение потомства с генотипом  $s_1s_3$  и  $s_2s_3$ ;
- если женское и мужское растения различаются по двум аллелям, например ( $s_1s_2 \times s_3s_4$ ), то имеет место полная совместимость.

*Спорофитная несовместимость* обусловлена также системой множественных аллелей в одном локусе, причем доминантность падает от  $s_1$  к  $s_2$  и  $s_3$  и отсутствует в пестике. Несовместимость определяется не генотипом пыльцевого зерна, а генотипом растения, его продуцировавшего. При этом также возможны три варианта, если:

- генотипы родительских растений одинаковы, то наблюдается полная несовместимость;
- генотипы родительских форм различаются по одному аллелю, то совместимость зависит от направления скрещивания. При скрещивании  $s_2s_3 \times s_1s_2$  все пыльцевые зерна функциональны, а при скрещивании  $s_1s_2 \times s_2s_3$  наблюдается полная несовместимость;
- растения различаются двумя аллелями, то имеет место полная совместимость.

Несовместимость создает сложности для селекционеров, так как у ряда видов невозможно получить инбредные линии для гетерозисной селекции. Кроме того, при неблагоприятных погодных условиях, когда затруднено перекрестное опыление, несовместимость приводит к снижению урожаев. В связи с этим развивается одно из направлений селекции — индукция аллелей автофертильности.

Частота проявлений генов и генотипов в популяции экзогамных растений иная, чем у эндогамных, так как основана на случайном, свободном оплодотворении. Поэтому в такой популяции поддерживается состояние гетерозиготности. В связи с этим в популяции экзогамных растений существенная роль принадлежит отбору.

Частота распределения генов и генотипов в таких популяциях соответствует закону Харди-Вайнберга:

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1.$$

Такое соотношение генотипов в популяции устанавливается уже в первом поколении и держится бесконечно долго, если не действуют факторы динамики популяции. К таким факторам, изменяющим соотношение частот генов и генотипов, относят следующие факторы:

- нарушение свободного скрещивания;
- дрейф генов вследствие малой численности популяции;
- нарушение изолированности популяции, связанное с миграциями особей;
- естественный мутагенез;
- отбор вследствие разной жизнеспособности и приспособленности разных генотипов.

## 5.6. Особенности развития сельскохозяйственных растений

Эти факторы необходимо учитывать селекционеру при работе с экзотическими растениями. Знание физиологических особенностей развития растений необходимо ученому для правильного выбора методов селекции. По типу развития сельскохозяйственные культуры делят на пять групп:

- яровые однолетние имеют преимущества в селекционной работе, так как в фитотронах и теплицах можно получать несколько поколений в год;
- озимые однолетние нуждаются в действии в течение некоторого времени низких температур. Поэтому, с одной стороны, в селекционной работе они имеют преимущество: их можно посеять поздно весной или летом для клонирования, так как они при этом будут куститься, но не колоситься. С другой стороны, у них имеется недостаток, связанный с тем, что нельзя увеличить число поколений в год, так как 5–8 недель такие культуры должны подвергаться воздействию пониженной температуры;
- двулетние — это такие культуры, которые воспринимают пониженную температуру не семенами, а растениями. В первый год они образуют вегетативные органы (корнеплод, кочан), которые после зимнего хранения при посадке дают цветы и плоды. Так как у них в основном используют урожай первого года, то легко оценить растения для получения семян, а также легко клонировать лучшие формы. Для таких растений существуют сложности с обработкой и хранением селекционного материала;
- многолетние травянистые — эти формы в течение нескольких лет кустятся, цветут и плодоносят, например, кормовые злаки и бобовые. Такие растения легко клонировать, поэтому отбор и размножение ценных растений не вызывает сложностей. Поскольку многолетние травянистые формы в основном перекрестники, удаление низкопродуктивных растений проводят путем прополки до цветения;
- многолетние древесные — при работе с такими формами есть существенный недостаток, связанный с тем, что их продуктивность



оценивать поздно. Но, с другой стороны, у таких растений есть существенное преимущество — их можно размножать прививкой, и даже один ценный сеянец может дать начало сорту.

### **Вопросы для повторения**

1. Дайте характеристику бесполому размножению.
2. Какие задачи селекции можно решить с помощью вегетативного размножения?
3. Какие встречаются формы апомиксиса?
4. Как протекают микроспорогенез и мегаспорогенез?
5. Сравните аутогамию и эндогамию.
6. Какие системы опыления у растений вы знаете?
7. В чем заключается биологическое значение клейстогамии?
8. В чем заключаются генетические особенности эндогамных растений?
9. В чем заключаются генетические особенности экзогамных растений?
10. Какие типы несовместимости у растений вы знаете?

## Глава 6

# БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

### 6.1. Гаметогенез и оплодотворение у животных

Изучению индивидуального развития животных были посвящены исследования многих ученых. Особенно интенсивно теория онтогенеза стала разрабатываться в последние 20 лет в связи с развитием молекулярной биологии и генетики.

Знания индивидуального развития организма необходимы, прежде всего, потому, что в процессе роста и развития животное приобретает не только породные и видовые признаки, но и индивидуальные особенности конституции, экстерьера и продуктивности. Становление всех хозяйственно ценных признаков животных (молочность, яйценоскость, настриг шерсти, скорость бега и пр.) происходит благодаря развитию наследственной программы организма в конкретных условиях среды.

Организм начинает свое развитие из зиготы — клетки, полученной от слияния женской и мужской половых клеток. Процесс образования мужских половых клеток называется сперматогенез, а женских — оогенез.

*Сперматогенез* — это формирование зрелого сперматозоида. Этот процесс происходит в семенниках в несколько стадий. Первая — *стадия размножения*, во время которой первичные половые клетки делятся митозом для увеличения их количества. Все клетки — диплоидные. Затем некоторые из них вступают в *стадию роста*, количество хромосом в таких клетках удваивается. При образовании мужских половых клеток рост выражен слабо. После завершения этой стадии клетки вступают в *период созревания* и называются сперматоцитами первого порядка. Стадия созревания представляет собой мейоз. В результате стадии созревания из одной диплоидной сперматогониальной клетки образуются четыре гаплоидных сперматоцита второго порядка. Последняя стадия сперматогенеза — *стадия формирования*, в результате которой сперматоциты второго порядка приобретают особенности, характерные для зрелого сперматозоида конкретного вида животных.

При *оогенезе* первичные половые клетки после удвоения количества ДНК вступают в продолжительный *период роста*. В цитоплазме ооцита первого порядка накапливаются запасные питательные вещества. Размеры клетки за этот период увеличиваются в сотни раз. Выросшие ооциты приступают к следующей стадии — *стадии созревания*. При первом мейотическом делении, как и при сперматогенезе, образуются две гаплоидные клетки, но не равные по размеру. Более крупная клетка



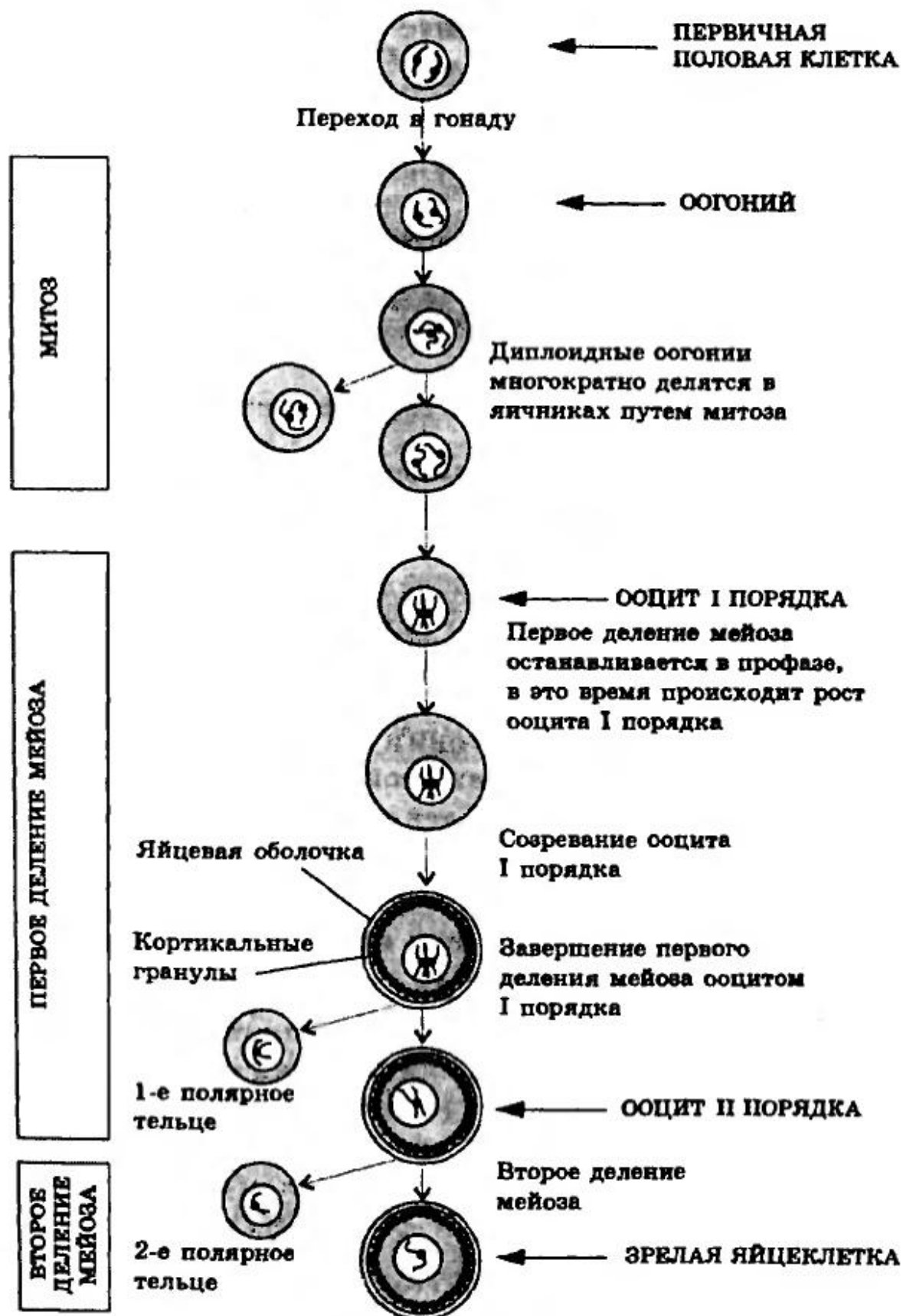


Рис. 6.1. Схема овогенеза

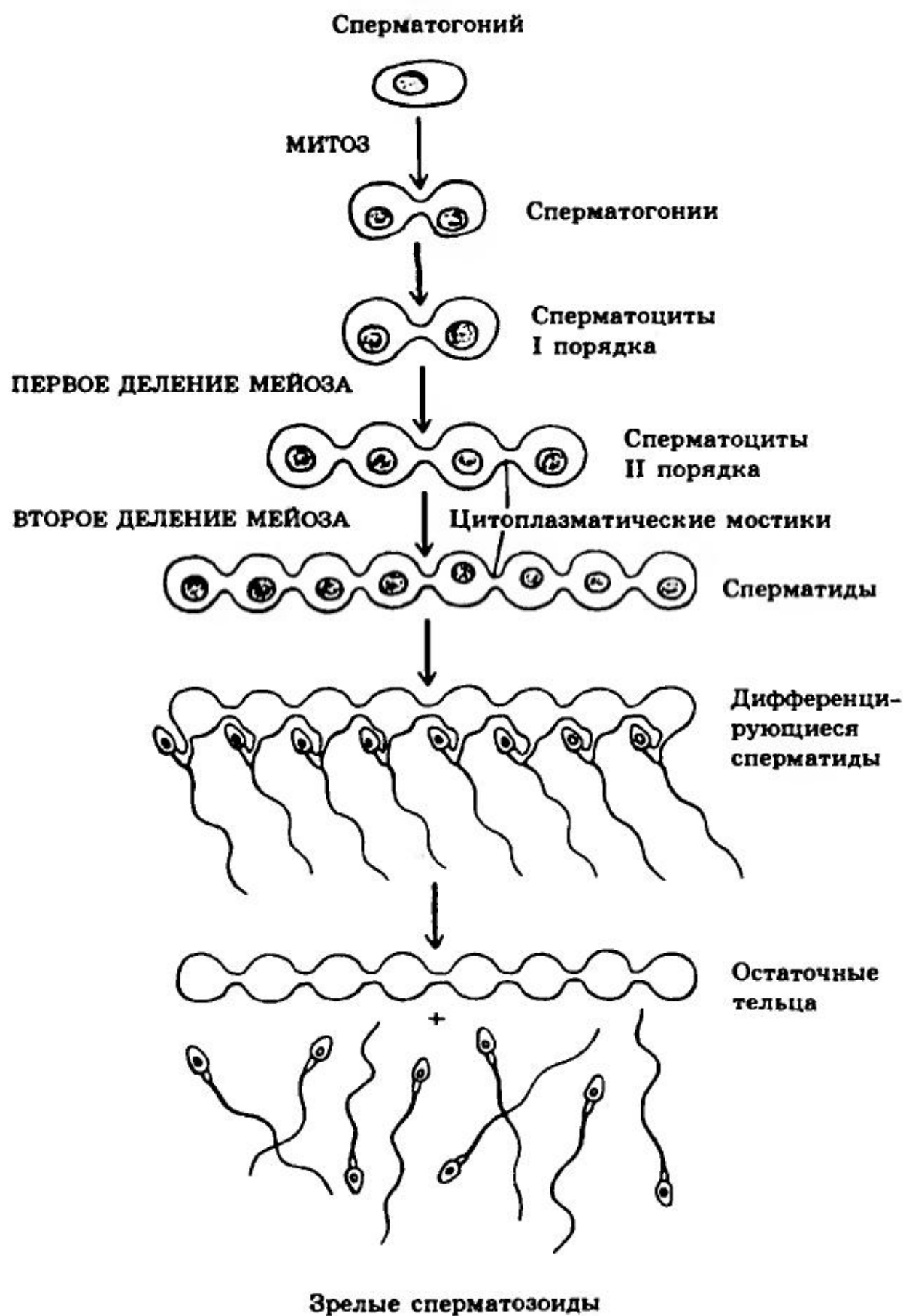


Рис. 6.2. Схема сперматогенеза



является ооцитом второго порядка, более мелкая — направительным тельцем. Затем происходит второе деление созревания, при котором из ооцита второго порядка образуется одна крупная яйцеклетка, в ее цитоплазме находятся все накопленные в период роста запасные питательные вещества, и еще одно направительное тельце. Первое направительное тельце также может разделиться и образовать еще два направительных тельца. В итоге образуются четыре клетки — яйцеклетка и три направительных тельца.

## 6.2. Тотипотентность ядра соматической клетки

При оплодотворении, т.е. слиянии яйцеклетки и сперматозоида, образуется зигота, имеющая диплоидное ядро, которое затем начинает митотически делиться. Образующиеся клетки в ходе развития зародыша дают начало различным специализированным типам клеток, в каждом из которых происходит экспрессия определенного набора генов. Большая часть клеток животных — это соматические клетки, которые, в конце концов, погибают, не внося вклад в последующие поколения. Только зародышевые клетки, обособляющиеся в раннем эмбриогенезе, обладают *тотипотентностью*, т.е. способностью пройти все этапы развития и дать начало любому типу клеток. Тотипотентностью называют также способность клеток уже дифференцированных тканей после дезинтеграции и последующего создания соответствующих условий для роста и дифференциации восстанавливать целостный организм или его часть. Тотипотентность характерна, прежде всего, для оплодотворенной яйцеклетки, но при определенных условиях тотипотентность возможна и для соматических клеток. Например, из клетки меристемы можно вырастить целое растение.

Но какова причина дифференцировки клеток?

Одной из первых теорий эмбриогенеза была теория А. Вейсмана, предложенная в конце XIX в., в соответствии с этой теорией дифференцировка клеток обусловлена неравным распределением наследственного вещества при делении клеток. Таким образом, клеточная дифференцировка является следствием ядерной дифференцировки. Поэтому полной наследственной информацией обладают только клетки зародышевого пути.

Однако после создания *хромосомной теории наследственности*, которая доказала, что все соматические клетки имеют одинаковый набор хромосом ( $2n$ ), такой же, как у оплодотворенной яйцеклетки, теория А. Вейсмана была опровергнута. Но обладают ли соматические клетки полной генетической информацией при этом, т.е. способностью пройти все этапы развития и дать начало новому организму?

Одним из прямых доказательств тотипотентности ядер соматических клеток явились эксперименты Дж. Гордона (1968 г.) на африканской шпорцевой лягушке *Xenopus laevis*. Путем УФ-облучения неоплодотворенных яйцеклеток лягушки функционально было удалено ядро. Затем в такие яйцеклетки была проведена трансплантация дифференцированного ядра из клетки кишечника эпителия головастика. В ряде случаев из такого яйца развивалась взрослая особь. Для доказательства развития за счет трансплантированного ядра были использованы генетические маркеры — клетки реципиента в ядре имели два ядрышка, а клетки донора — одно.

Через два года после первых опытов с головастиками Дж. Гордон и его соавтор Р. Ласки опубликовали результаты другого эксперимента — с ядрами, выделенными из клеток почек, кожи и легкого уже взрослых шпорцевых лягушек. Исследователи сначала подращивали эти клетки вне организма (*in vitro*), а затем вводили их ядра в безъядерные икринки. Четвертая часть таких икринок начинала делиться, но вскоре замирала на одной из ранних стадий развития. Тогда экспериментаторы выделили ядра полученных эмбрионов и снова подсадили их в лишенные собственных ядер икринки. Те опять начали развиваться. В результате целой серии последовательных пересадок на свет появились несколько головастиков. Однако надо отметить, что методика серийных пересадок довольно трудна, а появившиеся на свет головастики так и не превращаются во взрослых лягушек.

Подобные эксперименты наиболее успешно проходят в том случае, когда для пересадок берут ядра, выделенные на самых ранних стадиях дробления оплодотворенного яйца.

В 1981 г. в журнале «Cell» появилась публикация К. Ильменей и П. Хоппе, описывающая их сенсационные опыты на мышах. В тонкую стеклянную пипетку они засасывали ядро из клетки мышинного эмбриона на ранней стадии развития (из бластоцисты) и помещали его в оплодотворенную мышиную яйцеклетку (зиготу). Собственные еще не успевшие слиться два ядра зиготы — мужское и женское — удаляли в конце операции с помощью той же пипетки. Всего было прооперировано 363 зиготы и 16 из них после прохождения первых стадий развития подсадили в матки мышей, заранее подготовленных к подобной операции. В результате на свет появились три вполне нормальных мышонка.

В начале 1990-х гг. эти результаты частично удалось воспроизвести японским исследователям, которые работали с двух-, четырех- и восьмиклеточными мышинными эмбрионами, используя новые приемы работы. Для успешной пересадки ядра и активации прооперированной зиготы в этих экспериментах применяли слабые электрические импульсы. В результате японским биологам удалось добиться рождения живых мышат.



К концу 1980-х гг. американцам С. Стику и Д. Роблу удалось размножить кроликов, пересаживая ядра восьмиклеточных эмбрионов одной породы в лишённые ядер яйцеклетки другой породы. Крольчихи-реципиенты благополучно вынашивали таких «химерных» крольчат и на свет появлялись абсолютно одинаковые малыши, унаследовавшие все гены породы — донора ядер.

Следующий шаг вперед был сделан в середине 1990-х гг. группой биологов под руководством А. Уилмута. Он подсаживал в яйцеклетки овец ядра, выделенные не непосредственно из эмбрионов, а из их клеток, длительное время культивировавшихся *in vitro*. От момента разделения 9-дневного зародыша на отдельные клетки до начала пересадок ядер проходило заведомо более 25 их делений. За это время эмбриональные клетки меняли свой внешний вид и становились похожими на эпителиальные. Из ядер этих клеток вполне успешно удалось получить, по крайней мере, двоих шустрых ягнят, благополучно выросших до 8-месячного возраста.

Во второй половине 1990-х гг. стали использовать клетки, выделенные из молочной железы взрослого животного. В 1997 г. группой ученых под руководством Я. Уилмута в Шотландии была получена копия овцы по кличке Долли путем пересадки ее соматической клетки молочной железы в денуклеированную яйцеклетку этой овцы. Затем была осуществлена трансплантация этой яйцеклетки в матку гормонально подготовленной овцы-реципиента. В результате родился ягненок, генетически идентичный с овцой Долли.

Таким образом, проблема тотипотентности ядер соматических клеток в настоящее время решена. Однако причины дифференцировки клеток до конца не выяснены и единой теории онтогенеза пока не создано.

### 6.3. Детерминированное и недетерминированное дробление

Уже на ранних этапах развития экспериментальной эмбриологии выяснилось, что у одних животных судьба бластомеров жестко запрограммирована и практически ни при каких условиях не меняется, а у других — изменяется при различных экспериментальных воздействиях. Под «судьбой» имеется в виду то, какие ткани и органы (или части тела) разовьются впоследствии из потомков данного бластомера. Дробление, при котором судьба бластомеров жестко предопределена, называется *детерминированным*, или *мозаичным дроблением*. Если судьба бластомеров может меняться, дробление называется *регулятивным*, или *недетерминированным, дроблением*.

Понять, является дробление детерминированным или нет, помогают опыты по удалению, изоляции и пересадке бластомеров. Если бы раз-

витие какого-нибудь организма было полностью детерминированным, то при удалении любого бластомера все клетки, которые в норме являются его потомками, должны отсутствовать. Изолированный бластомер в этом случае должен делиться точно так же, как и в составе целого зародыша, и давать те же клетки и в том же порядке. При пересадке бластомера на другое место в зародыше он не должен как-то на это реагировать, и должен делиться так же и давать те же клетки, что и в норме. Иногда такие результаты действительно наблюдаются. Детерминированное дробление характерно для многих животных — гребневи́ков, моллюсков, круглых и кольчатых червей, асцидий и др.

Определение будущей судьбы клеток называется детерминацией. Но после детерминации клетки еще долго могут оставаться недифференцированными. Дифференцировка — это приобретение признаков специализации, которые необходимы для выполнения клеткой определенных функций.

При детерминированном развитии судьба клетки обычно зависит от локальных детерминант, которые она получила из цитоплазмы яйцеклетки. При этом дальнейший ход развития автономен от условий окружения; из бластомера получается то, что «запрограммировано» его внутренним содержимым. Однако дальнейшие опыты показали, что немалую роль в развитии играют взаимодействия между клетками.

Первые опыты, проведенные на амфибиях, казалось бы, доказали, что дробление у них детерминированное. Эти опыты провел в конце XIX в. ученик Э. Геккеля — немецкий эмбриолог В. Ру. Ру убивал раскаленной иглой один из первых двух бластомеров лягушки. Из оставленного в живых бластомера развивался половинный зародыш — либо левая, либо правая его половина.

Вскоре другой исследователь Г. Дриш решил повторить эти опыты на морском еже. Однако он использовал немного иную методику. Он не убивал один из бластомеров, а разделял первые два бластомера. И оказалось, что из каждого развивается нормальная личинка, только вдвое меньшего размера. Вскоре опыт с разделением бластомеров был повторен на лягушках. Выяснилось, что и в этом случае каждый из двух первых бластомеров дает нормального головастика.

Более сложными опытами Г. Дриш доказал, что любое ядро зародыша морского ежа содержит все наследственные задатки, необходимые для развития. Таким образом, бластомер, который в норме дает только половину зародыша, при отделении от соседа может развиваться в целого зародыша. Он как-то «узнает», что ситуация изменилась (сбоку от него нет обычного соседа-бластомера), и меняет свою судьбу так, чтобы «нормализовать» развитие. Это явление было названо *эмбриональной регуляцией*.



Если при дроблении судьба бластомеров жестко не определена и может меняться в результате разных воздействий, такое дробление называется *недетерминированным дроблением*.

Оказалось, что зародыши многих животных обладают способностью к регуляции. Так, у ряда кишечнополостных до стадии восьми (а иногда и 16) бластомеров каждый из них может дать целую личинку. У иглокожих, полухордовых и хордовых дробление также недетерминированное. Ограниченные способности к регуляции есть и у моллюсков, и у кольчатых червей, и даже у нематод. Если при удалении части бластомеров развивается целое животное, то это означает, что оставшиеся клетки дают такие ткани и органы, которые в норме развиваются из удаленных бластомеров. Значит, *потенции* (способности) оставшихся бластомеров шире их судьбы. Постепенно в ходе развития потенции клеток сужаются, это сужение потенций и есть детерминация. У животных с недетерминированным дроблением она тоже происходит, но на более поздних стадиях развития.

Недетерминированный характер дробления у млекопитающих очевиден, потому что возможно появление однойяйцовых близнецов. Иногда они образуются в результате деления первых двух бластомеров. В опытах на мышах показано, что даже на стадии восьми клеток каждый бластомер может дать нормальную мышь.

Различными способами было показано, что контроль начальных этапов дифференцировки делящихся ядер определяется внеядерными (цитоплазматическими) компонентами яйцеклетки, возникающими в ходе оогенеза. По крайней мере, один из этих компонентов был идентифицирован и локализован в яйцеклетке — это детерминанты будущих зародышевых клеток. У дрозофилы эти факторы присутствуют в ооплазме задней части яйца. Доказательством этому служили эксперименты, при которых производили инъекцию ооплазмы задней части яйца в передний конец других яйцеклеток. При этом возникал эмбрион, имеющий полярные клетки и в заднем, и в переднем конце яйцеклетки. При гастрюляции полярные клетки мигрируют внутрь эмбриона, объединяются с соматическими клетками и образуют гонады.

Детерминация соматических клеток, т.е. выбор ими определенного пути развития, происходит, вероятно, принципиально иным путем. Исследования показали, что главную роль в их дифференцировке играет пространственное положение эмбриональных клеток. При этом клетки используют позиционную информацию, позволяющую каждой клетке определить свое местонахождение относительно других клеток эмбриона.

Модельными объектами таких исследований стали дрозофила и мышь.

**Детерминация соматических клеток у дрозофилы.** У дрозофилы ядро зиготы проходит 9 синхронных делений, в результате которых образуется группа ядер в общей ооплазме. Эти ядра перемещаются к оболочке яйца, делятся еще 4 раза и образуют синцитиальную бластодерму, т.е. такую бластодерму, ядра в которой расположены в общей цитоплазме. Затем вокруг ядер формируются клеточные оболочки, и возникает клеточная бластодерма. Следующими этапами являются гастрюляция и органогенез. Из яйца выходит личинка, состоящая из двух типов клеток — личиночных и имагинальных. Из личиночных клеток состоит тело личинки, они больше не делятся, а только увеличиваются в размерах. Имагинальные клетки делятся, их количество увеличивается, и из них формируются имагинальные диски. В период окукливания имагинальные диски дифференцируются и дают начало разным органам насекомого. Дифференцировка дисков обусловлена гормональными изменениями окукливающейся личинки.

Детерминация клеток на личиночные и имагинальные происходит во время образования клеточной бластодермы. Доказательства этому были получены экспериментально при пересадке или удалении частей бластодермы эмбриона.

Изначально ядра бластодермы являются тотипотентными, а детерминируются в соответствии со своим положением на поверхности яйцеклетки, что было доказано при исследовании гинандроморфов генотипа XX/XO.

В 1929 г. А. Стертевант предложил *метод картирования зачатков бластодермы* путем регистрации частоты, с которой в популяции гинандроморфов линия раздела полов разделяет два органа взрослого насекомого. При построении карт используют двумерную поверхность бластодермы. Чем дальше друг от друга расположены зачатки органов, тем чаще между ними проходит линия деления полов. Например, если у 10% всех гинандроморфов первая и вторая пары ног состоят из клеток разного пола, то зачатки этих ног находятся на расстоянии 10 стертов друг от друга на карте зачатков (1 стерт соответствует 1% гинандроморфов). Карта зачатков очень похожа на организацию имаго дрозофилы по переднезадней оси.

Таким образом, в пределах оболочки яйцеклетки должна существовать некая позиционная информация, в результате реализации которой клетки, занявшие различное положение на поверхности бластодермы, вступают на различные пути развития. Доказательством этого положения является наличие мутаций, неправильно интерпретирующих позиционную информацию и нарушающих развитие. Например, у *Drosophila melanogaster* известны такие мутации, как *antennapedia*, вызывающая образование вместо антенны ноги, или *ophthalmoptera*, приводящая к образованию крыльев вместо глаз.



**Генетика развития млекопитающих на примере мыши.** У млекопитающих после оплодотворения яйцеклетки зигота проходит ряд полных делений дробления — от 2-х до 64-х клеточного зародыша, и затем имплантируется в стенку матки. До стадии 8-клеточного зародыша все клетки тотипотентны. Но уже на стадии 16 клеток (стадии морулы) поступает первый сигнал к дифференцировке, так как в силу геометрических причин некоторые клетки оказываются окруженными другими клетками.

На стадии 64 клеток (бластоциста) эмбрион состоит из клеток двух хорошо различимых типов: клеток внешнего слоя (трофобластов) и клеток внутренней клеточной массы. Все клетки уже нетотипотентны. Сам зародыш развивается из нескольких клеток внутренней клеточной массы, а остальные клетки образуют ткани, не принадлежащие зародышу, например плаценту.

Дальнейший генетический контроль развития мыши изучен хуже, чем у дрозофилы. Основной метод его изучения — исследование мутаций, затрагивающих развитие. Примером такой мутации является мутация гена T(tail — хвост), расположенной в хромосоме 17 мыши. Этот ген вызывает укорочение хвоста и осуществляет контроль синтеза поверхностных клеточных антигенов в раннем эмбриональном развитии, которые обуславливают способность клеток к дифференцировке. Открыт этот ген в 1927 г. русским врачом Нелли Добровольской, а изучен данный локус американским биологом А. Данном. В настоящее время известно более 100 аллелей этого локуса, которые нарушают развитие мыши, приводя к гибели эмбрионы на разных стадиях их развития.

#### **6.4. Компенсация дозы генов и определение пола как модели генетики развития**

У животных существует еще одна модель, позволяющая изучать развитие, — это *определение пола и компенсация дозы генов, локализованных в половых хромосомах*.

У *Drosophila* пол определяется отношением числа X-хромосом к числу наборов аутосом: если это отношение  $2X/2A = 1$ , то данная особь является нормальной самкой, если соотношение  $X/2A = 0,5$ , то эта особь будет нормальным самцом. Но если соотношение  $2X/3A = 0,67$ , то клетки получают сигнал с неясным смыслом и развиваются случайным образом либо по женскому типу, либо по мужскому типу. Это интерсексуальный фенотип и характеризуется высокой изменчивостью у разных особей по развитию половых органов, половых гребешков и пигментации брюшка.

Считается, что сигнал, возникший как следствие отношения  $X/A$ , ответственен за дозовую компенсацию и определение пола. Результатом

дозовой компенсации является повышение транскрипционной активности генов X-хромосомы мужских клеток.

У млекопитающих дозовая компенсация осуществляется путем инактивации одной из двух X-хромосом в клетках 2X/2A женской особи. Это происходит во время имплантации эмбриона в матку, и в различных клетках эмбриона случайным образом инактивируется одна из двух хромосом. Поэтому у млекопитающих самки гетерозиготные по генам X-хромосомы являются мозаиками.

Механизм инактивации неясен. Но, по-видимому, в X-хромосоме млекопитающих имеется один или более сайтов, инициирующих инактивацию, т.е. конденсацию этой хромосомы, после чего экспрессия всех ее генов невозможна.

При формировании пола у млекопитающих различают четыре уровня *половой дифференцировки*:

- 1) хромосомное определение пола;
- 2) определение пола на уровне гонад (яичников или семенников);
- 3) фенотипическое определение пола (вторичные половые признаки);
- 4) психологическое определение пола.

Прежде всего, хромосомный состав ядра развивающейся зиготы определяет половую дифференцировку гонад либо в семенники, либо в яичники. При этом решающая роль принадлежит генам Y-хромосомы. У млекопитающих зиготы XO развиваются по женскому типу и образуют яичники (обычно недоразвитые), а зиготы XXY развиваются по мужскому типу и дают стерильных самцов.

Но есть и прямое доказательство роли Y-хромосомы в определении мужского пола. Оно получено при изучении доминантного признака Sex-reversed у мышей. В этом случае зиготы XX развиваются по мужскому типу, имеют семенники, но сперматогенез отсутствует. Оказалось, что у таких самцов одна X-хромосома имеет транслокацию сегмента Y-хромосомы, несущего гены, детерминирующие мужской пол. Эти гены вырабатывают H-Y-антиген, необходимый для превращения зачатка гонад в семенники.

Таким образом, решающая роль в образовании гонад принадлежит Y-хромосоме, а для нормальной функции гонад необходим нормальный набор половых хромосом самих зародышевых клеток. Так, для развития нормального ооцита необходимо наличие двух активных X-хромосом, т.е. либо в половых клетках нет инактивации X-хромосомы, либо она реактивируется. Хотя зиготы XO развиваются как самки, оогенез у них либо не идет вообще (например у человека), либо идет только у молодых особей, а затем прекращается, и яичники дегенерируют (например у мыши). Таким образом, для нормальной плодовитости самок необходимы две активные X-хромосомы.



Для нормального сперматогенеза необходима, наоборот, инактивация единственной X-хромосомы самца. В сперматоцитах особей XXУ и самцов генотипа ХХ остается активной одна X-хромосома, и поэтому сперматогенез нормально не идет.

Развитие вторичных половых признаков обусловлено дифференцировкой гонад. Половые органы формируются из мюллеровых и вольфовых протоков, которые происходят из первичной почки. У самок мюллеровы протоки развиваются в фаллопиевы трубы и матку, а вольфовы атрофируются. У самцов, наоборот, вольфовы протоки развиваются в семенные протоки и семенные пузырьки, а мюллеровы атрофируются.

Развивающиеся семенники выделяют тестостерон, гормональный сигнал, вызывающий развитие по мужскому типу. В его отсутствие развитие идет по женскому типу. Например, у человека известно около 19 генов как аутосомных, так и сцепленных с полом, вызывающих нарушение дифференцировки мужских половых признаков. Лучшее всего изучен локализованный в X-хромосоме ген Tfm, в норме вырабатывающий белок-регулятор, который связывается с тестостероном и в этом комплексе входит в ядро, активируя гены, необходимые для дифференцировки по мужскому типу. Мутация этого гена вызывает синдром тестикулярной феминизации, при котором клетки не чувствительны к действию тестостерона. Внешне люди, имеющие такую мутацию, выглядят как нормальные женщины с пропорциями тела, соответствующими современным представлениям о женской красоте. Они обычно выше среднего роста, имеют хорошо развитые молочные железы и длинные ноги. Но при этом наблюдается аменорея, отсутствие волос на лобке, подмышках и на теле, имеется укороченное слепое влагалище, матки нет, вместо яичников присутствуют семенники. В семенниках сперматогенез не идет, хотя их генотип ХУ.

Таким образом, развитие животных представляет собой сложный процесс, генетические механизмы которого до конца не изучены и единой теории онтогенеза нет.

## **6.5. Особенности онтогенеза сельскохозяйственных животных**

Онтогенез состоит из двух основных процессов: роста и развития (табл. 6.1). Под ростом понимают процесс увеличения размеров организма, его массы, происходящий за счет накопления в нем активных, главным образом, белковых веществ. В основе роста животных лежат три различных процесса: деление клеток, увеличение их массы и объема, увеличение межклеточных образований. Под *развитием* животного понимают процесс усложнения структуры организма, специализацию и дифференциацию его органов и тканей. Для развития животного характерны следующие важнейшие особенности:

- специализация клеток, органов и тканей для выполнения определенных функций в организме;
- морфогенез, т.е. возникновение новых и усложнение функций органов и тканей в результате действия соответствующих генов, характерных для каждого типа клеток;
- объединение и взаимосвязь развития различных органов и тканей с помощью нервной и эндокринной систем;
- приспособление организма к конкретным условиям внешней среды;
- периодизация индивидуального развития животного.

Весь путь от оплодотворенной яйцеклетки до взрослого животного состоит из двух периодов: эмбрионального и постэмбрионального. Эти периоды, в свою очередь, подразделяются на фазы.

Для *эмбрионального периода* характерны следующие фазы:

- зародышевая фаза имеет продолжительность у крупного рогатого скота 35 дней, у свиней — 25 дней, у овец — 30 дней. В эту фазу происходит образование зиготы; ее имплантация в слизистую оболочку матки; дробление и формирование эктодермы, энтодермы и мезодермы; органогенез; дифференциация и специализация клеток и тканей. Масса эмбриона в эту фазу нарастает медленно;

- предплодная фаза имеет продолжительность у крупного рогатого скота 25–26 дней, у овец — 17–18 дней, у свиней — 12–17 дней. Характеризуется фаза продолжением органогенеза плода, начинается окостенение скелета, формирование мускулатуры и закладка породных признаков.

- плодная фаза имеет продолжительность у крупного рогатого скота 210 дней, у овец — 100–105 дней и у свиней — 80–85 дней. В это время завершается дифференцировка тканей, органов и систем и наблюдается бурный рост массы эмбриона, особенно, в последнюю треть беременности.

*Постэмбриональный период* состоит из таких фаз:

- фаза новорожденности, в которую происходит приспособление новорожденного к новому типу питания, обмену веществ и терморегуляции;

- фаза молочного питания длится около 7–10 дней. Характеризуется молочным питанием животного, дальнейшей адаптацией к условиям внешней среде и ростом органов пищеварения, скелета, мышц и т.д;

- фаза наступления половой зрелости характеризуется дальнейшим развитием организма, половым созреванием и пробуждением полового интереса;

- фаза физической зрелости — это период расцвета всех функций организма животного, высокой продуктивности, воспроизводства потомства;

- фаза старения организма связана с угасанием его основных функций и дряхлением организма.



## Процесс онтогенеза у сельскохозяйственных животных

Эмбриональный период	Зародышевая фаза	
	Продолжительность: у крупного рогатого скота 35 дней у овец 30 дней у свиней 25 дней	1. Образование зиготы
		2. Имплантация (внедрение зиготы в слизистую оболочку матки 13–15 дней)
		3. Дробление зиготы, формирование эктодермы, энтодермы, мезодермы
		4. Органогенез
		5. Дифференциация и специализация клеток, тканей, начало образования органов
		5. Масса эмбриона растет медленно
	Предллюдная фаза	
	Продолжительность: у крупного рогатого скота 25–26 дней у овец 17–18 дней у свиней 12–17 дней	1. Продолжение органогенеза плода
		2. Окостенение скелета, формирование мускулатуры и породных признаков
Постэмбриональный период	Плодная фаза	
	Продолжительность: у крупного рогатого скота 210 дней у овец 100–105 дней у свиней 80–85 дней	1. Завершение дифференцировки тканей, органов и систем
		2. Бурный рост массы эмбриона (в последнюю треть беременности). Рост скелета, внутренних органов, мышц
	Фаза новорожденности	
		Приспособление новорожденного к новому типу питания, обмену веществ, терморегуляции
	Фаза молочного питания	
	От рождения до отъема от матери 7–10 дней	1. Молочное питание
		2. Дальнейшая адаптация к внешним условиям
		3. Рост органов пищеварения, костяка, мышц и др.
	Фаза наступления половой зрелости	
		1. Половое созревание. Пробуждение полового рефлекса
		2. Дальнейшее развитие организма
	Фаза физиологической зрелости	
		Период расцвета всех функций организма, высокой продуктивности, воспроизводства потомства
	Фаза старения организма	
		Угасание основных функций, дряхление организма

Скорость роста животных в разные периоды их жизни неодинакова: наиболее интенсивное увеличение массы растущего организма наблюдается на ранних стадиях эмбриогенеза и в последние декады беременности. До наступления половой зрелости относительная скорость роста животных значительно выше, чем в последующие возрастные периоды.

Размеры взрослого животного определяются, главным образом, длительностью эмбрионального развития, продолжительностью роста и его скоростью. Мелкие животные растут с большей относительной скоростью, но продолжительность активного роста у них меньше, чем у крупных животных.

Длительность жизни животных зависит от продолжительности периода развития, размеров животных, их плодовитости и типа питания. Животные живут дольше, если период их развития и масса тела больше. Травоядные животные более долговечны, чем плотоядные. Плодовитость животных находится в обратной зависимости от продолжительности их жизни.

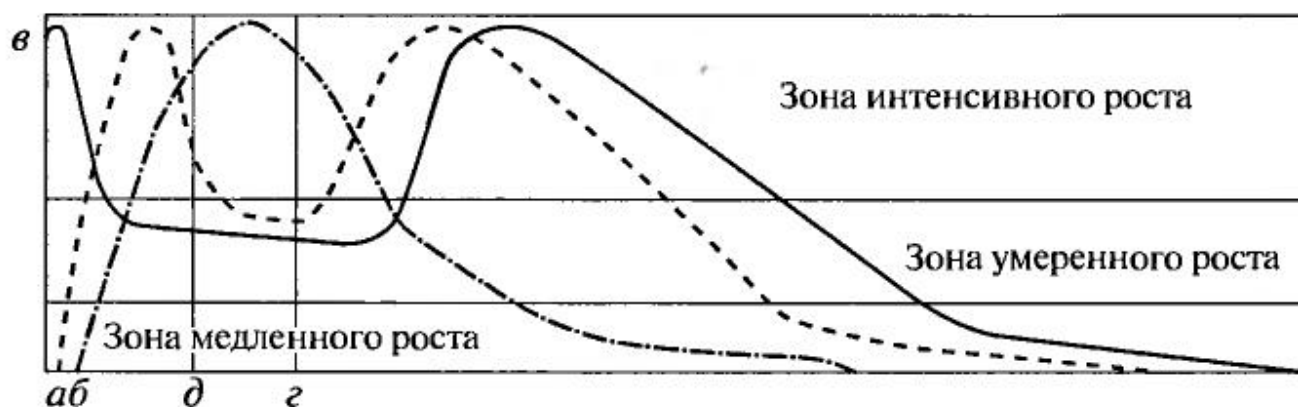
При развитии животных наблюдается не только неравномерность роста организма в целом, но и отдельных органов и систем, особенно скелета. По особенностям роста осевого и периферического скелета животных делят на три типа:

- в постэмбриональный период рост периферического скелета преобладает над осевым, например, у кролика и кошки;
- одинаковая скорость роста в постэмбриональный период осевого и периферического скелета, например у свиньи;
- значительное преобладание скорости роста периферического скелета во время внутриутробного развития, например, у крупного рогатого скота, овец, лошадей.

Особенности формирования скелета и органов обусловлены эволюционными факторами. У травоядных животных осевой скелет растет быстрее в постэмбриональный период, а при рождении они имеют длинные конечности и относительно короткое туловище. Это связано с тем, что в борьбе за существование было необходимо, чтобы родившийся теленок мог сразу следовать за матерью. У грызунов, хищников, свиней такой необходимости, как у травоядных животных, не было, поэтому для них характерны первый и второй типы роста скелета.

В разные периоды онтогенеза органы животного имеют разную скорость роста. К быстро растущим органам относятся: в эмбриональный период — кожа, мышцы, органы пищеварения, а в постэмбриональный — органы кровеносной системы и половые железы. Головной мозг и железы внутренней секреции относятся к медленно растущим органам. На рис. 6.4 показано изменение интенсивности роста животных от зачатия до прекращения процесса роста.





**Рис. 6.4.** Изменение в интенсивности роста животных от зачатия до прекращения роста (по Пшеничному): *а* — рост в длину; *б* — рост в высоту; *в* — рост в ширину; *г* — рождение травоядных; *д* — рождение свиней, грызунов и плотоядных млекопитающих

Таблица 6.2

**Продолжительность жизни и сроки хозяйственного использования сельскохозяйственных животных**

Вид животного	Продолжительность (в годах)	
	жизни	использования в хозяйстве
Крупный рогатый скот	30	8–12
Лошади	35	20
Свиньи	11	5–7
Овцы	12	5–8
Верблюды	25	20
Кролики	7	2–3
Куры	3	1
Гуси	6	5–6

Комплекс явлений, которые связаны с влиянием материнского организма на потомство, называют материнским эффектом. На рис. 6.5 показано влияние матери на величину жеребенка при рождении и в месячном возрасте при реципрокном скрещивании между лошадьми крупной шайрской породы с мелкими шотландскими пони (по Э. Хеммонду)

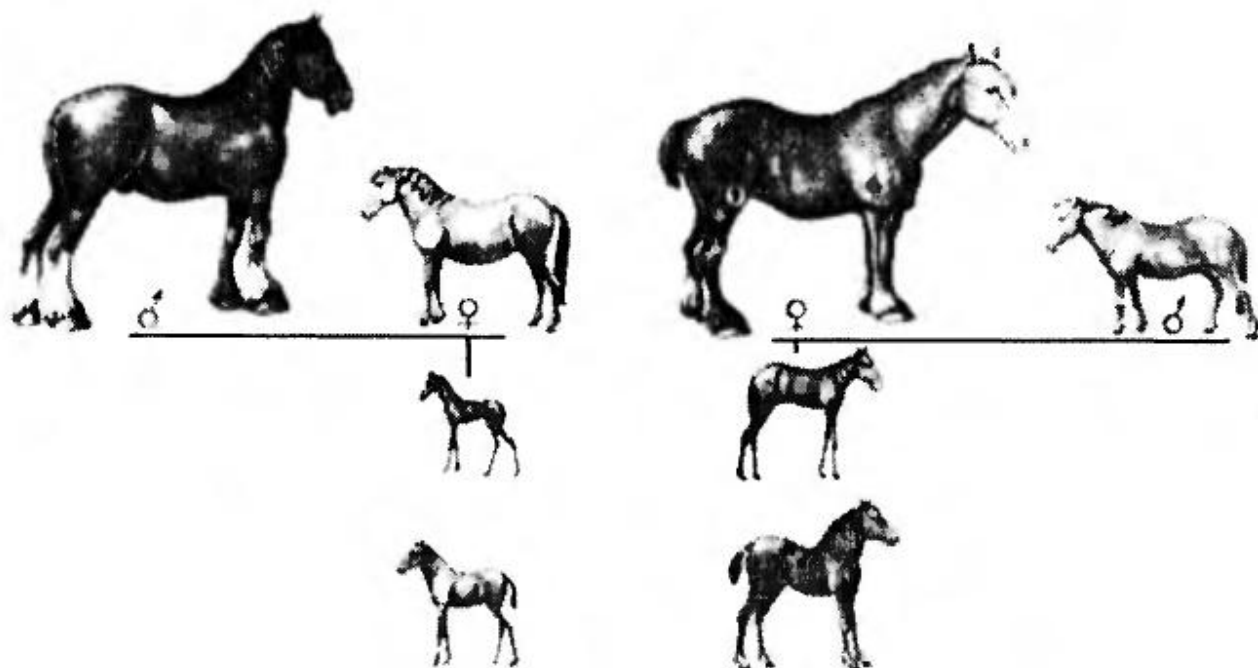


Рис. 6.5. Явление «материнского эффекта» (по Э. Хеммонду)

### 6.6. Недоразвитие сельскохозяйственных животных и его причины

На рост и развитие животных оказывают влияние наследственные факторы, эндокринная система (щитовидная железа, гипофиз, половые железы) и факторы внешней среды, особенно условия кормления и содержания. При нарушении условий кормления и содержания наблюдается недоразвитие животных. А.А. Малигонов выделил три основных типа недоразвития животных:

- *эмбрионализм* — это явление внутриутробного недоразвития, приводящее к сходству новорожденного с эмбрионом ранней стадии развития. Является следствием плохого кормления и содержания матери, а также ранней случки. Эмбрионализм сказывается на всем дальнейшем развитии организма и характеризуется низкой массой при рождении, удлинённым туловищем, низконогостью, большой головой, утонченными трубчатыми костями, очень тонкой кожей, слабой оброслостью и пониженной сопротивляемостью к заболеваниям;

- *инфантилизм* — это недоразвитие на первых стадиях послеутробного периода, выражающееся в сходстве черт взрослого организма с детским. Например, корова по телосложению напоминает трехмесячного теленка. Инфантилизм характеризуется недоразвитием половых органов, бесплодием, высоконогостью, укорочением осевого скелета. Причиной данного недоразвития является длительный недокорм растущих молодых животных;

- *неотения* — это преждевременное развитие половых органов в юном возрасте. При этом наблюдается сходство взрослого организма с растущим, но функционирует система воспроизводства. Причиной



такого недоразвития является недокорм беременных маток и молодняка. Характеризуется неотения высоконогостью, высокозадостью, большеголовостью, плоским коротким туловищем и низкой живой массой. Обычно все эти признаки свойственны растущему, а не взрослому организму.

Как правило, при плохом питании в эмбриональный период теленок низконог, а в постэмбриональный — высоконог. Степень всех трех форм недоразвития и их обратимость зависят от того, как долго продолжалось плохое кормление и содержание.

Таким образом, рост и развитие сельскохозяйственных животных — сложный процесс, определяемый внутренними (генетическими и гормональными) и внешними факторами. Знание закономерностей действия этих факторов позволит селекционеру успешно достигать поставленных задач.

### **Вопросы для повторения**

1. Почему для селекционера важны знания об индивидуальном развитии организма?
2. Сравните сперматогенез и овогенез.
3. Что такое тотипотентность? Какова причина дифференцировки клеток?
4. Сравните детерминированное и недетерминированное дробление.
5. Что называют эмбриональной регуляцией?
6. Какой характер дробления у млекопитающих?
7. Опишите метод картирования зачатков бластодермы, предложенный А.Стертевантом.
8. Что вы знаете о генетическом контроле развития млекопитающих?
9. Опишите особенности онтогенеза сельскохозяйственных животных.
10. Расскажите о причинах недоразвития сельскохозяйственных животных.

## Глава 7

# ИСТОЧНИКИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДЛЯ ОТБОРА

### 7.1. Типы изменчивости, используемые в селекции

Успех в селекции растений и животных определяется наличием устойчивой генетической изменчивости в первичной, или исходной, популяции. Изменчивость — процесс, отражающий взаимосвязь организма со средой, это результат реакции генотипа в процессе индивидуального развития организма на условия внешней среды.

*Изменчивость организмов* является одним из главных факторов эволюции и служит источником для искусственного и естественного отбора. Биологическая изменчивость — это разнообразие признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства. Термин «изменчивость» употребляется также для обозначения способности живых организмов отвечать морфофизиологическими изменениями на внешние воздействия и для характеристики преобразований форм живых организмов в процессе их эволюции.

Изменчивость можно классифицировать в зависимости от причин, природы и характера изменений, а также целей и методов исследования. Различают изменчивость:

- наследственную (генотипическую) и ненаследственную (паратипическую);
- индивидуальную и групповую;
- прерывистую (дискретную) и непрерывную;
- качественную и количественную;
- независимую изменчивость разных признаков и коррелятивную (соотносительную);
- направленную (определенную, по Ч. Дарвину) и ненаправленную (неопределенную, по Ч. Дарвину);
- адаптивную (приспособительную) и неадаптивную.

При решении селекционных проблем наиболее существенно подразделение изменчивости на наследственную и ненаследственную.

*Наследственная изменчивость* обусловлена возникновением разных типов мутаций и их комбинаций в последующих скрещиваниях. Изменчивость, обусловленную возникновением мутаций, называют мутационной, а возникающую в результате рекомбинирования генов в результате скрещивания — комбинационной. Именно наследственная изменчивость определяет все разнообразие индивидуальных различий организмов. Таковыми могут быть:

а) резкие качественные различия, не связанные друг с другом переходными формами, и чисто количественные различия, образующие непрерывные ряды, в которых близкие члены ряда могут отличаться друг от друга сколь угодно мало;



б) изменения отдельных признаков и свойств (независимая изменчивость) и взаимосвязанные изменения ряда признаков (коррелятивная изменчивость);

в) изменения, имеющие приспособительное значение (адаптивная изменчивость) и изменения «безразличные» или даже снижающие жизнеспособность их носителей (неадаптивная изменчивость).

Все эти типы наследственных изменений могут составлять материал селекционного процесса.

*Ненаследственная изменчивость* касается тех признаков и свойств, которые меняются под воздействием внешних факторов (питание, температура, свет, влажность и т. д.). Такие ненаследственные модификации не передаются по наследству, они развиваются у особей последующих поколений лишь при наличии условий, в которых они возникли. Например, окраска многих насекомых при низкой температуре темнеет, при высокой — светлеет; однако их потомство будет окрашено независимо от окраски родителей в соответствии с температурой, при которой оно само развивалось.

Существует еще одна форма ненаследственной изменчивости — так называемые длительные модификации, часто встречающиеся у одноклеточных организмов, но изредка наблюдаемые и у многоклеточных. Они возникают под влиянием внешних воздействий (например, температурных или химических) и выражаются в качественных или количественных отклонениях от исходной формы, обычно постепенно затухающих при последующем размножении. Они основаны, по-видимому, на изменениях относительно стабильных цитоплазматических структур.

Между ненаследственной и наследственной изменчивостью существует тесная связь. Ненаследственные изменения являются отражением наследственно обусловленной способности организмов отвечать определенными изменениями признаков и свойств на воздействия факторов внешней среды. При этом пределы ненаследственных изменений определяются нормой реакции генотипа на условия среды.

## **7.2. Характеристика модификационной изменчивости и ее значение в селекции**

Модификационная изменчивость не связана с существенными изменениями генотипа, а является лишь результатом его способности реагировать на условия внешней среды в пределах нормы реакции генотипа. Выделяют три основных *типа модификационных изменений*:

— *адаптивные модификации* — изменения, полезные для организма в изменившихся условиях среды, например, изменения подводных и надводных листьев у высших водных растений;

— *морфозы и феноконии* — изменения случайные, напоминающие собой мутации, например, изменения у высших растений, возникающие вследствие избытка или недостатка в почве микроэлементов;

— *длительные модификации* — изменения, сохраняющиеся при партеногенетическом, бесполом и вегетативном размножении, но исчезающие при половом размножении, например, действие на инфузорию небольшими дозами ядов вызывает устойчивость к возрастающим дозам, которая сохраняется при бесполом размножении, но исчезает при половом.

*Модификационная изменчивость характеризуется рядом свойств:*

1. Это ненаследуемые изменения, за исключением длительных модификаций, наследующихся при бесполом, вегетативном и партеногенетическом размножении.
2. Эти изменения всегда определены, т.е. определенный фактор всегда вызывает определенные изменения.
3. Степень модификационного изменения обычно прямо пропорциональна силе или длительности действия фактора.
4. Модификационные изменения, как правило, адаптивны, т.е. полезны, за исключением морфозов и фенокopies.
5. Модификации обратимы, т.е. если вызвавший их фактор прекращает действие, то изменения исчезают. Исключения составляют морфозы и фенокopies, поскольку они возникают при воздействии факторов в ходе онтогенеза, а онтогенез необратим.

*Причинами модификационной изменчивости* являются регуляция действия генов и нарушение в онтогенезе экспрессии генетической информации на разных стадиях — от транскрипции до образования активной белковой молекулы.

Модификационная изменчивость не может поставлять материал для отбора и поэтому не играет в селекции существенной роли. Однако сорта растений и породы животных, имеющие широкую норму реакции генотипа, являются более ценными в сельскохозяйственном производстве. Они экологически более пластичны, поэтому такие сорта растений могут выращиваться в разных почвенно-климатических зонах и легче переносить неблагоприятные погодные условия, сохраняя при этом стабильный урожай. Породы животных с широкой нормой реакции генотипа легче акклиматизируются, т.е. нормально размножаются и показывают высокую продуктивность в новых условиях.

### **7.3. Мутационная изменчивость и ее значение в селекции**

*Мутагенез* — процесс возникновения мутаций. Условно мутагенез делят на спонтанный (естественный) и индуцированный (искусственный). Мутации, возникающие в эксперименте под влиянием специальных воздействий (ионизирующей радиации, химических веществ, температуры и др.), называют *индуцированными мутациями*. А в тех случаях, когда мутации возникают под влиянием обычных природных факторов внешней среды или в результате физиологических и биохимических изменений в самом организме, их относят к *спонтанным му-*



тациям, хотя принципиальных различий между спонтанными и индуцированными мутациями нет.

Частота возникновения мутаций является одной из определяющих черт каждого вида живых организмов — одни виды обладают более высокой мутационной изменчивостью, чем другие. Это обусловлено разными причинами: генотипическим строением вида, степенью его адаптации к условиям внешней среды, местом его распространения, силой действия природных факторов и др. Для спонтанного мутагенеза установлено, что различные гены в одном генотипе мутируют с разной частотой и сходные гены в разных генотипах мутируют с разной частотой. Мутация — это очень редкое событие и, как правило, мутирует лишь один аллель из двух в гомологичных хромосомах.

Роль спонтанного мутационного процесса была велика во времена примитивной и народной селекции, когда шло одомашнивание и окультуривание диких форм. Как бы мы сейчас ни кормили диких предков современных пород кур — банкивских кур, мы бы не смогли получить ни быстрого роста, как у бройлеров, ни высокой годовой яйценоскости, как у леггорнов, ни разнообразия по окраске пера и живому весу.

Существующие в настоящее время породы — *результат спонтанного мутагенеза* и длительного отбора. На основе искусственного отбора спонтанных мутаций и их комбинаций путем скрещиваний при соответствующих условиях кормления и содержания человек получил в ряду многих сотен поколений новые формы животных и растений. Пример этому — создание «сладкого» люпина, ценного кормового растения. Все виды люпина содержат горький алкалоид и непригодны на корм скоту. В результате длительного поиска была обнаружена мутация растений с безалкалоидными семенами, но семена высыпались до уборки. Дальнейший поиск позволил обнаружить мутантную форму, у которой не высыпались семена, но у такого растения опадали бобы. И, наконец, была найдена нужная безалкалоидная форма люпина с неоппадающими бобами и невысыпающимися семенами.

Огромное число спонтанных мутаций обнаружено у плодовых культур: их или непосредственно используют как новые сорта, или включают в программы по гибридизации. Поскольку многие виды плодовых культур размножаются вегетативно, в селекционной практике можно успешно использовать и соматические мутации, которые затем клонировать для получения нужного сорта. Особенно много естественных мутаций в цветоводстве, например, широко известен мутант тюльпана Murillo, от которого получено более 60 новых мутантов, давших начало новым сортам.

Из полевых культур наиболее известна спонтанная мутация кукурузы с геном «ораче». Этот мутант отличается высоким содержанием лизина и используется при создании высоколизиновых гибридов.

Значение *искусственного мутагенеза* для селекции впервые было показано советскими учеными А.А. Сапегиным и Л.Н. Делоне, которые



в 1928–1932 гг. получили серию хозяйственно-полезных мутаций у пшеницы. В последнее время проводится усиленная работа по индуцированию мутаций с использованием радиоактивного облучения, химических веществ и других средств и воздействий. Частота возникновения индуцированных мутаций в два раза выше, чем естественных, и, по-видимому, они будут иметь большое значение в качестве исходного материала для создания новых сортов.

Однако если при спонтанном мутагенезе в основном возникают мутации в результате таутомерного изменения атомов водорода, что нарушает порядок комплементарности нуклеотидов и приводит к образованию генных мутаций, то при индуцированном мутагенезе возникают хромосомные aberrации, которые очень сильно сказываются на жизнеспособности организма. Поэтому в дальнейшей селекции может быть использовано лишь небольшое число полученных мутаций.

За время использования новых мутагенов удалось получить некоторое количество мутаций, представляющих непосредственный интерес для практики и используемых в селекционных программах как источник новых генов. Так, шведский генетик А. Густафсон в 1947 г. при рентгеновском облучении ячменя получил три мутанта с большим урожаем зерна, а из сорта *Вопус* выделил мутант с низкорослым стеблем и мутант с более коротким периодом вегетации. Эти мутантные сорта возделываются в Швеции и Англии.

При обработке арахиса рентгеновскими лучами Ч. Грегори в 1956 г. получены линии, превосходящие по продуктивности исходные сорта. В Италии с 1967 по 1973 гг. рядом селекционеров удалось получить несколько мутантов твердой пшеницы с укороченным стеблем. Другими методами этого добиться не получалось, так как вид *Triticum durum* не имеет разновидностей с укороченным стеблем. Короткостебельные мутанты обладают повышенной устойчивостью к полеганию, что позволяет увеличивать дозы минеральных удобрений и интенсифицировать все производство твердой пшеницы макаронных сортов.

В некоторых случаях полезными могут оказаться и отрицательные мутации. Например, индуцированная мутагенами мужская стерильность приносит большую пользу при создании гетерозисных гибридов у сахарной свеклы, риса и других сельскохозяйственных растений. В последние годы получено более 200 сортов с помощью искусственного мутагенеза. При этом наибольшее число индуцированных мутаций относится к мутациям одного или небольшого числа генов — это так называемые макромутации. Но мутировать могут и полигены (микромутации), однако, такие мутации нелегко выделить и отличить от исходного материала.

Реже используются мутации, вызывающие значительные структурные изменения. Например, сорт *Transfer* у пшеницы был получен путем транслокации части хромосомы *Aegilops umbellata* с генами устойчивости к листовой и стеблевой ржавчине на хромосому пшеницы обыкновенной.



новенной с помощью рентгеновского облучения. Путем рентгеновского облучения, приведшего к транслокации одного сегмента хромосомы ржи на хромосому пшеницы, получен также сорт *Transec*, устойчивый к листовой ржавчине и мучнистой росе.

Таким образом, *индуцированный мутагенез* — важный метод, расширяющий непосредственные возможности создания новых сортов растений, а также способ, дополняющий гибридизацию и другие методы селекции. При этом наиболее широко применяются гамма-лучи, рентгеновское излучение, нейтроны, а из химических мутагенов — алкилирующие соединения, такие, как этиленимин, нитрозоэтилмочевина, этилметансульфонат и др. При этом концентрации и дозы должны быть не очень высокими и индивидуальными для каждой культуры. Кроме того, необходимо учитывать, что мутабельность отдаленных гибридов выше, чем внутривидовых гибридов и обычных линейных сортов.

Значительно расширяет возможности отбора и гибридизации *полиплоидия*. Полиплоиды, как правило, не являются готовыми сортами, а представляют исходный материал для селекции, так как обычно у них понижена плодовитость. При изучении полиплоидии в селекции растений установлены следующие закономерности:

- растения с небольшим числом хромосом дают более жизнеспособные и ценные полиплоиды, чем многохромосомные;
- перекрестно опыляющиеся (аллогамные) растения лучше отзываются на полиплоидизацию, чем самоопылители (автогамные);
- более ценные полиплоиды получают у видов, используемых как зеленая масса (кормовые растения, корнеплоды и др.), чем у видов, используемых на семена.

Основной метод получения полиплоидов — обработка точек роста растения колхицином. При этом не формируются нити ахроматинового веретена в митозе и хромосомы располагаются по всей клетке, а не в экваториальной плоскости. Затем делятся центромеры и хромосомы, но не могут разойтись к полюсам и остаются в одной клетке.

В селекции растений используют следующие *основные типы полиплоидов*:

- *автотетраплоиды* (с последующей гибридизацией и отбором);
- *триплоиды* (в качестве гибридов непосредственно в сельском хозяйстве);
- *аллополиплоиды* (для скрещивания между собой и с обычными сортами);
- *анеуплоиды* (для генетического анализа и замены или дополнения отдельных хромосом в уже готовых сортах);
- *гаплоиды* (для генетического анализа и получения гетерозисных гибридов).

*Автотетраплоиды* могут возникать естественно при слиянии гамет с нередуцированным числом хромосом. Искусственные автотетрапло-

иды получают при обработке точек роста растения колхицином. Такие растения обладают мощным ростом и имеют большие размеры клеток и органов растения.

Многие культурные растения создавались на основе естественной полиплоидизации, но подвергались затем гибридизации и длительному отбору. В результате сохранились более приспособленные формы. Аналогичный путь должен быть и в селекции искусственных полиплоидов. Так, в Германии и Швеции были получены тетраплоидные формы короткостебельной ржи ( $4x = 28$ ), имеющие прочный неполегающий стебель, широкие листья, крупное зерно. Однако эти формы обладают высоким процентом стерильности колоса, на 20% больше, чем у диплоидных форм. Поэтому число зерен в колосе меньше и нет значительной прибавки урожая. В связи с этим такие формы используются в дальнейшей селекции. Но их можно использовать и в производстве на зеленый корм.

Большие успехи в селекции полиплоидов достигнуты у кормовых растений: в производстве используются тетраплоидный клевер красный, вика, райграс и др.

К особенностям тетраплоидов относится замедленный цикл прохождения митоза, так как нарушается взаимодействие ядра и цитоплазмы. Поэтому они, как правило, созревают позднее, чем диплоиды. Общим недостатком всех тетраплоидов является частичная стерильность вследствие образования в мейозе тривалентов и унивалентов, а такие гаметы не способны к нормальному оплодотворению.

*Триплоиды* возникают при оплодотворении женской половой клетки, имеющей диплоидный набор хромосом, с мужской гаплоидной гаметой на основе скрещивания тетраплоидов с диплоидами. У некоторых видов они более жизнеспособны, чем тетраплоиды, но абсолютно стерильны.

Для некоторых сельскохозяйственных культур стерильность является ценным качеством, например, для винограда и арбуза. Бессемянные арбузы ( $3x = 33$ ) выведены в 1951 г. японским генетиком М. Кихарой при скрещивании тетраплоидной женской формы с диплоидной мужской формой. Получение таких арбузов — дорогостоящий процесс, но он окупается, поскольку на рынке такой продукт имеет большой спрос. Триплоидный виноград ( $3x = 57$ ) имеет крупные и без семян плоды, его выращивают в виде столовых сортов.

В практике также используется триплоидная сахарная свекла ( $3x = 27$ ). Она образует мощную листовую поверхность, что способствует сильному развитию корнеплодов. Поэтому урожай такой свеклы по сравнению с диплоидной выше на 20–30% и содержание сахара больше на 1–2%. Семена для выращивания триплоидной свеклы получают при совместном посеве тетраплоидных и диплоидных растений, причем диплоидные формы обладают цитоплазматической мужской стерильностью.



*Аллотетраплоиды, или амфидиплоиды*, возникают при удвоении числа хромосом разных геномов при скрещивании представителей двух видов или родов.

Теоретические основы преодоления бесплодия отдаленных гибридов были разработаны в 1920-х гг. Г.Д. Карпеченко. Он показал, что у гибрида редьки с капустой восстанавливается фертильность после обработки проростков колхицином, который приводит к удвоению хромосом обоих геномов.

Первые пшенично-ржаные гибриды были получены в 1821 г. в Германии. Но их генетическая природа не была известна, и в селекции они не использовались. Позднее, к 1918 г., была установлена их генетическая природа и показано, что при скрещивании мягкой пшеницы (геном — 7А, 7В, 7Д) с рожью (геном — 7R) получают гибрид первого поколения, имеющий 28 хромосом и промежуточный характер наследования признаков, но полностью стерильный. При обработке таких проростков колхицином можно получить фертильный гибрид, имеющий 58 хромосом (генотип *ААВВДДRR*). Такой гибрид имеет высокое содержание белка, крупный колос, быстрый рост, устойчив к болезням и зимостойкий, но с пониженной на 30–50% плодовитостью.

Позже в Харькове А.Ф. Шулындиным был получен 42-хромосомный трехвидовой тритикале от скрещивания твердой и мягкой пшеницы с рожью. Такие гибриды более плодовиты и продуктивны, чем с 56 хромосомами, что, возможно, связано с тем, что если хромосом в ядре больше, чем 42, то нарушается взаимоотношение ядра и цитоплазмы. В природе также нет видов пшениц, у которых число хромосом превышает 42. Сейчас 42-хромосомные тритикале используют в селекции в качестве исходного материала, который скрещивают с сортами твердой пшеницы и ржи и проводят отборы на улучшение качественных показателей. По своему генетическому потенциалу тритикале — новый синтетический вид, созданный человеком, поэтому на процесс приспособления его к окружающей среде нужен ряд поколений отбора.

Кроме тритикале, успешным синтетическим амфидиплоидом считается гибридный райграс и рапс, а также ряд других аллополиплоидов, которые используются или в качестве экспериментального материала, или имеют теоретическое значение для генетических исследований.

*Анеуплоиды* — это организмы, у которых произошло увеличение или уменьшение числа отдельных хромосом в генотипе. Их нельзя непосредственно использовать в производстве, но при наличии ряда моносомиков или трисомиков для каждой хромосомы их можно использовать для замены и дополнения отдельных хромосом в уже выведенных сортах.

Полный ряд моносомиков имеется у пшеницы, овса, табака и др., а трисомиков — у пшеницы, овса, ржи, риса, сорго, томатов, перца, шпината и других культур. Кроме того, анеуплоиды имеют большое значение в генетическом анализе для выявления роли отдельных хро-

мосом в наследовании количественных признаков и для определения локуса гена.

*Гаплоиды* имеют в соматических клетках гаплоидный набор хромосом. Обнаружены у табака, томатов, кукурузы, пшеницы и других культурных растений. Чаще всего возникают из неоплодотворенной яйцеклетки путем гиногенеза, из других клеток гаметофита путем апогамии или из мужских гамет путем андрогенеза. Частота возникновения в природе очень мала: 1 на 1000 при апомиксисе и 0,1 на 1000 при андрогенезе. Характеризуются меньшей высотой, слабым развитием, стерильностью. Сохраняются у видов, размножающихся вегетативно.

При воздействии колхицином из гаплоидов можно получить гомозиготные диплоидные растения, что важно при работе с аллогамными видами, у которых нет самоопыления и трудно получать инбредные линии. Гомозиготные диплоидные линии используют для производства гетерозисных гибридов. Кроме того, гаплоиды имеют большое значение для генетических исследований, в частности, выявления мутаций, исследования эффектов генов, изучения филогенеза видов и др.

#### **7.4. Цитоплазматическая изменчивость и ее роль в селекции**

Обычно во всех моделях эволюционных и селекционных процессов рассматривают изменения ядерных генов под воздействием мутаций и отбора и почти полностью игнорируют роль изменчивости элементов цитоплазмы. Однако в последние годы накопилось много данных, позволяющих пересмотреть это представление.

*Генетическая информация цитоплазмы* локализована в хлоропластах и митохондриях и в основном обеспечивает процессы фотосинтеза и дыхания.

*Геном пластид* (пластом) представляет кольцевая молекула ДНК, содержащая 120–160 тысяч пар нуклеотидов. У двух видов (табака и печеночницы) установлено, что пластидная ДНК имеет информацию о четырех различных хлоропластных рРНК, 30–31 тРНК, 55 белках, есть также инвертированные повторы. Разные пластиды (хлоропласты, хромопласты и амилопласты) в пределах одного организма имеют одинаковые ДНК. Пластиды могут содержать разное количество копий пластома — от 10–20 в пластидах корней и зрелых хлоропластах, до 1000 — в молодых хлоропластах и амилопластах.

Геном митохондрий организован сложнее и разнообразнее. У животных его размер составляет 16–17 т.п.н., у грибов — 75–78 т.п.н., у высших растений — от 250 до 2500 т.п.н. Содержит информацию о митохондриальных белках, рРНК, тРНК, субъединицах цитохрома С-оксидазы, АТФ-азного комплекса и т.д. Как и у хлоропластов белки, кодируемые мтДНК, часто входят в состав сложных белковых комплексов, часть единиц которых синтезируется под контролем ядра. В отличие от пластома



митохондриальная ДНК не представлена большим числом копий. У большинства высших растений мтДНК — линейная молекула. Кроме того, мтДНК растений имеет особенности генетического кода.

В последние годы обнаружено, что хлДНК, мтДНК и ДНК ядра имеют одинаковые последовательности типа транспозиций, значение которых пока не выяснено.

Для изучения цитоплазматической изменчивости используют аллоплазматические формы растений. Такие формы содержат геном одной и цитоплазму другой формы растений. Создают их методом длительных возвратных, так называемых насыщающих, скрещиваний, поскольку и пластиды, и митохондрии наследуются по материнской линии.

При изучении аллоплазматических форм растений установлено влияние генов цитоплазмы на следующие признаки и свойства растений:

- на морфологию растений (всхожесть семян, высота растения, сроки выколашивания, сухая масса растения, длина междоузлий, размеры листьев, стерильность пыльцы, размеры и количество колосков, цветков, зерен);
- на физиологию растений (фотосинтез и дыхание, поглощение и накопление элементов минерального питания, количество белка в зерне и хлебопекарные качества, устойчивость к неблагоприятным факторам и некоторым грибным заболеваниям, сдвиг от ярового к озимому образу жизни);
- на процесс избирательной передачи ядерных генов (опушенность, черная окраска колосковых чешуй, остистость, ядерная мужская стерильность и др.);
- наследование цитоплазматической мужской стерильности (у многих видов она связана с нарушениями мтДНК, а у некоторых — с нарушениями хлДНК).

Таким образом, в селекции растений, наряду с ядерной изменчивостью, важную роль имеет цитоплазматическая изменчивость, которую также обязан учитывать селекционер в своей работе.

## **7.5. Значение в селекции комбинативной изменчивости.**

### **Типы скрещиваний**

Комбинативная изменчивость возникает в процессе скрещивания. Поэтому успех в селекции в значительной мере определяется подбором родительских пар для скрещивания, так как гибридизация — это основной способ получения новых сортов. Существует три концепции подбора родительских пар для скрещивания:

— *концепция сорта* — подбор для скрещивания большого числа сортов с надеждой на получение желаемой комбинации положительных признаков. Использовалась на ранних этапах селекции, когда было мало известно о генетике передачи признаков. Сейчас она не находит

широкого применения, так как много риска и неопределенности, большая трудоемкость и много выбраковки различных комбинаций. Успех этой концепции определяется в основном использованием большого числа комбинаций скрещиваний, хотя только некоторые могут дать перспективные сорта. В настоящее время ее используют при переходе на новую программу скрещиваний или когда у селекционера нет времени детально изучить признаки сортов, с которыми он работает;

— *концепция признака* — подбор родительских пар на основе знания признаков родителей, которые хотят объединить в новых сорта. При этом выбор родителей требует поиска различий между сортами в признаках, которые должны объединиться. Скрещивания базируются на большой генетической дивергентности между родителями, и у селекционера возникает возможность сокращать число комбинаций скрещиваний в сравнении с концепцией сорта. При этом если селекцию ведут методом возвратных скрещиваний, то в качестве реципиента (рекуррентного родителя) берут такого родителя, у которого большее число положительных признаков. В настоящее время эту концепцию применяют почти во всех программах создания новых сортов;

— *концепция гена* — подбор родительских пар для скрещивания на основе знания генетической структуры признаков, по которым ведется селекция. К сожалению, эта структура известна не для всех признаков и тем более полигенных. Например, устойчивость к стеблевой ржавчине пшеницы обусловлена более чем 15 генами, к листовой ржавчине — примерно 25 главными генами и т.д. Аналогично наследуется устойчивость к гельминтоспориозу у ячменя, кукурузы и сорго. Полигенно также наследуется продуктивность сортов, зимостойкость, засухоустойчивость, качественные показатели урожая и пр. Однако чем лучше познана генетическая основа признаков, тем надежнее можно подобрать родительские пары для скрещивания. Поэтому концепция гена должна стать ведущей в будущей селекции.

Кроме указанных выше концепций в селекции растений существует еще один принцип подбора родительских пар для скрещивания — *эколого-географический*, который, в частности, отстаивал и применял И.В. Мичурин. Он считал, что лучшие сорта дает скрещивание или прививка географически удаленных сортов и видов. Этот принцип успешно использовал в селекции озимой пшеницы советский академик П.П. Лукьяненко. Принцип основан на генетической дивергентности сортов, формирующихся в разных эколого-географических условиях.

При подборе пар для скрещивания в основном учитывают следующие сложные признаки:

— *элементы продуктивности* — определяют как число зерен на одно растение, или массу 1000 семян, или число продуктивных стеблей, или число растений на единицу площади и пр.;

— *продолжительность отдельных фаз вегетации* — для селекционера у сорта важна скороспелость, которая обратно связана с урожайностью.





ные гибриды непосредственно используют в производстве. Но можно при дальнейшем расщеплении и вести отбор с целью получения нового сорта;

— *ступенчатые скрещивания*, т.е.  $[(A \times B) \times C] \times D$ . В данном случае формы  $A$  и  $B$  вносят по 12,5% наследственного материала, форма  $C$  — 25%, а форма  $D$  — 50%. Поэтому последняя форма должна обладать наибольшим количеством полезных признаков. Этот метод довольно продолжителен, поэтому его применяют как метод улучшения уже полученных комбинаций;

— *двойные скрещивания*, т.е.  $(A \times B) \times (C \times D)$ . При таких скрещиваниях все используемые формы вносят по 25% наследственного материала. Чаще всего данные скрещивания используют для получения двойных гибридов в селекции на гетерозис, например, у кукурузы;

— *диаллельные скрещивания* используют для оценки комбинационной способности отдельных сортов (табл. 7.1).

Таблица 7.1

Схема оценки сортов

	$A$	$B$	$C$	$D$
$A$		$B \times A$	$C \times A$	$D \times A$
$B$	$A \times B$		$C \times B$	$D \times B$
$C$	$A \times C$	$B \times C$		$D \times C$
$D$	$A \times D$	$B \times D$	$C \times D$	

Число комбинаций для  $n$  — сортов можно рассчитать по такой формуле:

$$x = \frac{n \times (n-1)}{2},$$

где  $x$  — число комбинаций,  $n$  — количество сортов. Этот же метод используют в генетических исследованиях, так как он позволяет получить массу информации об эффекте и качестве генов, их комбинационной способности и возможных взаимодействиях.

В *конвергентной селекции* используют следующие типы скрещиваний:

— *возвратные* — скрещивание гибрида первого поколения с одним из родителей. Сорт, несущий новый признак, называется донором ( $B$ ), а сорт, принимающий признак, — это реципиент, или рекуррентный родитель ( $A$ ). Тогда схема возвратных насыщающих скрещиваний записывается следующим образом:  $(A \times B) \times A^{2-6}$ . При возвратных насыщающих скрещиваниях, равных шести, в потомстве 98,4% наследственного материала рекуррентного родителя. Таким образом, для полного восстановления генотипа рекуррентного родителя необходимо провести шесть или более возвратных скрещиваний. Этот метод используется



в основном для внесения генов устойчивости к заболеваниям и паразитам. На рис. 7.2 показана схема и формула возвратных скрещиваний (беккроссов), где  $AA$  и  $BB$  — геномы родительских сортов;

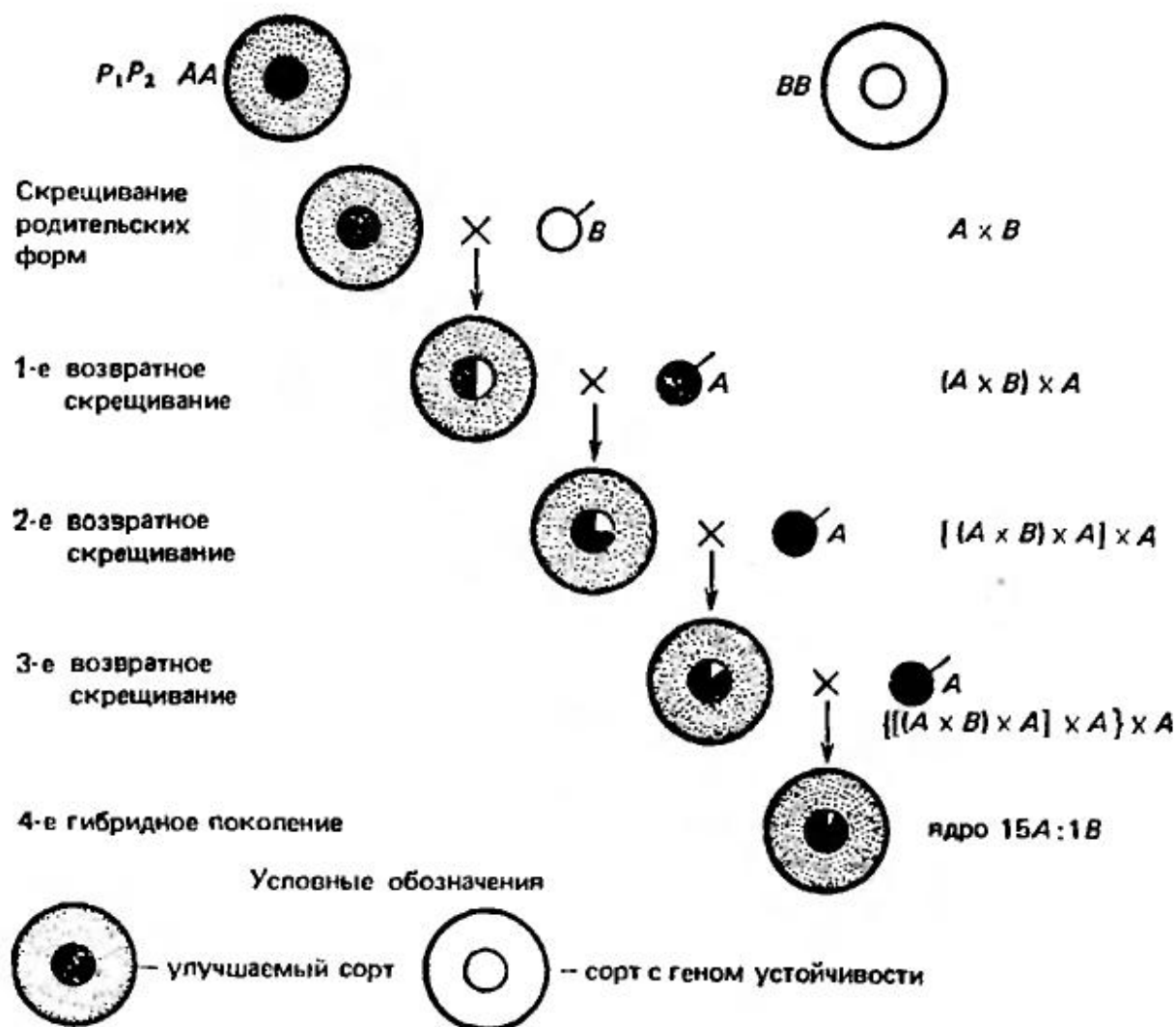


Рис. 7.2. Схема и формула возвратных скрещиваний

— *конвергентные (улучшающие) скрещивания* основаны на применении параллельных возвратных скрещиваний разных сортов-доноров с одним и тем же рекуррентным родителем с целью передачи ему одновременно нескольких ценных признаков. Объединение этих признаков в одном сорте происходит на завершающем этапе селекционного процесса путем скрещивания между собой полученных параллельно линий и перекомбинацией соответствующих генов. Используется в частности при выведении сортов с комплексным иммунитетом.

## 7.6. Гетерозис: механизмы и значение в селекции

**Гетерозис** (от греческого *heteroiosis* — изменение, превращение) — это ускорение роста и увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения при различных скрещива-

ниях как животных, так и растений. Во втором и последующих поколениях гетерозис обычно затухает.

У сельскохозяйственных животных и возделываемых растений гетерозис нередко приводит к значительному повышению продуктивности и урожайности.

Гетерозис и инбредная депрессия были известны уже древним грекам, в частности Аристотелю. Первые научные исследования гетерозиса у растений проведены немецким ботаником И.Г. Кельрейтером (1760). Ч. Дарвин обобщил наблюдения о пользе скрещиваний (1876), оказав тем самым большое влияние на работы И. В. Мичурина и многих других селекционеров. Термин «гетерозис» предложил американский генетик Г. Шелл (1914), который первым получил «двойные» межлинейные гибриды кукурузы. Основы метода промышленного выращивания этих гибридов разработал Д. Джонс (1917).

Применение гибридизации в сельском хозяйстве расширяется из года в год, и это стимулирует дальнейшие теоретические исследования гетерозиса. Изучение гетерозиса, помимо обычного изучения морфологических признаков, требует также применения физиологических и биохимических методик, позволяющих обнаружить тонкие различия между гибридами и исходными формами. Ведется изучение гетерозиса на молекулярном уровне: в частности, у многих гибридов исследуется строение специфических белковых молекул — ферментов, антигенов и др.

Селекция гетерозисных гибридов имеет большое значение для сельскохозяйственного производства. Такие гибриды часто по урожайности превышают обычные сорта на 30% и выше. Широко используется гетерозисный эффект в селекции кукурузы, сорго, подсолнечника, томата, тыквы, огурца, арбуза, лука, капусты, сахарной свеклы. Его начали также применять в селекции риса, пшеницы, хлопчатника и различных видов пальм.

А. Густафсон выделял три основных типа гетерозиса:

- *репродуктивный гетерозис* проявляется повышенной урожайностью и развитием плодов и семян у растений, а у животных — повышенной плодовитостью. Однако плодовитость животных — признак слабо наследуемый, его коэффициент наследуемости ( $h^2$ ) равен 0,1 и у гибридов первого поколения плодовитость, как правило, не превышает 80% от родительских форм. Плодовитость также плохо поддается селекции и при чистопородном разведении;

- *соматический гетерозис* у растений сопровождается усиленным развитием и ростом вегетативной массы. У животных такой тип гетерозиса сопровождается скороспелостью и большой массой тела. Обычно при промышленном скрещивании с таким гетерозисом и имеют дело;

- *адаптивный гетерозис* сопровождается как у животных, так и у растений повышением общей жизнеспособности и устойчивости к неблагоприятным факторам среды и заболеваниям;



Хотя явление гетерозиса было описано еще И.Г. Кельрейтером в XVIII в., механизмы его не выяснены до сих пор. Существуют многочисленные теории, объясняющие явление гетерозиса, основными из которых являются следующие:

— *теория доминирования* предполагает накопление у гибридов первого поколения доминантных полезных генов, полученных от обоих родителей. В этом случае можно провести отбор по полезным доминантным генам и получить стабильную гетерозисную форму. Однако такую форму еще никому получить не удалось, наоборот, в последующих поколениях проявление гетерозиса затухает;

— *теория сверхдоминирования* постулирует превосходство гетерозиготного состояния над обеими родительскими гомозиготными формами, т.е.  $AA(Aa)aa$ . Однако не все гибридные комбинации дают гетерозисный эффект, и этот факт данная теория объяснить не может;

— *теория гибридного белка* объясняет гетерозисный эффект появлением у гетерозиготы  $Aa$  в результате межallelной комплементации гибридного белка, имеющего преимущества по сравнению с родительскими негибридными белками. Однако это справедливо только для мультимерных ферментов, которые не всегда сопровождают эффект гетерозиса;

— *теория биохимического обогащения* предполагает появление у гибридов первого поколения новых ферментов, которые отсутствовали у исходных родительских форм. Однако не у всех гетерозисных гибридов такие ферменты были обнаружены;

— *теория компенсационного комплекса генов (ККГ)* объясняет появление гетерозисного эффекта при скрещивании родительских форм, одна из которых обладает полуметальным геном. В ответ на присутствие вредного гена у такой формы идет подбор супервитаальных генов-модификаторов, компенсирующих действие полуметального гена. В результате у гибридов первого поколения действие полуметали подавляется нормальным аллелем, а наличие хотя бы одной дозы супервитаальных генов приводит к повышению жизнеспособности и других показателей, характеризующих явление гетерозиса;

— *биофизическая теория гетерозиса* связывает появление гетерозисного эффекта с изменением биоэлектрических свойств ядра. В соответствии с этой теорией родительские гомологичные хромосомы дифференцированы и при их соединении в одном генотипе у гибридов первого поколения между ними уменьшаются силы притяжения по сравнению с генотипом родителей. При этом возрастает диффузность хроматина, увеличивается степень асинхронизации гомологов, что может привести к увеличению репликативной и транскрипционной активности генома.

Данная теория разрабатывается на кафедре генетики и цитологии Харьковского национального университета им. В.Н.Каразина под руководством профессора В.Г.Шахбазова. Получены убедительные факты,

показывающие, что у гетерозисных гибридов увеличивается электрический заряд ядра и повышается уровень его биоэлектрического гомеостаза, ускоряется ядерно-плазменный транспорт, увеличивается содержание кислых белков, возрастает ядрышко-ядерное соотношение, увеличивается число асинхронизирующих участков гомологичных хромосом и др.

Основной задачей изучения и практического использования гетерозиса является его закрепление в ряду поколений. Существует несколько путей и генетических механизмов закрепления гетерозиса:

- размножение гетерозисных форм апомиктическим способом;
- вегетативное размножение растений, у которых возможен этот тип размножения;
- использование явления гетерогеномности, т.е. создание организмов, в кариотипе которых присутствуют два или больше неродственных генома, принадлежащих к одному и тому же виду, так называемая внутривидовая полиплоидизация;
- использование явления гетерогенности, т.е. создание организма, гаметы которого содержат более одного аллельного гена. Это возможно благодаря дупликациям, при которых гетерозиготность  $Aa$  переходит в гетерогенность;
- использование явления эугетерозиса, который обусловлен благоприятной комбинацией системы из нескольких неаллельных генов, локализованных в микроинверсиях.

Для использования гетерозиса в производстве разработаны экономически рентабельные способы получения гибридных семян кукурузы, томатов, баклажанов, перца, лука, огурцов, арбузов, тыквы, сахарной свеклы, сорго, ржи, люцерны и других сельскохозяйственных растений. Особое положение занимает группа вегетативно размножаемых растений, у которых возможно закрепление гетерозиса в потомстве, например сорта картофеля и плодово-ягодных культур, выведенные из гибридных семян.

Для использования гетерозиса с практической целью применяются межсортовые скрещивания гомозиготных сортов самоопыляющихся растений, межсортовые (межпопуляционные) скрещивания самоопыленных линий перекрестноопыляющихся растений (парные, трехлинейные, двойные — четырехлинейные, множественные) и сортолинейные скрещивания.

Устранению трудностей в получении гибридных семян может способствовать использование цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), свойства несовместимости у некоторых перекрестноопыляющихся растений и других наследственных особенностей в структуре цветка и соцветия, исключающих большие затраты на кастрацию.

При выборе родительских форм для получения гетерозисных гибридов оценивают их комбинационную способность.



Наибольший эффект в использовании гетерозиса достигнут на кукурузе. Создание и внедрение в производство гибридов кукурузы позволило повысить на 20—30% валовые сборы зерна на огромных площадях, занимаемых этой культурой в разных странах мира. Созданы гибриды кукурузы, совмещающие высокую урожайность с хорошим качеством семян, засухоустойчивостью и иммунитетом к различным болезням.

Районированы гетерозисные гибриды сорго (гибрид Ранний-1, гибрид Восход), гетерозисные межсортные гибриды сахарной свеклы, из которых наибольшее распространение получил Ялтушковский гибрид. Для получения гетерозисных форм все шире используются линии сахарной свеклы со стерильной пылью. Явления гетерозиса установлены также у многих овощных и масличных культур.

В животноводстве явления гетерозиса наблюдаются при гибридизации, межпородном и внутрипородном (межлинейном) скрещивании и обеспечивают заметное повышение продуктивности сельскохозяйственных животных.

Наибольшее распространение получило использование гетерозиса при промышленном скрещивании.

Промышленное скрещивание — один из видов скрещивания сельскохозяйственных животных, спаривание животных двух пород для получения высокопродуктивных помесей первого поколения в пользовательных (неплеменных) целях. Помеси, полученные при промышленном скрещивании, как правило, проявляют гетерозис по хозяйственно-полезным признакам, обладают повышенной жизнеспособностью и нередко по продуктивности превосходят животных исходных пород. Промышленное скрещивание имеет наибольшее значение в свиноводстве и мясном скотоводстве. В свиноводстве помесей повышенной продуктивности получают от скрещивания высокопродуктивной крупной белой породы с менее продуктивными породами свиней.

В птицеводстве при скрещивании яйценоских пород кур, например леггорнов с австралорпами, род-айлендами и др., яйценоскость помесей первого поколения возрастает на 20—25 яиц в год; скрещивание мясных пород кур с мясо-яичными обуславливает повышение мясных качеств. Гетерозис по комплексу признаков получают при скрещивании близкородственных линий кур одной породы или при межпородных скрещиваниях. В свиноводстве, овцеводстве и скотоводстве промышленным скрещиванием пользуются для получения гетерозиса по мясной продуктивности, что выражается в повышении скороспелости и живого веса животных, увеличении убойного выхода, улучшении качества туши. Свиней мясо-сальных (комбинированных) пород скрещивают с хряками мясных пород. Мелких малопродуктивных овец местных пород скрещивают с баранами мясо-шерстных пород, тонкорунных маток — с баранами скороспелых мясных или полутонкорун-

ных пород. Для повышения мясной продуктивности коров молочных, молочно-мясных и местных мясных пород скрещивают с быками специализированных мясных пород.

Таким образом, несмотря на сложность и недостаточную генетическую изученность явления гетерозиса его практическое применение имеет большое значение в интенсификации сельского хозяйства.

### **Вопросы для повторения**

1. Какие типы изменчивости используются в селекции?
2. В чем значение искусственного мутагенеза для селекции?
3. Какие типы полиплоидов используют в селекции растений?
4. Какую роль в селекции играет цитоплазматическая изменчивость?
5. Назовите концепции подбора родительских пар для скрещивания?
6. Какие типы скрещиваний используют в дивергентной селекции?
7. Какие типы скрещиваний используют в конвергентной селекции?
8. Каково значение гетерозиса в процессе селекции? Какие типы гетерозиса вы знаете?
9. Расскажите об основных теориях гетерозиса.
10. Какие существуют пути и генетические механизмы закрепления гетерозиса?



# Глава 8

## МЕТОДЫ ОТБОРА И ОЦЕНКИ СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА У РАСТЕНИЙ

### 8.1. Теоретические предпосылки отбора в эндогамных и экзогамных популяциях

До возникновения научной селекции отбор проводился путем поиска лучших по внешним признакам (фенотипу) форм. Но фенотип не всегда соответствует генотипу по трем основным причинам:

— *межаллельные взаимодействия* — доминирование приводит к тому, что особи с генотипами  $AA$  и  $Aa$  имеют одинаковый фенотип. Это свойственно экзогамным популяциям, поскольку гетерозиготные генотипы в эндогамных популяциях, как правило, отсутствуют;

— *межгенные взаимодействия* — комплементарность, эпистаз и полимерия способствуют появлению одинакового фенотипа у особей с разными генотипами. Это характерно как для эндогамных, так и для экзогамных популяций;

— *при модификационной изменчивости* среда влияет неодинаково на фенотипическое проявление признаков и свойств у разных особей популяции.

Эффективность отбора зависит от способа опыления (эндогамия или экзогамия) и характера признаков (качественные или количественные).

*Эндогамные популяции* представлены в основном гомозиготными формами. Поскольку качественные признаки, как правило, моногенны, из трех возможных генотипов ( $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ) существуют только два ( $AA$  и  $aa$ ), межаллельные взаимодействия отсутствуют и модификации незначительны, то отбор высокоэффективен. Количественные признаки — полигенные признаки, поэтому в эндогамной популяции всегда присутствует более двух классов гомозигот. Например, дигенный признак может быть представлен четырьмя классами гомозигот:  $AABB$ ,  $AAbb$ ,  $aaBB$  и  $aabb$ . Также на количественные признаки значительное модифицирующее влияние оказывает внешняя среда. В результате фенотип не отражает генотипическую основу признака. Поэтому для эффективного проведения отбора необходимо:

— максимально уменьшить различия в действии окружающей среды, т.е. должна быть высокая гомогенность почвенных и природно-климатических условий;

— проводить отбор более строго, например, при учете признака в баллах от 1 до 10 отбирать особей со значением признака 8–10 баллов.

*Экзогамные популяции* подчиняются закону Харди-Вайнберга и представлены как гомозиготными, так и гетерозиготными формами. Кроме

того, в ходе эволюции приспособление к внешней среде у экзогамных популяций шло на основе гетерозиготных генотипов. При строгом отборе уменьшается численность популяции, и начинают действовать закономерности эндогамных популяций, т.е. идет гомозиготизация, которая в свою очередь приводит к инбредной депрессии. Поэтому часто при отборе возникают парадоксы, например, строгая селекция на урожайность в экзогамной популяции ведет к уменьшению урожайности по сравнению с исходной популяцией.

При работе с *качественными (моногенными) признаками* успех отбора зависит от рецессивности или доминантности гена, обуславливающего данный признак. Отбор на рецессивный генотип всегда высокоэффективен, а отбор на доминантный генотип практически бесконечен, так как генотипы  $AA$  и  $Aa$  не различимы.

При проведении отбора по *количественным (полигенным) признакам* важно как можно больше выравнивать условия внешней среды. Эффективность отбора зависит от межallelных взаимодействий: при сверхдоминировании гомозиготы менее продуктивны, чем гетерозиготы, и отбор проводить нецелесообразно. В этом случае используют методы селекции на гетерозис и методы отбора на комбинационную способность. В случае доминирования или без него можно проводить отбор с любой интенсивностью, так как гетерозиготные генотипы не отличаются по продуктивности от гомозиготных. При этом, естественно, предполагается, что другие признаки, не подлежащие прямому отбору, вследствие косвенных эффектов отбора не повлияют на жизнеспособность отобранных форм.

Для планирования и прогнозирования результатов отбора необходимо определить селекционный дифференциал ( $S$ ) и относительную силу влияния внешней среды и генотипа на признак, которую измеряют с помощью коэффициента наследуемости ( $h^2$ ).

Селекционный дифференциал представляет собой разность между средней величиной признака в популяции отобранных особей ( $\bar{x}_e$ ) и соответствующей средней его величиной в исходной популяции ( $\bar{x}_p$ ):  $S = \bar{x}_e - \bar{x}_p$ . Чем интенсивнее ведется отбор, тем выше значение селекционного дифференциала.

Коэффициент наследуемости дает возможность предсказать результат (сдвиг) отбора. Сдвигом отбора, или респонсом ( $R$ ), называется наследуемая часть селекционного дифференциала. Его можно вычислить по формуле:

$$R = S \times h^2.$$

Опираясь на эту формулу, можно делать различные прогнозы при отборе, в частности, предсказывать, какой сдвиг может быть достигнут при определенном селекционном дифференциале, или какое значение селек-



ционного дифференциала необходимо, чтобы при определенном коэффициенте наследуемости обеспечить заданный сдвиг. Однако надо помнить, что сдвиг при отборе представляет собой генотипический эффект отбора и подвергается модифицирующему влиянию внешней среды.

## 8.2. Массовый отбор: его эффективность и недостатки

Методы отбора имеют большое значение в процессе создания новых сортов. Отбор можно проводить только в гетерогенной популяции, т.е. в популяции, в которой имеется наследственная изменчивость. Такие популяции существуют в природе, но их можно создавать и путем гибридизации. В принципе существуют два основных метода отбора — массовый и индивидуальный. Все другие методы представляют собой вариации и комбинации этих методов.

*Массовым отбором* называется метод отбора растений в популяциях по фенотипу, совместный посев отобранных семян и их выращивание с целью получения новых или для поддержания чистоты уже существующих сортов. Это самый древний метод отбора. Он возник с переходом человека к оседлому образу жизни и возникновением земледелия. В дальнейшем этот метод совершенствовался, но в направлении самого отбора, а не способов размножения растений.

Массовый отбор применяется как у эндогамных, так и у экзогамных растений, но с учетом различий в системах опыления имеет разную эффективность. Эффективность массового отбора зависит от следующих факторов:

- эффекта гена, контролирующего признак, по которому ведется отбор;
- коэффициента наследуемости признака;
- взаимодействия генотипа с окружающей средой;
- величины отобранного образца.

Успех отбора будет большим, если гены, определяющие признак, имеют аддитивный, а не доминантный эффект. В первом случае отбор не нужно повторять, а только продолжить размножение растений. Во втором случае отбор повторяют несколько раз.

Поскольку массовый отбор основан на отборе фенотипа, то эффективность его высока при высокой наследуемости признака, т.е. большом соответствии фенотипа и генотипа. Если наследуемость признака низка, то применяют многократный массовый отбор.

Взаимодействие генотипа с окружающей средой возрастает при низком коэффициенте наследуемости признака, что снижает результативность отбора.

Если отбирается достаточно большой образец, то массовый отбор проходит успешнее.

Массовый отбор является более эффективным у экзогамных растений, так как ввиду свободного скрещивания возникают новые рекомбинации генов. Поэтому каждый цикл отбора приводит к новой генетической изменчивости. У эндогамных растений массовый отбор приводит к обособлению гомозиготных линий, число которых зависит от гетерогенности исходной популяции. В настоящее время его применяют или после гибридизации, или в естественных популяциях растений, селекция которых развита недостаточно, например, многолетние злаковые травы и некоторые кормовые бобовые.

Массовый отбор делится на однократный и многократный.

*Однократный* чаще применяется и более результативен у эндогамных растений. А у экзогамных растений, как правило, проводят *многократный массовый отбор*.

У некоторых сельскохозяйственных культур при прекращении отбора хозяйственно ценные показатели сорта снижаются, например, сахаристость у сахарной свеклы. В этом случае проводят *непрерывный массовый отбор* в течение всего периода использования сорта в производстве.

Одной из разновидностей массового отбора является *негативный отбор*, когда удаляют из посевов худшие (прополка). Этот отбор обычно применяют в семеноводстве.

Массовый отбор дает хорошие и быстрые результаты, когда его задачи совпадают с направлением естественного отбора. Чем более экологически приспособлена популяция к данной среде в ходе естественного отбора, тем лучшие результаты может дать применение массового отбора. Например, в селекции на зимостойкость или засухоустойчивость. Однако в селекции на улучшение качества продукции (сахаристость, белковость и пр.) этот метод работает слабо.

Недостатком массового отбора является невозможность проверить отбираемые растения по потомству. В связи с этим существует большая вероятность потери ценных в селекционном отношении форм.

### **8.3. Методы индивидуального отбора у эндогамных растений в местных популяциях и после гибридизации**

Индивидуальным отбором называется отбор отдельных растений и проверка потомства каждого из них при дальнейшем размножении, выбраковка худших и многократная проверка лучших форм растений.

*Индивидуальный отбор у эндогамных растений в местных популяциях.*

Местные популяции эндогамных растений (овса, ячменя, кормовых трав, гороха, бобов и пр.) могут быть более или менее гетерогенными вследствие совместного существования разных генотипов, спонтанной гибридизации и естественных мутаций. Однако каждый генотип является значительно гомозиготным, и поэтому популяция состоит из раз-



личных гомозиготных линий. Если в такой популяции появляются какие-либо выдающиеся растения (по любым важным для селекционера признакам), то целесообразно начать отбор.

Этапы индивидуального отбора:

- индивидуальный отбор растений из популяции;
- посев семян с каждого отобранного растения отдельными рядами или делянками;
- отбор наилучшего потомства на основе наблюдения за растениями в период вегетации и испытание по тем признакам, по которым проводится отбор;
- испытание отобранных линий на урожайность и другие признаки по сравнению со стандартом, размножение лучших линий для проведения государственных сортоиспытаний.

С помощью индивидуального отбора из любой популяции эндогамных растений можно выделить несколько линий или сортов в зависимости от степени генетической изменчивости. Индивидуальный отбор используют как метод поддержания существующих сортов эндогамных растений.

*Индивидуальный отбор у эндогамных растений после гибридизации.* Отбор в гибридной популяции начинается не с гомозиготных растений, находящихся в популяции, а с выявления гомо- и гетерозиготных растений по расщеплению у гибридов второго поколения. Индивидуальный отбор можно применять в сочетании с массовым отбором.

Существуют следующие методы индивидуального отбора после гибридизации:

- метод отбора в смеси;
- метод педигри;
- метод односеменного потомства;
- метод возвратных скрещиваний.

*Метод отбора в смеси* впервые введен в селекцию в начале XX в. шведским генетиком Г. Нильсоном-Эле. Он состоит из следующих этапов:

- после скрещивания сортов  $A \times B$ ,  $C \times D$  и т.д. семена гибридов первого поколения от каждой комбинации выращивают отдельно для получения достаточного количества семян гибридов второго поколения;
- из всех обмолоченных семян  $F_2$  отдельно каждой комбинации берут образец, навеску и высевают для получения  $F_3$  и так до  $F_6$ ;
- в  $F_6$ , когда в соответствии с расчетами гомозиготность составляет 96,9%, начинают индивидуальный отбор генотипов;
- в  $F_7$  проводят отбор и оценку по потомству, выделяют лучшие линии, передают их в сравнительное сортоиспытание для оценки урожайности.

Преимущество данного метода заключается в том, что можно изучать большое число комбинаций скрещиваний. Но в связи с тем, что отбор начинают в  $F_6$ , можно не заметить ценные генотипы. Поэтому некоторые селекционеры рекомендуют начинать отбор в  $F_4$ , когда гомозиготность достигает 93,8%.

*Метод педигри* — метод индивидуального отбора растений в расщепляющихся поколениях и прослеживание родословной отобранных растений вплоть до получения гомозиготных линий. В селекции эндогамных растений применяется чаще других. Он имеет следующие этапы:

- скрещивают два сорта ( $A \times B$ ) и получают  $F_1$ , которые высевают и проводят негативный отбор самосева и ослабленных, и больных растений;
- семена каждого растения  $F_1$  обмолачивают и высевают отдельно для получения  $F_2$ , где и начинают первые отборы с нужными генотипами;
- отобранные в  $F_2$  растения обмолачивают и высевают отдельно для получения  $F_3$ , где уже начинают формирование линий, так как в  $F_3$  уже идет расщепление, то можно оценить не только признаки родителей, но и их потомство;
- отобранные в  $F_3$  растения высевают для получения  $F_4$  по методу педигри, т.е. каждое растение в отдельный рядок. Гомозиготность равна уже 87,5%, поэтому в основном потомство выравненное;
- отобранные из  $F_4$  семена высевают для предварительного испытания на урожайность — это уже  $F_5$ ;
- лучшие линии из предварительного испытания передают в сравнительное испытание для оценки на урожайность по сравнению со стандартом. Такое испытание проводят в среднем около трех лет — от  $F_6$  до  $F_9$ , а затем регистрируют новый сорт.

Метод односеменного потомства является модификацией метода педигри. При этом испытывают потомство каждого растения  $F_2$ , но методом случайной выборки берут только одно семя (у бобовых — один боб). Отбор лучших растений начинают при достаточно высоком уровне гомозиготности в  $F_5$ . В  $F_6$  уже отдельными рядками высевают все семена отобранных растений. В  $F_7$  отобранные линии испытывают на урожайность по сравнению со стандартом и так до  $F_9$ , пока не зарегистрируют новый сорт.

Метод возвратных скрещиваний применяют как метод отбора в тех случаях, когда возникает угроза снятия с производства хорошего сорта-стандарта из-за появления какой-либо болезни. Например, сорт  $A$ , неустойчивый к стеблевой ржавчине (генотип  $rr$ ), скрещивают с сортом  $B$ , донором гена устойчивости (генотип  $RR$ ). Затем гибриды первого поколения скрещивают с сортом  $A$  и в потомстве отбраковывают неустойчивые к болезни формы. Таких скрещиваний гибридного потомства



с сортом *A* проводят не менее шести. При этом рекуррентный родитель восстанавливает свой генотип на 96,9%. Затем с помощью метода педигри выделяют гомозиготные линии, которые проверяют на урожайность и устойчивость.

Если нужный ген устойчивости рецессивный, то процедура возвратных скрещиваний и отборов более длительна, так как устойчивые растения выщепляются в  $F_2$ .

Этот метод эффективен при селекции на моногенный или дигенный признак, а при полигенном характере наследования или при сцеплении передаваемого признака с каким-либо другим отрицательным признаком он не эффективен.

#### **8.4. Методы индивидуального отбора у экзогамных растений в популяциях и после гибридизации**

Существует несколько методов индивидуального отбора у экзогамных растений в популяциях:

1. *Индивидуальный отбор без изоляции.* При этом в гетерогенных популяциях отбирают лучшие растения, каждое отдельно обмолачивают и засевают делянки. В посевах выбраковывают худшие растения, а оставшиеся переопыляются. Такую процедуру проводят три года. Затем лучшее потомство можно объединить и передать на сортоиспытание. При таком методе отбора нужно учитывать, что сорт всегда будет сильно изменчив.

2. *Индивидуальный отбор с изоляцией.* В этом случае отбирают лучшие растения, отдельно обмолачивают и высевают на делянки. Потомство таких растений изолируют с помощью полотна, пластика или хлопчатобумажной ткани. Такой отбор высоко эффективен, но если мал отобранный образец, то у потомства проявляется вредное действие инбридинга.

3. *Индивидуальный отбор с оставлением резерва семян.* При таком отборе выбранные лучшие растения обмолачивают отдельно, и полученные семена делят пополам. Половину семян высевают, а вторую половину оставляют в качестве резерва. Высеянное потомство оценивают, отбирают лучшие номера и на следующий год засевают делянки резервом семян тех растений, которые имели лучшее потомство. На третий год процедуру повторяют, т.е. отбирают лучшие растения, семена их делят пополам и высевают на участках половину семян. Это наиболее часто используемый метод индивидуального отбора у экзогамных растений.

4. *Индивидуальный отбор у двулетних растений.* Примером таких растений является сахарная свекла, редис и пр. Выделившийся лучший корнеплод испытывают по массе, количеству сахара и др. признакам.

Затем его клонируют, т.е. делят на 3—4 части и каждую сажают отдельно для получения семян. Затем полученные семена высевают для получения корнеплодов и снова проводят отбор.

*5. Индивидуальный отбор у многолетних растений.* Такими растениями являются, например, кормовые травы — люцерна, клевер и др. У них обычно сочетают половое и вегетативное размножение (клонирование). В первый год отбирают лучшие растения и клонируют. На второй и третий год испытывают ценность клонов по разным признакам, а затем снова отбирают лучшие формы и клонируют. Если при этом применять изоляцию отобранных растений, то селекционный материал будет более выравненный.

При отборе у экзогамных растений из свободно размножающейся или местной популяции селекционер основывается, как правило, на генотипе матери, так как отцовская форма практически неизвестна. Поэтому для более успешных результатов отбора применяют планируемую гибридизацию растений и соответствующие методы отбора:

— *Метод отбора колоса или початка в рядке.* Например, скрещивают два сорта ржи. В первом поколении отбирают лучшие растения, обмолачивают и высевают семена одного растения на рядок. Плохие растения выбраковываются. Во втором поколении снова отбирают лучшие растения в лучших рядках, обмолачивают отдельно, половину семян оставляют для резерва, а половину высевают — колос на рядок. Оценивают потомство и для получения следующего поколения берут семена из резерва. И так в течение нескольких лет до получения сорта.

— *Полнородственный отбор.* При этом для скрещивания используется только одно материнское растение и одно отцовское. Потомство от скрещивания высевают, проводят отбор и снова индивидуально скрещивают. При этой форме отбора резко сокращается изменчивость материала, его применяют для создания инбредных линий.

— *Поликросс-метод.* После создания гибридной популяции в первом поколении отбирают лучшие растения, обмолачивают и высевают таким образом, чтобы была наибольшая вероятность их переопыления. Семена лучших форм обмолачивают и испытывают по потомству. От лучших выделившихся форм вновь берут семена для дальнейшей селекции вплоть до получения сорта.

— *Рекуррентный отбор* проходит несколько циклов. Вначале отбирают лучшие растения и проводят их принудительное самоопыление. Потомство отобранных самоопыленных растений скрещивают во всех возможных комбинациях и высевают полученные семена. Затем от каждой комбинации берут одинаковое количество семян, смешивают для создания новой популяции и высевают для получения растений, среди которых снова отбирают лучшие и принудительно самоопыляют, т.е. начинают второй цикл рекуррентного отбора. Таких циклов должно



быть несколько. Этот метод широко используется в селекции экзогамных растений, в частности, кукурузы, для получения синтетических сортов, сортов-популяций, гетерозисных гибридов и пр.

### 8.5. Методика и техника гибридизации

Различия в приемах и методах скрещивания определяются следующим рядом факторов:

- строение цветка (обоеполые, раздельнополые, наличие гетеростильи и др.);
- способ опыления (эндогамный или экзогамный);
- характер цветения (открытое или закрытое);
- продолжительность цветения;
- время цветения в пределах суток;
- продолжительность жизнеспособности пыльцы и рыльца.

Существуют следующие способы искусственного опыления:

- принудительное опыление — одно материнское растение опыляется пыльцой одного отцовского;
- ограниченно-свободное (групповое) — одно материнское растение опыляется пыльцой нескольких отцовских растений;
- свободно-неограниченное — материнское растение опыляется пыльцой всех растущих отцовских растений.

При принудительном опылении производят следующие действия:

1. *Кастрация цветков женского растения.* Выбирают растения с хорошо развитыми цветками, способными образовывать хорошо развитые гибридные семена. Например, у пшеницы оставляют лишь 10–12 колосков в средней части колоса, а в каждом колоске — только два нижних самых развитых цветка. При кастрации удаляют пыльники, чтобы не произошло опыление собственной пыльцой. Удаление проводится механически (пинцетом или ножницами) либо целых тычинок, либо пыльников с еще незрелой пыльцой. При этом важно не повредить столбик и рыльце. Иногда перед кастрацией удаляют венчик, а иногда и чашечку цветка. У некоторых зерновых культур обрезают верхнюю половину околоцветника, поскольку тычиночные нити по длине существенно превосходят пестик. У некоторых видов растений по разным причинам сложно или даже невозможно провести механическую кастрацию (мелкие размеры цветка, слабая дифференциация тычинок и рыльца и пр.). В этих случаях используют химическую или термокастрацию.

Оба метода основаны на повышенной чувствительности андроеца по сравнению с гинецеем к экстремальным факторам среды. Для термокастрации используют либо повышенную температуру 42–44 °С, либо пониженную — от –2,2 до –2,8 °С. Для химической кастрации используют селективные вещества (гаметоциды), которые препятствуют

развитию пыльников и пыльцы, но не оказывают отрицательного действия на женские генеративные органы и не являются мутагенными. Обработку осуществляют путем опрыскивания материнских растений за несколько дней или недель до цветения. Эффективными являются такие препараты, как гидразид малеиновой кислоты или этрел. После кастрации цветков изолируют с помощью специальных изоляторов (мешочков, пакетиков из пергаменты, целлофана и пр.)

2. *Сбор пыльцы* осуществляется главным образом из свежих цветков, поскольку ее жизнеспособность при нормальных условиях температуры и влажности относительно короткая и колеблется от нескольких минут до нескольких часов. Кратковременно хранить пыльцу можно при температуре около 0 °С. При температуре –20 °С и влажности воздуха 25% пыльца сохраняет способность к прорастанию в течение нескольких месяцев. Используют или целые спелые пыльники, или пыльцу собирают в бюксы.

3. *Опыление* производят, когда материнские растения окажутся готовыми к опылению, обычно через 2–5 дней после кастрации. Способность растения к опылению можно установить по липкости поверхности рыльца. Опыление целесообразно проводить в ранние утренние часы, когда рыльце наиболее восприимчиво к пыльце, что способствует ее наилучшему прорастанию. Наносят пыльцу на рыльце с помощью кисточки, пинцета, пипетки и пр. Если наблюдается разница во времени цветения отцовских и материнских растений, то родительские сорта можно сеять в разные сроки. Можно добиться совпадения цветения путем регуляции светового режима или путем удаления соцветия, чтобы вызвать его регенерацию и тем самым увеличить время цветения.

## 8.6. Понятие о методах оценки селекционного материала

Все отобранные в процессе селекции номера и сорта называются *селекционным материалом*. Главные показатели, характеризующие новые формы, — урожайность и качество продукции. Они очень сложны, поскольку определяются большим числом признаков и изменяются под влиянием условий среды. Чтобы выведенные сорта давали стойкие урожаи и хорошее качество продукции, необходимо в процессе выведения проводить оценку по следующим показателям:

- продуктивность;
- продолжительность вегетационного периода;
- устойчивость к климатическим факторам;
- устойчивость к болезням и вредителям;
- пригодность к механизированному возделыванию и уборке;
- качество продукции;
- пластичность в разных условиях среды, т.е. биологическая устойчивость.



В селекционном процессе используют полевые, лабораторные и лабораторно-полевые методы оценки. Испытания проводят на обычных и провокационных фонах. Оценивают селекционный материал прямым и косвенным методом.

*Прямой метод* — подсчет, взвешивание, измерение. Например, число сохранившихся к весне растений — прямой признак зимостойкости сортов озимой пшеницы. Сорт с наибольшим числом перезимовавших растений более зимостойкий.

*Косвенный метод* — биохимические и технологические показатели. Например, концентрация сахара в клеточном соке озимых культур и содержание АТФ — косвенный признак морозостойкости сортов.

Интенсивность прироста сухого вещества растений и развитие корневой системы косвенно характеризуют засухоустойчивость растений. Величина прироста зародышевых корней при проращивании семян с высоким содержанием  $Al^{+3}$  указывает на устойчивость сорта к повышенной кислотности почвы. Наличие у подсолнечника панцирного слоя в семенах служит косвенным признаком устойчивости сортов к подсолнечной моли и т.д.

В последнее время широко используются методы биохимической генетики, позволяющие определить гены или блоки генов, контролируемые изменчивость хозяйственно-ценных признаков и свойств. Так, в ВСГИ путем электрофореза запасных белков найдены способы идентификации блоков генов, коррелирующих с изменчивостью таких важных признаков, как качество зерна, устойчивость к низким температурам и болезням.

*Полевой метод оценки* — проведение наблюдений и учетов сравниваемых сортов непосредственно в поле. Он позволяет наиболее полно и достоверно оценивать сорта. Но требует длительного времени, т.к., например, оценить морозостойкость озимых сортов можно лишь во время суровой зимы, но не всегда погода помогает селекционеру. Поэтому сорт, выведенный как зимостойкий, через ряд теплых зим адаптируется к благоприятным условиям и может вымерзнуть в холодную зиму. Аналогичные трудности и при оценке селекционного материала на засухоустойчивость, полегание и т.д.

В лабораторных условиях создают провокационные фоны, моделируют факторы внешней среды. Эти методы дополняют полевые методы оценки.

Современная техника позволяет в значительной степени совмещать преимущества полевого и лабораторного методов путем использования ростовых или вегетационных камер фитотронов. Основное условие работы при испытании селекционного материала состоит в том, что оценка должна быть наиболее всесторонней, точной и дать ее нужно в короткие сроки. Раньше селекционный материал оценивали по 5-балльной шкале, сейчас переходят на 10-балльную.

## 8.7. Методы оценки основных показателей селекционного материала

*Продолжительность вегетационного периода* может иметь решающее значение в формировании урожая. Длительность вегетационного периода сортов, выводимых для определенной зоны, должна соответствовать отрезку времени, в течение которого климатические условия данной зоны наиболее благоприятны для роста и развития.

Для многих районов подходят сорта с коротким вегетационным периодом:

- при летней жаре только скороспелые сорта дают полноценный урожай;
- в зонах недостаточного увлажнения можно получать устойчивые урожаи только раннеспелых сортов, которые используют зимне-весеннюю влагу;
- в северных районах страны, где возможны раннеосенние заморозки, очень важна для урожая скороспелость сортов;
- скороспелые сорта из-за высокой скорости роста и развития меньше подвергаются заболеваниям и действию вредителей, т.к. к моменту их массового распространения уже успели созреть или менее поражаемы благодаря одревеснению тканей;

Продолжительность вегетационного периода определяют на основании данных фенологических наблюдений, т.е. сроков наступления каждой фазы.

У сельскохозяйственных культур различают следующие фазы:

- всходы;
- образование листьев;
- образование боковых побегов (кущение);
- стеблевание;
- образование бутонов и соцветий;
- цветение;
- формирование плодов и семян;
- созревание.

Начало фазы отличают, когда она наступает у 10–15% растений, а полная фаза — у 75% растений. Важно также знать продолжительность межфазных периодов, особенно длительность налива зерна, его созревания, которое коррелирует с продуктивностью.

Задача селекционера, оценив продолжительность разных фаз, подбирать родительские сорта, различающиеся разными короткими фазами, с целью выведения скороспелых сортов.

*Биологическая устойчивость* — это процент растений, достигших плодоношения и полного созревания по сравнению с взошедшими растениями:



$$B = \frac{C}{B} \times 100\%,$$

где  $B$  — биологическая устойчивость,  $B$  — число растений в фазе полных всходов на 1 м<sup>2</sup>,  $C$  — число сохранившихся к уборке растений на 1 м<sup>2</sup>.

Это очень комплексный показатель, зависящий от неблагоприятной температуры, недостатка или избытка влаги, недостатка питательных веществ, болезней растений и т.д. У яровых культур он характеризуется уровнем экологической пластичности в весенне-летний период, а у озимых — к этому добавляется степень перезимовки. Поэтому у яровых учитывают на 1 м<sup>2</sup> растения два раза — в период всходов и перед уборкой урожая; а у озимых — три раза — т.е. добавляют учет весной после перезимовки.

У пропашных культур (которые прорывают) определяют густоту всходов на четырех пробных площадях и на них же учитывают созревшие растения.

У культур, возделываемых с прорывкой всходов, первый учет проводят после прореживания аналогичным образом.

*Оценка качества продукции и основные его показатели* — проблема, которая изучается в курсе «Технология хранения и переработки сельскохозяйственных продуктов», поэтому рассмотрим лишь общие положения.

*Основные показатели качества* — химический состав зерна, содержание жира, белка, крахмала, сахаров, длина и тонина волокна и др. — колеблются в зависимости от условий выращивания — температуры, осадков, света, плодородия почвы, удобрений, сроков посева и т.д., поэтому оценку надо проводить в очень выравненных условиях: климатических и агротехнических, т.е. нужна многократная оценка.

Так, зерно хлебных злаков оценивают по мукомольно-хлебопекарным качествам: масса 1000 зерен, форма, стекловидность зерна, выход сортовой муки, выход хлеба из 100 г муки, внешний вид испеченного хлеба, вкусовые качества и т.д.

У риса важны стекловидность эндосперма, форма и величина зерна. Если эндосперм не стекловидный, а мучнистый, это говорит о рыхлом расположении крахмальных зерен из-за высокого содержания водорастворимого декстрина и мальтозы. При его варке образуется сплошная клейкая масса и он не пригоден для приготовления плова. Качество эндосперма различается по окраске спиртовым раствором йода: стекловидный — синяя, мучнистый — коричневая.

Качественная оценка корнеплодов и клубнеплодов сводится к определению содержания крахмала в клубнях, их вкуса и мягкости в период хранения, содержания сахара в сахарной свекле и т.д.

Для зерновых культур *пригодность к механизированному возделыванию* определяется следующими факторами:

- устойчивость к осыпанию зерна — могут быть очень большие потери. Особенно эта проблема важна для риса, т.к. у всех дикорастущих форм семена высыпаются еще до созревания. Несмотря на отбор неосыпающихся форм в течение не одной тысячи лет, данный признак очень изменчив. Поэтому ведут постоянный отбор. То же важно и в селекции проса. Метод учета — прямой учет осыпавшегося зерна;
- устойчивость к полеганию — трудности при уборке полегших сортов плюс прееет зерно. Оценивают обычно в баллах: первый учет — в день полегания, а через несколько дней — повторный учет для оценки способности оправляться от полегания. Неполегающий — 5 баллов, полегшие, но оправившиеся — 4 балла, средняя степень полегания — 3 балла, сильно полегшие, затрудняющие уборку — 2 балла, сильно полегшие и непригодные к уборке — 1 балл. Полегание зависит от высоты стебля, большой доли азотных удобрений, орошения.

У зернобобовых пригодность к механизированному воздействию определяется дружностью созревания и устойчивостью к растрескиванию бобов — это оценивают, и в этом направлении ведут отбор.

У кукурузы, кормовых бобов и сои имеет значение прикрепление нижнего початка и бобов; у картофеля — компактное расположение клубней в гнезде, хорошая их выравненность и округлость; у свеклы — однородность корнеплодов и одинаковая глубина их расположения.

Оценку по данным признакам проводят глазомерно или путем измерений и подсчетов.

*Продуктивность* — это средняя урожайность одного растения. Урожайность посева с единицы площади определяется произведением двух величин: продуктивности и среднего числа растений. В первые годы селекционного процесса, когда отбирают элитные растения, оценить будущий сорт можно только по продуктивности родоначальных растений. И позднее оценка по продуктивности сохраняет свое значение.

Продуктивность зерна одного колоса характеризует урожайность сорта. Так, масса зерна одного колоса у сортов Украинка и Безостая-1 составляет 0,6 и 1 г, у сорта Кавказ — 1,65 г, а у новых сортов полумкарликового типа — 2 г. По данным Краснодарского НИИСК, масса зерна одного колоса у сортов озимой пшеницы интенсивного типа служит решающим показателем при отборе на урожайность: коэффициент корреляции между урожайностью и продуктивностью растений в конкурсном сортоиспытании озимой пшеницы  $\sim 0,7$ .

Оценка селекционного материала по продуктивности очень осложняется из-за сильного модифицирования ее признаков. Кустистость, количество зерен в колосе, масса зерен значительно изменяются под влиянием незначительных различий в условиях выращивания в пределах одного небольшого участка. Даже на площади 1 м<sup>2</sup> в посеве 1 сорта



всегда наблюдается пестрота по высоте и продуктивности. Поэтому для правильной оценки номеров и сорта по продуктивности необходимо создавать в питомниках выравненный фон, чтобы уменьшить влияние модификационной изменчивости.

При выведении сортов зерновых культур большое внимание уделяется таким физиологическим показателям, как фотосинтетическая продуктивность, соотношение между фотосинтезом и дыханием. Важным средством создания сортов и гибридов является генетико-селекционное улучшение активности фотосинтетического аппарата растений, к показателям которого относятся количество хлоропластов, фотохимическая и ферментативная их активность и др.

Оценка *зимостойкости* — устойчивость урожаев озимых культур обуславливается режимом перезимовки. Причины гибели растений в осенне-весенний период в разные годы неодинаковы. Растения могут вымерзнуть при отсутствии или недостаточности зимнего покрова, при слабо сформированной корневой системе. Очень опасны для озимых зимние оттепели, дожди, ледяные корки и т.д. Ледяная корка — самый опасный экологический фактор перезимовки.

В районах с большим снежным покровом долгое время растения могут погибнуть от выпревания вследствие усиленного дыхания растений под снегом при небольших плюсовых температурах. Такие ослабленные растения часто поражаются снежной плесенью (гриб *Fusarium nivale*). Установлено, что сорта, имеющие сравнительно замедленный темп роста в позднеосенний период, как правило, более зимостойки.

*Зимостойкость* (способность растений противостоять неблагоприятным условиям перезимовки) — очень сложный признак, обусловленный различными биологическими свойствами растений. Например, сорт Ульяновка морозостойкий, но неустойчив к выпреванию.

Зимостойкость растений, и, в частности, их морозостойкость, развиваются к началу зимы в процессе закаливания растений — т.е. это приобретения растениями устойчивости к неблагоприятным условиям — морозам, холоду, засухе, засолению и др. Возникающие при закаливании растений свойства обуславливаются изменениями обмена веществ. Закаливание растений к морозу происходит только осенью, когда растения под влиянием короткого дня прекращают рост и переходят в состояние глубокого покоя, а также зимой при слабых и умеренных морозах. Поэтому деревья, выдерживающие зимой морозы до  $-60^{\circ}\text{C}$  (лиственница, ель, сосна и др.), летом погибают при температуре от  $-7$  до  $-8^{\circ}\text{C}$ .

Первая фаза закаливания растений проходит при температуре около  $0^{\circ}\text{C}$  в условиях освещения, когда в растениях накапливаются углеводы в результате снижения интенсивности дыхания. Вторая фаза протекает при слабых и умеренных морозах и сопровождается потерей клетками воды вследствие образования льда. При этом происходит обособление протопласта и образование на его поверхности липоидно-белковых сло-



ев; плазмодесмы втягиваются внутрь клетки, и живое содержимое клетки становится нечувствительным к давлению льда в межклетниках. Закаливание растений применяется для повышения холодостойкости огурцов, томатов, хлопчатника, кукурузы и других сельскохозяйственных растений. Растения могут переносить довольно низкие температуры: озимая рожь до  $-30^{\circ}\text{C}$ , озимая пшеница до  $-25^{\circ}\text{C}$ , яблоня до  $-40^{\circ}\text{C}$ .

Процесс закаливания растений особенно хорошо идет днем при ясной солнечной погоде и небольших отрицательных температурах ночью. В этих условиях днем накапливаются сахара и мало расходуются ночью. Для оценки зимостойкости используются полевые методы, которые позволяют судить об условиях закаливания сортов и причинах гибели растений.

*Метод монолитов.* Монолиты берут в поле с помощью механических пил или другими способами. Они должны включать два смежных ряда, в каждом из которых не менее 15 растений. Толщина монолита 12–15 см. Их помещают в ящики  $30 \times 30$  см,  $30 \times 40$  см или др. Для учета максимальной морозостойкости монолиты промораживают один раз в середине зимы. В ряде случаев проводят двукратное промораживание: в середине зимы и в предвесенний период. При изучении динамики морозостойкости монолиты промораживают три раза: в начале, в середине (в первой половине января) и в конце зимы. Начальная температура в камере промораживания должна быть на  $2-3^{\circ}\text{C}$  ниже температуры возле узла кущения или близкой к ней.

Температуру для промораживания подбирают исходя из условий района, закаливания и особенностей изучаемых сортов. В камере ее снижают постепенно на  $1-2^{\circ}\text{C}$  в час, а при достижении заданного уровня температуры растения выдерживают в камере 24 часа. Предвесеннее промораживание обычно проводят при температуре  $-12$  или  $-14^{\circ}\text{C}$ . После завершения промораживания температуру в камере постепенно повышают до  $-2$  или  $0^{\circ}\text{C}$ . Монолиты выгружают и в течение 1–2 дней оттаивают при температуре от  $4$  до  $6^{\circ}\text{C}$ , увлажняют, накрывают бумагой для медленного оттаивания и уменьшения испарения. Затем их переносят в теплицу для отрастания при  $18-20^{\circ}\text{C}$ . Растения подсчитывают дважды: первый раз на 10–12-й и второй — на 23–25-й (для учета ложного отрастания) день. Результаты подсчета выражают в процентах.

Метод позволяет достаточно надежно характеризовать морозостойкость (зимостойкость) сорта, определять состояние растений в полевых условиях, делать прогноз их перезимовки, устанавливать динамику критических температур и выявлять устойчивость сортов к оттепели. К его недостаткам относятся трудоемкость и длительность.

*Метод посева в ящиках* — определяет косвенные признаки зимостойкости: количество сахаров в растениях и динамику их накопления. При



удачных условиях закаливания накапливается больше сахаров, особенно сахарозы и олигосахаридов.

Уровень зимостойкости коррелирует с морфологическими изменениями митохондрий: у морозостойких сортов митохондрии после промораживания сильнее набухают в изотонических растворах  $KCl$ . Дыхание также зависит от уровня устойчивости: более устойчивые имеют больше АТФ. Установлена также корреляция между электросопротивлением и выживаемостью после промораживания ( $r = 0,95$ ).

*Оценка засухоустойчивости.* Под *засухоустойчивостью* сорта принято понимать способность растений при относительно небольшом количестве почвенной и воздушной влаги давать достаточно высокий урожай с высоким качеством той продукции, ради получения которой данную культуру возделывают, например: у хлебных злаков — зерна, у кормовых культур — зеленой массы и т. д.

Растения могут подвергаться воздействию трех типов засухи: почвенной, атмосферной и комбинированной (наиболее опасной).

*Почвенная засуха* выражается в недостатке влаги в почве вследствие длительного отсутствия осадков и продолжающегося испарения влаги растениями и почвой. Степень почвенной засухи может быть различной. Наибольший вред наносит такая засуха, когда в почве остается лишь так называемый «мертвый запас» влаги, недоступный для использования растениями — при длительном действии засухи они могут погибнуть. Почвенная засуха наступает постепенно, что позволяет растениям адаптироваться к ней. В первую очередь при такой засухе страдают нижние листья.

*Атмосферная засуха* чаще всего начинается внезапно. Вызывается она сухими, жаркими ветрами — суховеями. При снижении относительной влажности воздуха до 20–18% растения начинают сильно угнетаться. При этом страдает все растение: и верхние листья, и колосья или метелки.

*Изучение устойчивости к засухе* многих сортов различных культур показало большие сортовые различия по этому свойству. Установлено, что один и тот же сорт в разные фазы своего развития в неодинаковой степени противостоит засухе. У культур и сортов отмечены периоды, когда они особенно болезненно реагируют на нее. Так, у большинства зерновых хлебов почвенная засуха наиболее опасна от начала выхода в трубку до колошения, а воздушная в более поздний период — между началом цветения и наливом зерна.

Скороспелые сорта чаще успевают закончить свое развитие до наступления засухи. Но это не значит, что они засухоустойчивы. Если засуха наступает раньше, она также сильно угнетает их.

Засухоустойчивость — явление сложное, зависящее от комплекса факторов, и задача селекции — вывести сорта, которые обладали бы всем комплексом особенностей, определяющих засухоустойчивость.

Важное значение приобретает оценка засухоустойчивости культуры и сорта в контролируемых условиях по морфологическим, анатомическим, физиологическим, цитологическим, биохимическим и др. признакам. Для этих целей лучше всего использовать климатические камеры, в которых можно создать любой режим обеспечения растений влагой. Очень эффективен также метод засушников (площадок с ограниченной водообеспеченностью).

В последние годы для оценки засухоустойчивости материала все чаще прибегают к физиологическим методам. Их известно много, но для селекции наиболее важны те, которые при сравнительно небольшом расходе растительной массы позволяют быстро и наиболее объективно выяснить влияние засухи на формирование урожая. Выбор метода зависит от поставленной задачи. Так, на начальном этапе селекции для массовой оценки вновь получаемого материала вполне можно использовать методы анализа семян и проростков, дающие предварительные данные о засухоустойчивости растений.

Можно определить засухоустойчивость по прорастанию семян в растворах сахарозы с высоким осмотическим давлением. Метод основан на способности семян различных сортов неодинаково прорасти в растворах сахарозы: чем больше проросших семян, тем более засухоустойчив сорт.

В основу метода оценки засухоустойчивости по выходу электролитов положена различная способность сортов переносить уровень обезвоживания, связанный с устойчивостью цитоплазмы. О степени засухоустойчивости сортов судят по увеличению выхода электролитов из листьев после завядания в опыте и контроле.

*Устойчивость к болезням.* Фитопатологическая оценка применяется на всех этапах селекционного процесса, потому что разные болезни значительно снижают урожай и качество получаемой продукции. Поэтому важно создание устойчивых сортов, но это очень сложно, т.к. большинство возбудителей болезней имеет высокий коэффициент размножения. Так, максимальный коэффициент размножения зерновых культур —  $10^2$ , а у ржавчинных грибов —  $10^{45}$ . Многие патогены в природе представлены большим числом физиологических рас, которые участвуют в гибридизации и в результате естественного отбора создаются агрессивные, наиболее приспособленные к неблагоприятным условиям.

Эволюция патогенов идет быстрее, чем создание новых иммунных сортов. В соответствии с теорией сопряженной эволюции растения-хозяина и патогена, они имеют общие центры формообразования. Например, на родине картофеля, в Мексике, сосредоточены все основные расы очень опасной болезни — фитофторы, и здесь же — самые устойчивые к фитофторе формы картофеля.

Однако естественный отбор не благоприятствует ни слишком агрессивным и вирулентным паразитам (т.к. уничтожая хозяина, они унич-



тожают и себя), ни слишком устойчивым растениям (т.к. исчез бы субстрат для развития паразитов).

Известно, что основные очаги разнообразия патогенов находятся в посевах селекционных центров. Следовательно, современные центры сортообразования совпадают с центрами расообразования патогенов.

Устойчивость растений связана со сложной системой их морфофизиологических особенностей. Они могут не поражаться в результате несовпадения фенофазы растений и цикла развития патогена, устойчивость растений может быть обусловлена анатомическими особенностями строения листа, стебля, цветка.

Для оценки *устойчивости к патогенам* используют специальные испытания с искусственным заражением или данные естественного заражения в период эпифитотий.

Так, *устойчивость сортов к ржавчине* связана с морфологическими и физиологическими особенностями растений. Реже заболевают растения, имеющие восковой налет, а волоски, напротив, задерживают споры и поражение увеличивается. На заражение оказывает влияние толщина стенки эпидермиса, размер устьиц. Важнейшее защитное свойство растений против ржавчины — это способность к образованию некрозов. Вместе с отмиранием клеток растений погибают и клетки гриба. Для определения степени поражения растений используют шкалы и площади, пораженной пустулами гриба, а также в баллах. В основном используют 5-балльную шкалу.

Очень велики потери урожая зерновых от пыльной и твердой головни. Головневые грибы также имеют физиологические расы и их устанавливают с помощью сортов — дифференциаторов. Для этого используют основные способы искусственного заражения пшеницы и ячменя пыльной головней.

*Устойчивость сортов к твердой головне* оценивается путем искусственного заражения семян, а потом используют биологические стандарты, выделяя:

- сорт, наиболее устойчивый ко всем расам головни;
- сорт, который при систематическом протравливании семян головней не поражается;
- сорт, поражаемый даже при протравливании семян.

Такие сорта высевают на делянках в нескольких повторностях и селекционные номера, близкие по степени поражения к третьему стандарту, выбраковываются.

Очень опасная болезнь — *корневые гнили*. Особенно сильно поражаются ими ячмень, яровая и озимая пшеница, меньше — овес и озимая рожь. Урожай снижается до 15% и больше. Корневые гнили вызывают многие виды грибов. Наиболее распространены гельминтоморы и разные виды рода *Fusarium*. Почти всегда им сопутствуют грибы родов *Pennicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, хотя в патогенезе они самостоятельного значения не имеют.

Возбудители корневых гнилей перезимовывают на растительных остатках в почве и накапливаются на протяжении многих лет. Заражаются проростки, стебли, зерна. Зерна завязываются щуплые, масса и вес снижаются в 3—4 раза. Вес 1000 семян доходит до 10—15 г. Селекционная работа очень трудоемка и малоэффективна. Замечено, что несколько меньше поражаются сорта, созданные с использованием местных экотипов. Селекционный материал оценивают в естественных условиях и в инфекционных питомниках, где на протяжении нескольких лет проводят отбор устойчивых растений. В качестве доноров устойчивости к корневым гнилям пшеницы в гибридизации используют *Triticum monosocum*.

*Мучнистая роса* поражает все основные зерновые культуры. У пораженных растений увеличивается транспирация, ассимиляция ослабляется, и образуются щуплые зерна. Очень опасна мучнистая роса для ячменя. Эффективный метод оценки — посев среди изучаемых линий наиболее восприимчивого сорта и отбор устойчивых растений.

Для оценки на устойчивость к *снежной плесени* используют провокационный фон. Посев селекционного материала проводят по худшим предшественникам и вносят высокие дозы азотных удобрений. По степени поражения растения различаются, что дает возможность выбирать формы.

*Полосатая мозаика пшеницы и желтая карликовость ячменя* — это опасные вирусные болезни. Переносчики — клещи и цикадки. Для оценки устойчивости используют провокационный фон: в очень ранние сроки высевают какой-либо сорт, а в оптимальные сроки — между рядами раннего посева высевают испытуемый номер. Возбудители с сорта раннего посева переходят на изучаемые формы. Учитывают процентное отношение урожая больных растений к здоровым.

Одна из самых опасных болезней картофеля — *фитофтороз* (*Phytophthora infestans*). Создать устойчивые к фитофторозу сорта очень трудно, т.к. интенсивно идет расообразовательный процесс.

Наиболее благоприятные условия для развития фитофтороза сложились на Сахалине, Дальнем Востоке, Белоруссии, Прибалтике. Так как на Сахалине много рас возбудителя этой болезни, был создан центр по испытанию сортов и гибридов на устойчивость к фитофторозу. Испытывают на естественном и провокационном фоне.

Таким образом, проблема иммунитета растений к инфекционным заболеваниям сугубо фитопатологическая и проводится в разных направлениях — агротехническом, физиологическом, биохимическом, селекционном. Наиболее существенны генетическая и селекционная стороны этой проблемы.

*Оценка устойчивости к насекомым.* Наиболее опасными вредителями являются гессенская муха, колорадский жук, клоп-черепашка, шведская муха, зерновки, хлебный пилильщик, подсолнечная моль и т.д. Устойчивость к ним зависит от:

- анатомо-морфологических особенностей (например, панцирные сорта подсолнечника в оболочке между пробковым слоем и механи-



- ческой тканью склеренхимой имеют темноокрашенные клетки с высоким содержанием углерода. Безостая-1 меньше поражается хлебным жуком, т.к. зерно окружено толстыми цветковыми чешуями, а колосковые чешуи плохо прилегают к семени и защищают его);
- фенологических особенностей роста и развития (т.е. рост и развитие растения не совпадают с разными стадиями развития вредителя);
  - особенностей биохимического состава тканей и органов (например, колорадский жук не повреждает сорта картофеля, в листьях которых содержится высокий процент демисина);
  - способности сортов восстанавливать рост поврежденных насекомыми органов и тканей.

## 8.8. Типы устойчивости, используемые в селекции

Как уже отмечалось, до возникновения научной селекции отбор проводился путем поиска лучших по внешним признакам (фенотипу) форм. Поскольку фенотип не всегда соответствует генотипу, создание устойчивого сорта в каждом конкретном случае можно осуществить разными путями. Выбор пути зависит от знаний селекционера, изученности объекта, генетики и биохимии объекта, экологической обстановки и т.д.

Выделены разные типы устойчивости растений.

1. *Физиологическая резистентность* может быть обусловлена таким качеством, как скороспелость. Сверххранние сорта успевают созреть до развития рас патогенов. Фактически устойчивыми они не бывают, но способны «уходить от заболевания».

2. *Абсолютная устойчивость* — максимальная степень устойчивости, при которой паразит, даже проникнув в растение, не поражает или не вызывает заболевание. Растения обладают абсолютной устойчивостью к неспецифическим патогенам (картофель не поражается твердой головней, пшеница — фитофторой).

3. *Устойчивость к заражению* — выражается в том, что более устойчивым сортам необходимо большее количество инфекционного начала.

4. *Устойчивость*, связанная со структурными особенностями покровных тканей — внедрение патогена происходит через устьица, раны, прободения кутикулы. Устойчивость может быть обусловлена наличием защитных химических веществ в покровных тканях. Например, окрашенные семена фасоли содержат фенольные вещества, токсичные для антракноза.

5. *Устойчивость, связанная с ограничением энергии размножения патогена*, проявляется у устойчивых сортов.

6. *Инкубационная устойчивость* характеризуется замедленным развитием болезни. В ее основе лежат разные причины:

- а) лишение патогена пищи;
- б) инаktivация токсинов патогена и ферментов;
- в) ингибирующее действие сока растений на патогены.

Антимикробные вещества растений Б. Токин (1948 г.) назвал фитонцидами.

7. *Толерантность (терпимость) растений* выражается в пониженной чувствительности к размножению патогенов и связана с концентрацией вируса в тканях.

Рассмотренные выше примеры устойчивости обусловлены факторами *пассивного иммунитета*, т.е. факторами, существующими до заражения. Но не менее важен и *активный иммунитет*, факторы которого возникают в ответ на внедрение патогена. Пассивный иммунитет ограничивает количество инфекции, а активный — способствует прекращению развития патогена.

Задача селекционера — выбрать правильный путь в создании биологической защиты растений.

## 8.9. Теоретические представления о механизмах устойчивости

В 1963–1968 гг. Ван дер Планк выдвинул теорию о вертикальной и горизонтальной устойчивости.

*Вертикальная* — это устойчивость растений к фитопатогенам, специфическая в расовом отношении, когда каждому гену, контролирующему устойчивость хозяина, соответствует специфический ген, контролирующий вирулентность возбудителя. При вертикальной устойчивости отдельный сорт устойчив к одним расам патогенов и неустойчив к другим. Это специфическая устойчивость — обычно высокоэффективна по отношению к одному или немногим расам вредного организма. Этот тип устойчивости наиболее применим по отношению к вредным видам со слабой изменчивостью.

*Горизонтальная* — это устойчивость растений к фитопатогенам, неспецифическая в расовом отношении, причины ее комплексные и действуют независимо от расового спектра патогена. Сорт одинаково устойчив ко всем расам патогенов. Это неспецифическая устойчивость или полевая. Умеренно эффективна против всех рас вредного организма, но обеспечивает менее надежную, чем вертикальная устойчивость, защиту против одного или немногих рас.

Между этими типами устойчивости не существует резкого разграничения. Одни сорта обладают вертикальной и горизонтальной устойчивостью, другие — только одним ее типом.

Ван дер Планк дает объяснение генетических основ вертикальной и горизонтальной устойчивости. Устойчивость, обусловленная одним геном (моногоны) или несколькими генами (олигогоны) с сильно выраженным эффектом действия (так называемые главные гены), относится к вертикальной. Если у патогена отсутствуют гены вирулентности, устойчивость обнаруживается. Если же патоген имеет гены вирулент-



ности, а растение не несет генов устойчивости, возникает заболевание, т.е. принцип «ген на ген». Отсюда и берет начало специфическая устойчивость к отдельным расам.

Но если устойчивость обусловлена большим количеством генов (полигены), обладающих каждый в отдельности малым эффектом действия (так называемые малые гены), но в целом оказывающих кумулятивное действие, она называется горизонтальной и не зависит от системы «ген на ген», а потому является неспецифической.

Споры о генетической природе двух типов устойчивости продолжаются. Если есть два типа устойчивости, то должно быть и два типа генов устойчивости. Однако экспериментально это не подтвердилось. Тогда возникла другая гипотеза: горизонтальная устойчивость — это кумулятивная вертикальная устойчивость и определяется теми же олигогенами, но в результате их аддитивного действия (гипотеза Парлевлиета и Уадокса).

Гипотеза Мартина и Эллингбоу предполагает, что горизонтальная устойчивость — это в действительности скрытая, замаскированная вертикальная устойчивость, т.е. ген вертикальной устойчивости подавляется вирулентным геном патогена, но все-таки обладает еще некоторой энергией для усиления горизонтальной устойчивости.

Согласно гипотезе Ван дер Планка, вертикальная устойчивость определяется процессом полимеризации, а горизонтальная — процессом катализа и его продуктами, т.е. сущность состоит в различиях, возникающих при кодировании первичных белков хозяина и патогена на молекулярном уровне.

Механизмы устойчивости растений до конца не изучены и требуют дальнейших исследований.

### **Вопросы для повторения**

1. От чего зависит успех отбора при работе с качественными признаками?
2. От чего зависит успех отбора при работе с количественными признаками?
3. Что такое селекционный дифференциал?
4. Сравните массовый и индивидуальный искусственный отбор.
5. В каких случаях применяют метод возвратных скрещиваний?
6. Что вы знаете о методике и технике гибридизации?
7. Какие методы оценки селекционного материала вы знаете?
8. Что такое продуктивность и как ее оценивают?
9. Как осуществляется оценка зимостойкости и засухоустойчивости, оценка устойчивости к болезням и насекомым?
10. Какие типы устойчивости растений используются в селекции?

## Глава 9

# МЕТОДЫ ПОДБОРА И ОТБОРА СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА У ЖИВОТНЫХ

### 9.1. Отбор и подбор родительских пар в селекции животных

*Отбор* — это сохранение более приспособленных к определенным жизненным условиям, технологии производства и наиболее удовлетворяющих потребности человека, а также устранение менее приспособленных и худших экземпляров.

В условиях культурного животноводства основную творческую роль играет *искусственный отбор*, но на всех его этапах неизбежно также действие и *естественного отбора*, который определяет такие качества и свойства животных, как приспособленность к условиям существования, выносливость, устойчивость к заболеваниям и т.д. Искусственный отбор в животноводстве применяется систематически и постоянно не только при создании, но и для поддержания любой породы. При этом необходимо создание таких внешних условий, которые бы способствовали развитию тех признаков, по которым ведется отбор.

На начальном этапе зарождения селекции животных, когда не было цели совершенствовать или создать породу, а просто сохраняли или приобретали более полезное животное и оставляли его потомство для размножения, применялся *бессознательный отбор*. Благодаря этому с течением времени стадо улучшалось. Эффективность такого отбора очень мала, появляется через длительное время и теперь имеет значение лишь для истории формирования местных пород.

Все успехи современного животноводства связаны с применением *методического отбора*, который включает:

- постановку цели при создании или улучшении породы;
- систематическую оценку признаков и свойств животных;
- выделение в стаде особей групп, предназначенных для продуманного использования в дальнейшей работе.

Основные формы отбора в животноводстве следующие:

1. *Стабилизирующий* используется, когда уже создан желательный тип животного в стаде или породе. При этом выбраковывают особей, не соответствующих этому типу, а на племя оставляют только стандарт.

2. *Косвенный отбор* — это отбор по признакам (в основном, морфологическим) не имеющим прямой хозяйственной ценности. Он основан на законе корреляции, сформулированном Ж. Кювье (1836 г.) и развитым Дарвином в учении о соотносительной изменчивости. При «+» корреляции отбор одного признака ведет к улучшению и другого, при «-» корреляции улучшение одного признака ведет к ухудшению другого. Например, «-» корреляция обнаружена между величиной удоя и способностью к откорму коров, между густотой шерсти и ее длиной



у овец, а «+» корреляция — между числом потовых желез на 1 мм<sup>2</sup> кожи уха телочек и их будущей молочностью.

3. *Технологический отбор* — это совершенствование животных по приспособленности к новым условиям содержания и эксплуатации. Технологический отбор связан с переводом животноводства на промышленную технологию, например, машинное доение коров.

## 9.2. Особенности отбора в животноводстве

Основная особенность отбора в животноводстве заключается в том, что односторонний отбор по какому-либо одному признаку или свойству дает лишь временный успех и в итоге может ухудшить стадо или породу. Если отбирать животных только по продуктивным качествам без учета конституции и экстерьера, то можно даже от выдающихся родителей получить слабое потомство. Такое явление называют селекционной депрессией.

Например, в Испании вели отбор по тонине шерсти и создали непревзойденную породу, но в XX в. она выродилась. Односторонний отбор голландской породы по величине удоя привел к снижению жирномолочности и ухудшению экстерьера. Отбор американских рысаков только по резвости сопровождался ухудшением экстерьера, уменьшением роста и силы лошадей.

Таким образом, в основу оценки животных должен быть положен комплекс признаков, главные из которых — основная продуктивность, соответствующая направлению породы, и крепкая конституция с желательными формами телосложения.

Основной метод при отборе по комплексу признаков — метод тандемной селекции, в соответствии с которым в течение нескольких поколений отбор ведут по одному признаку, при достижении определенной степени выраженности — по второму, затем по третьему и т.д. В этом случае особенно важен выбор первого признака — это должен быть основной признак, подлежащий улучшению.

Например, в условиях перевода животноводства на промышленную основу одной из главных задач селекции в молочном и молочно-мясном скотоводстве является улучшение формы вымени коров, скорости выведения молока, приспособленность к индустриальной технологии ведения отрасли.

Кроме главных признаков, есть и второстепенные, например, масть, формы и размеры рогов, особенности строения и форма хвоста. Отбор по ним необходимо вести лишь без ущерба для главных признаков. История знает немало примеров, когда ценные животные выбраковывались, как не имеющие стандартной масти, что приводило к замедлению темпов образования породы. Например, в процессе совершенствования ярославской породы придиричиво относились к животным, если

они не были черными белоголовыми или не имели вокруг глаз «очков». Увлечение мастью отрицательно сказалось на скорости породообразования, потому что для племенных целей использовали только черных белоголовых производителей, а животных других мастей, даже происходящих от высокопродуктивных родителей, выбраковывали. Таким образом был нанесен ущерб дальнейшему совершенствованию породы.

В селекции животных, как и в селекции растений, используют два типа искусственного отбора: массовый, при котором ведутся оценка и отбор животных по фенотипу и индивидуальный отбор — оценка и отбор животных по генотипу. Но строгих разграничений между ними нет, т.к. генотип животного также оценивают по фенотипу его предков, потомков и близких его родственников.

Селекционеры обнаружили, что очень трудно сохранить в потомстве качества особо ценных родителей. Еще в конце XIX в. Ф. Гальтон установил закон *регрессии* (или закон Гальтона) при наследовании качества родителей — у лучших родителей дети оказываются несколько хуже их, а у худших — несколько лучше. Причем полного возврата к средним показателям популяции обычно не наблюдается, и степень регрессии бывает различной. Поэтому если для размножения оставлять только потомков лучшей части стада, то в среднем каждое новое поколение будет лучше предыдущего.

Чем интенсивнее идет отбор, тем быстрее происходит совершенствование популяции (стада) в нужном направлении, тем выше эффективность селекции. Кроме того, поскольку генотип оценивается посредством фенотипа, то решающее значение при отборе имеет коэффициент наследуемости признака.

### 9.3. Интенсивность отбора

Оценка генотипа животного при отборе проводится тремя способами: по его фенотипу, по фенотипу его предков и близких родственников, по фенотипу его потомства. В племенной работе все эти оценки дополняют друг друга. Поскольку наследование хозяйственно ценных признаков происходит довольно сложно, то нередко даже выдающиеся по своим продуктивным качествам животные дают весьма посредственное по этим признакам потомство.

Практика показывает, что если оставлять на племя только потомков лучшей части стада, то в среднем каждое новое поколение будет лучше предыдущего по тем признакам и свойствам, по которым ведется отбор. Чем интенсивнее идет отбор в одном и том же направлении, тем в большей степени стадо или порода насыщается наследственными задатками лучших предков и средние показатели каждого нового поколения сдвигаются в лучшую сторону, обеспечивая непрерывное совершенствование животных. Следовательно, от интенсивности отбора зависит степень возврата к среднему, и чем эта степень меньше, тем выше эффективность селекции.



Интенсивность отбора может быть определена процентом ежегодной браковки маточного поголовья или процентом ввода в стадо пополнения из числа лучших животных.

Животных бракуют по низким продуктивным и племенным качествам, по старости, больных, не приспособленных к новым технологиям. Такие животные подвергаются *выранжировке* (сортировке) — часть на убой, часть перед убоем на откорм, некоторые могут быть использованы в других хозяйствах с меньшим уровнем продуктивности.

На эффективность отбора влияют многие внешние факторы и особенно кормление и содержание животных. При плохом кормлении оценивать и отбирать животных нельзя, так как в таких условиях любая программа селекции ведет не к повышению наследственного потенциала продуктивности, а к приспособленности, способности хоть как-то выжить в таких условиях. Обычно, чем выше продуктивные качества животных, тем они требовательнее к условиям существования и тем в большей степени будут угнетаться неблагоприятными факторами внешней среды.

Кроме того, эффективность отбора зависит от численности исходного стада — чем она больше, тем более эффективно можно провести отбор.

#### 9.4. Скорость селекционного процесса

Скорость селекционного процесса зависит от быстроты смены поколений (наступления половой зрелости), плодовитости, скороспелости, времени выявления основных продуктивных качеств.

К позднеспелым и малоплодовитым животным относятся, например, верблюды, лошади, крупный рогатый скот. У верблюдов и лошадей половая зрелость наступает в возрасте 1,5–2 года, а первая случка происходит в 3–4 года, длительность беременности — 390 и 340 дней соответственно. Поэтому, чтобы оценить потомство, нужно не менее 7 лет.

У крупного рогатого скота первая случка происходит в возрасте 1,5–2 года, длительность стельности составляет 285 дней. Поэтому, чтобы оценить быка по молочной продуктивности его дочерей, надо не менее 5 лет, но по мясной продуктивности достаточно 3 лет.

Овцы характеризуются большей скороспелостью и плодовитостью. Поэтому тонкорунных и полутонкорунных овец первый раз оценивают в 1 год, шубных в 8–9 месяцев, а ягнят — на 2–3 день после рождения.

У свиней первая случка происходит в 9–10 месяцев, беременность длится 120 дней. Поэтому на оценку откормочных и мясных качеств уходит 1,5–2 года.

Кроликов по мясной продуктивности оценивают в возрасте 2–3 месяцев.

Но особенно высокие темпы и эффективность отбора в птицеводстве, так как половая зрелость наступает у кур в 4–5 месяцев, уток и гу-

сей в 8—10 месяцев. Плодовитость зависит от числа снесенных яиц, а курица уже в первый год может снести до 250 яиц.

Таким образом, скорость селекционного процесса в животноводстве определяется видом животного и направлением продуктивности, которое оценивается.

### 9.5. Методы отбора и оценки животных

Оценка и отбор по происхождению играют важную роль в племенной работе, потому что оценку по происхождению можно проводить еще до рождения животного. Это древний метод племенной работы. Его применяли, например, при создании арабской породы лошадей.

Основными материалами для оценки и отбора по происхождению служат заводские книги, племенные карточки, свидетельства и другие зоотехнические записи, в которые заносятся родословные животных.

Различают несколько форм родословных.

1. Обычные (простые) родословные — это словесная запись родословной или запись в виде разграфленной сетки с рядами предков, или запись в виде двух столбцов записей (в левом — мать и ее предки, в правом — отец и его предки). При этом используют обозначения рядом с кличкой животного — М — мать, ОМ — отец матери, ММ — мать матери и т.д.

2. Структурные родословные — сходны с таковыми в генетике человека:  $\bigcirc$  — ♀ и  $\square$  — ♂, а линии — родственные связи.

Требования к родословной при отборе. Родословная будет тем ценнее, чем больше в ней предков, высокоценных по продуктивным и племенным качествам. Важно, чтобы выдающиеся предки были и со стороны отца и со стороны матери. Ценна та родословная, в которой каждое поколение предков лучше своих предшественников, чтобы предки относились к известным в стаде или породе генеалогическим группам. Желательно, чтобы отец и мать оцениваемого по родословной животного относились бы к таким родственным группам, которые по опыту подбора прошлых лет хорошо между собой сочетались.

Ценность родословной повышается, если по отцовской и материнской линии повторяется тот или иной выдающийся предок и известно, что инбридинг при селекции не приводит к вредным последствиям. Желательно, чтобы в родословной были предки, которые уже оценивались по качеству потомства и получили высокую оценку и не было предков, которые получили низкую оценку.

Оценка животных по родословным будет тем эффективнее, чем больше у специалиста знаний об истории и особенностях породы, ее племенных ресурсах, сочетаемости различных родственных групп, чем больше накоплено данных об опыте племенной работы со стадом и породой.

Поскольку отбором по происхождению выбирается не просто лучшее животное вообще, а лучшее для конкретного стада, то при отборе необходимо учитывать данные о боковых родственниках животного:





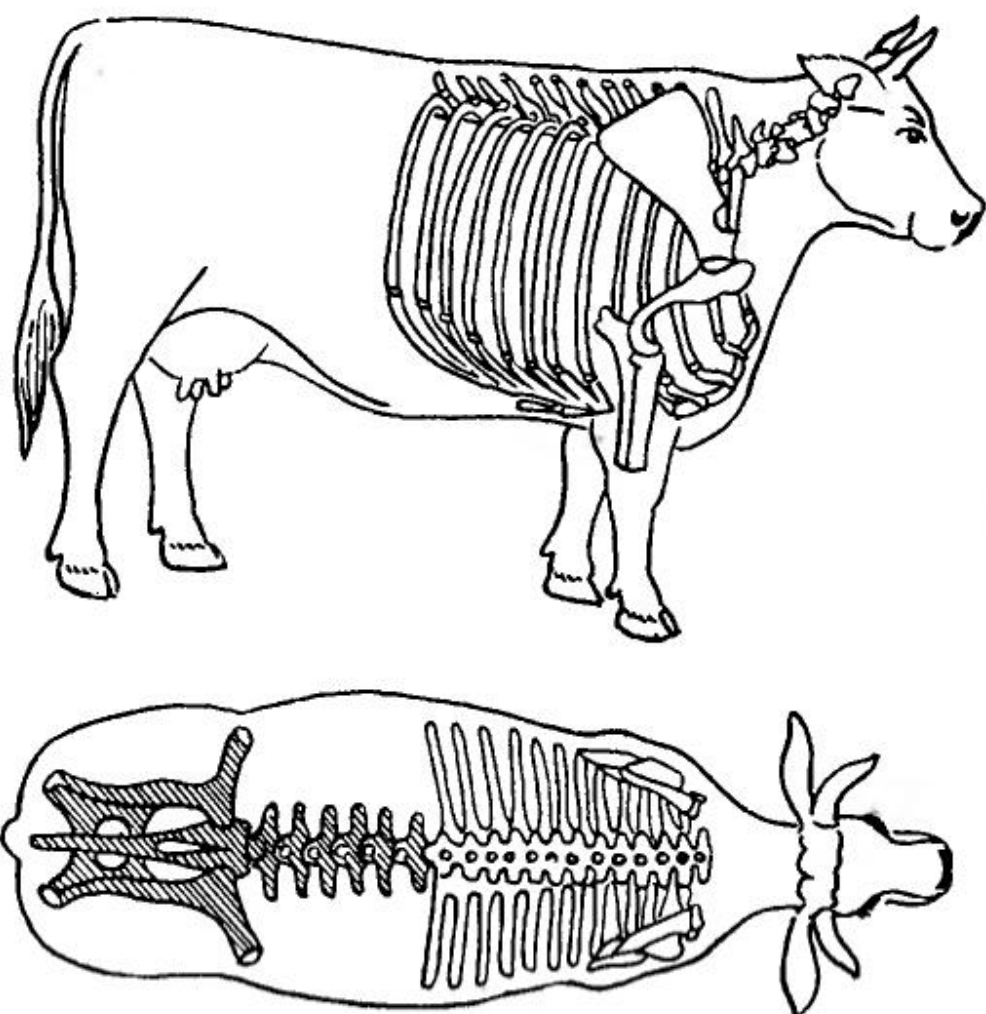


Рис. 9.2. Схема строения скелета у скота мясного типа

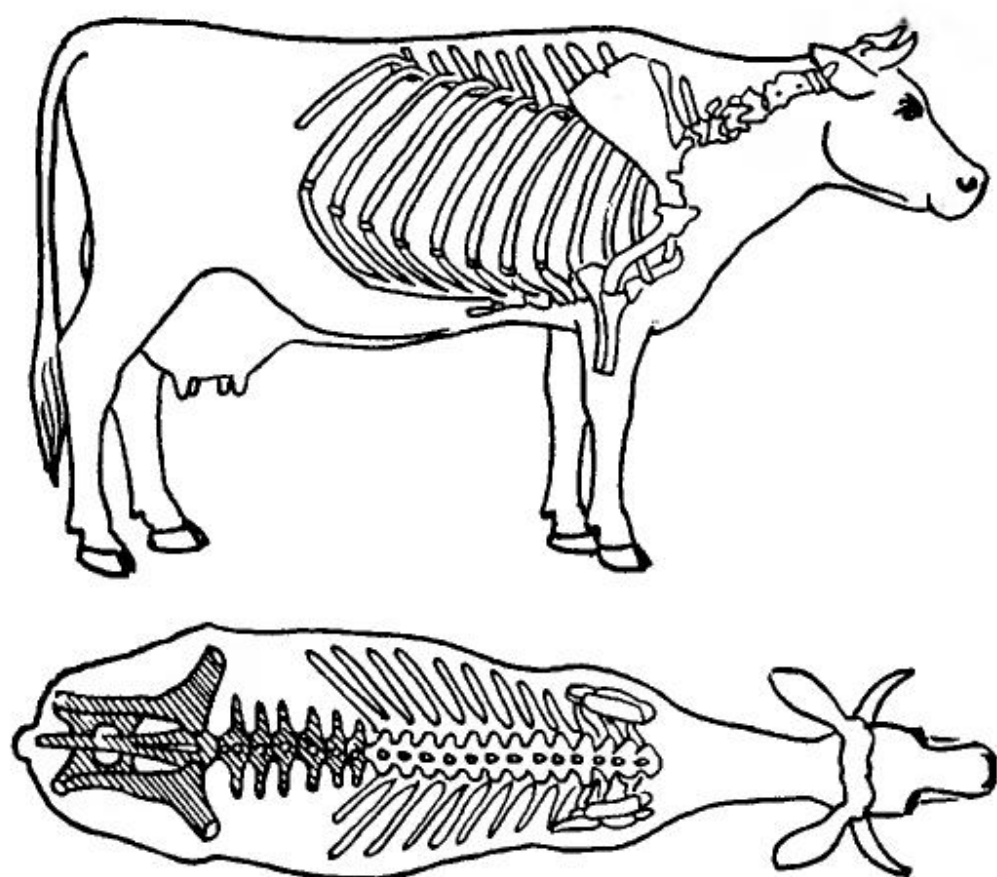


Рис. 9.3. Схема строения скелета у скота молочного типа



Значимость конституциональных и экстерьерных признаков различна. Большее значение при отборе имеют те стати экстерьера, которые наиболее тесно связаны с основной продуктивностью животных. Но у свиней, которые по сравнению с другими видами животных отличаются более ослабленной конституцией, при отборе кроме форм телосложения, обуславливающих мясную продуктивность, учитывают и конституциональные особенности. Также обращают внимание на такие признаки экстерьера, которые хоть и не связаны непосредственно с продуктивностью, но характеризуют выраженность типа, породы: например форма (породность) головы, масть, форма рогов, цвет носового зеркала (у крупного рогатого скота); окраска кожи и волоса у шкурковых пород кроликов, у смушковых пород овец.

Задача отбора по конституции и экстерьеру состоит в том, чтобы усилить и закрепить в стаде или породе крепость конституции, нужную крупность, пропорциональность телосложения соответственно тому или иному направлению продуктивности. На основе различий в телосложении выделяются в стаде и породе типы животных по направлению их продуктивности:

- мясной, молочный, мясо-молочный (крупный рогатый скот);
- беконный, сальный, мясо-сальный (свины);
- шерстные, мясо-шерстные (овцы);
- шаговые, верховые, рысистые (лошади);
- яичные, мясные (куры) и т.д.

Оценку проводят глазомерно, но дополняют ее промерами и индексами. Чаще всего оценивают по 10-балльной системе.

*Оценка и отбор по интерьеру.* Интерьером называют совокупности внутренних физиологических, анатомо-гистологических и биохимических свойств организма в связи с его конституцией и направлением продуктивности.

Изучение интерьера дает возможность познать внутреннюю структуру организма, установить соотносительное развитие в нем органов, тканей и систем, физиологические и биохимические свойства организма, его конституциональные особенности, формообразовательные процессы у животных на различных этапах онтогенеза.

Для изучения интерьера животных используют различные методы: морфологический, гистологический, физиологический, биохимический, цитогенетический, рентгеноскопический, иммунологический, анатомический.

В качестве объектов интерьерных исследований используют кровь животных и ее иммунологические свойства, молочные, потовые и саль-

ные железы, кожу, внутренние органы, костяк, цитологические компоненты клеток, ферменты и т.д. Важно выделить такие элементы интерьера, которые позволили бы вести эффективную селекцию на резистентность организма против болезней и прогнозировать продуктивность животных. Без знания интерьера, биологических особенностей тех или иных пород нельзя вести селекционную работу.

Важную роль в современной селекции животных имеет изучение групп крови, полиморфизма белков и ферментов крови, молока сельскохозяйственных животных. Начало развития зоотехнической иммуногенетики можно отнести к 1900 г., когда появились первые работы Эрлиха и Моргенрота, заложившие основы этого направления в науке. В начале XX в. ученые-медики Ландштейнер (1900 г.) и Янский (1907 г.) установили группы крови у человека, и началось изучение групп крови у животных.

В процессе исследований было обнаружено, что животные, гетерозиготные по некоторым локусам групп крови, отличались большой живой массой и лучше выраженными мясными признаками. Например, гетерозиготные по антигенным факторам коровы оказались более продуктивными по сравнению с их гомозиготными сверстницами. У гетерозиготных по некоторым системам групп крови свиней плодовитость оказалась выше, чем у гомозиготных свиней. Практика показала, что гетерогенный подбор по определенным генетическим системам антигенных факторов ведет к гетерозису.

Важными оказались эксперименты по изучению ферментов крови у сельскохозяйственных животных, генетических систем, контролирующих ферменты крови, и систем, определяющих особенности индивидуального развития животных.

Активность ферментов сыворотки крови, например, аминотрансфераз, оказывает существенное влияние на плодовитость кроликов, свиней, овец.

О.К. Смирнов приводит интересные данные о различной эффективности подбора пар у кроликов. На рис. 9.4 видно, что в одинаковых условиях кормления и содержания инбредный самец № 356 с высокой активностью аминотрансфераз (АСТ и АЛТ) в сыворотке крови был спарен с тремя самками (№ 354, 1854 и 358), у которых отмечена высокая, средняя и низкая активность этих ферментов. В первом случае получено 8 крольчат, во втором — 6, в третьем — 3. Сохранность крольчат была лучшей в группе при гомогенном подборе родителей по высокой ферментативной активности. Установлена связь активности аминотрансфераз с энергией роста и живой массой свиней, овец.



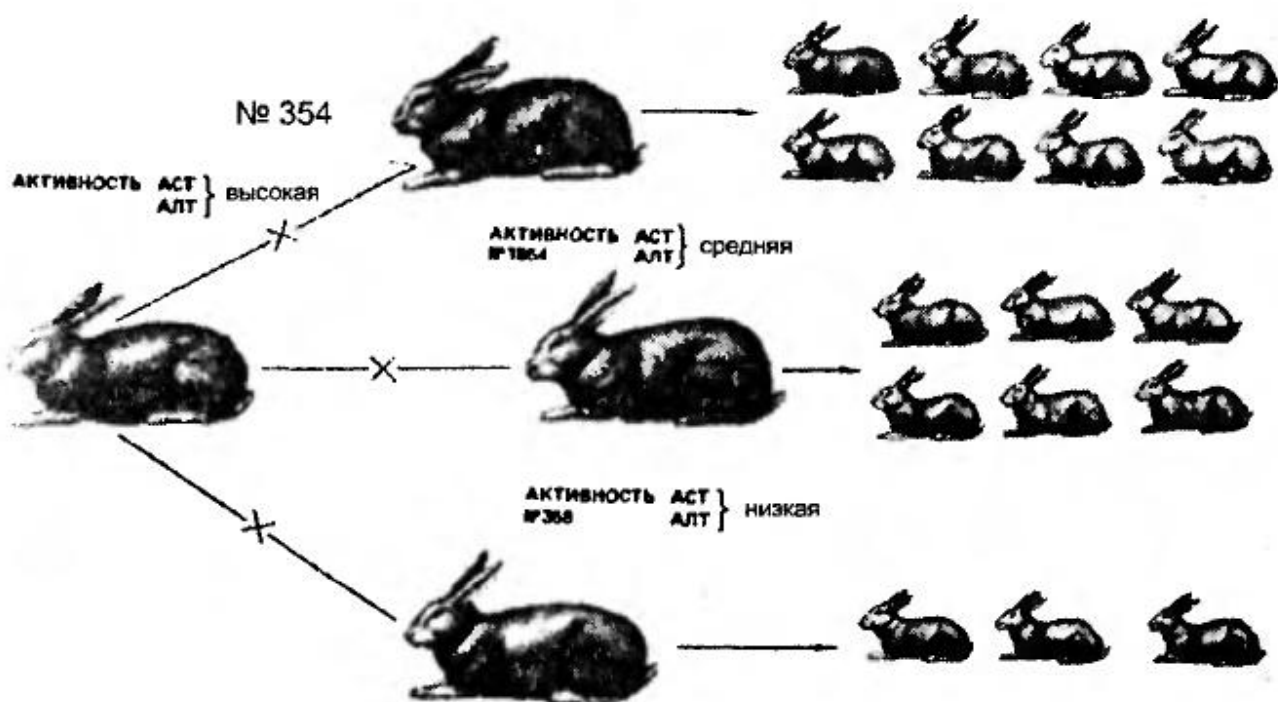


Рис. 9.4. Влияние подбора кроликов по активности ферментов сыворотки крови на их плодовитость (по Смирнову)

В качестве интерьерных показателей могут служить данные, характеризующие особенности хромосомного аппарата соматических клеток. Важными для селекции являются также исследования хромосомного полиморфизма у разных пород.

Перестройки хромосом обнаружены у крупного рогатого скота, овец и других видов животных (это транслокации, инверсии и другие перестройки, вызывающие нарушение обмена веществ, раннюю эмбриональную смертность, бесплодие).

Кариологическое обследование производителей является необходимым условием для определения их качества.

**Оценка и отбор по продуктивности.** *Продуктивность* — главное хозяйственно полезное свойство сельскохозяйственных животных, и поэтому она лежит в основе всех методов отбора по комплексу признаков. При оценке животных по происхождению учитывают продуктивность, а при отборе по конституции и экстерьеру главное внимание обращают на те способности, которые наиболее тесно связаны с продуктивностью. По показателям продуктивности осуществляется и оценка животных по качеству потомства.

В процессе отбора по продуктивности в каждом хозяйстве выделяют группу самых лучших животных на племя (племенное ядро) и группу для хозяйственного использования, а животных, непригодных ни для той, ни для другой цели, выбраковывают.

Отбор по продуктивности осуществляют с учетом количественных и качественных показателей. Кроме этого, учитывают такой важный

экономический показатель, как оплата корма, которая определяется количеством кормовых единиц, затраченных на получение единицы продукции.

Отбор по продуктивности животных каждого вида пород разного направления продуктивности имеют свои особенности.

Например, коров оценивают одновременно по количественным и качественным показателям молочной продуктивности. Хозяйственная и особенно племенная ценность животных определяется сочетанием количественных и качественных показателей молочной продуктивности. Например, корова черно-пестрой породы с удоем 4 500 кг и жирностью молока 4% получает более высокую оценку, чем корова с удоем 10 000 кг и жирностью молока 3,2%.

Отбирают и оценивают животных по молочной, мясной, шерстной, шубной, яичной и др. продуктивности.

**Оценка и отбор по технологическим признакам.** В период интенсификации животноводства селекционеры при создании породы должны учитывать новые условия содержания породы и требования технологии производства.

Условия содержания часто могут оказывать неблагоприятные воздействия на животных. Так, на крупных промышленных комплексах животные ограничены в движении, имеют недостаточную инсоляцию, им приходится находиться и передвигаться по щелевым полам, асфальтированным выгульным площадкам и скотопрогонным дорожкам. Молочные коровы подвергаются более жесткому режиму доения. Большая скученность животных создает возможность быстрого распространения различных инфекционных заболеваний.

Приспособленность животных к специфической промышленной технологии — немаловажный технологический признак отбора. Поэтому при оценке крупного рогатого скота необходимо оценивать приспособленность к машинному доению (равномерность развития четвертей вымени, пригодность сосков к машинному доению, предрасположенность к маститу, скорость выделения молока, полнота выдаивания).

Важное значение имеет также отбор на повышение устойчивости животных к разным заболеваниям (мастит, лейкоз, нарушение обмена веществ, инфекционные заболевания).

**Оценка и отбор по качеству потомства** — наиболее достоверный способ определения племенной ценности. Такую оценку стали использовать в государственном масштабе с середины XIX в. в Швеции, Англии, Канаде, а в Украине с 20-х гг. прошлого столетия.

Селекционный опыт показывает, что систематическая оценка по качеству потомства ведет к ускорению процесса совершенствования породы. Хотя по качеству потомства оценивают и отбирают как произво-



дителей, так и маток, однако степень влияния отца и матери на формирование качественных особенностей потомства может быть различной.

Оценка производителей по качеству потомства приобретает особенно важное значение в связи с тем, что основным методом оплодотворения животных является искусственное осеменение. Производителей, которые при подборе к ним определенных маток способны давать высококачественное потомство, лучшее, чем потомство других производителей, находящихся в том же стаде, называют улучшателями. Не менее важно для успешности селекционного процесса своевременно выявить и выбраковать производителей, которые дают потомство хуже других и хуже, чем были матери этого потомства. Таких производителей называют ухудшателями. Нейтральными называют производителей, потомство которых не хуже и не лучше тех животных, с которыми их сравнивают.

Установлено, что при отборе по одному признаку из всей совокупности производителей примерно одна треть оказывается улучшателями, одна треть — ухудшателями и одна треть — нейтральными. При подборе по двум признакам из всех оцениваемых быков улучшателями оказываются около 17%.

Наглядной формой результатов оценки производителя методом сравнения дочерей и их матерей является так называемая решетка наследственности, или корреляционная решетка. Строится она следующим образом: для размещения показателей каждого признака, по которому осуществляется оценка дочерей производителя, чертят квадрат. На левой вертикальной стороне квадрата наносят отметки величины продуктивных качеств дочерей, а на нижней стороне в том же масштабе — показатели матерей. Из левого нижнего угла квадрата в правый верхний проводят диагональ, а затем на пересечении линий, проведенных от показателей каждой пары мать — дочь, ставят точку (крестик, звездочку). Если большинство таких отметок расположено над диагональю, то быка считают улучшателем, если под диагональю, — ухудшателем (рис. 9.5).

Качество потомства производителей оценивают по комплексу главных признаков отбора. Основные способы оценки по качеству потомства следующие:

- сравнение потомства производителя с потомством других производителей — метод используется в пределах одного стада;
- сравнение продуктивности дочерей производителя с продуктивностью матерей — позволяет выделить улучшателя;
- сравнение продуктивности дочерей производителя с продуктивностью их сверстниц — наиболее распространенный метод, т.к. не нужно вводить поправки на возраст и условия кормления и содержания;

- сравнение продуктивности потомства со средними показателями по стаду — наиболее точный метод установления улучшателя;
- сравнение продуктивности потомства со стандартом породы — используется для совершенствования породы.

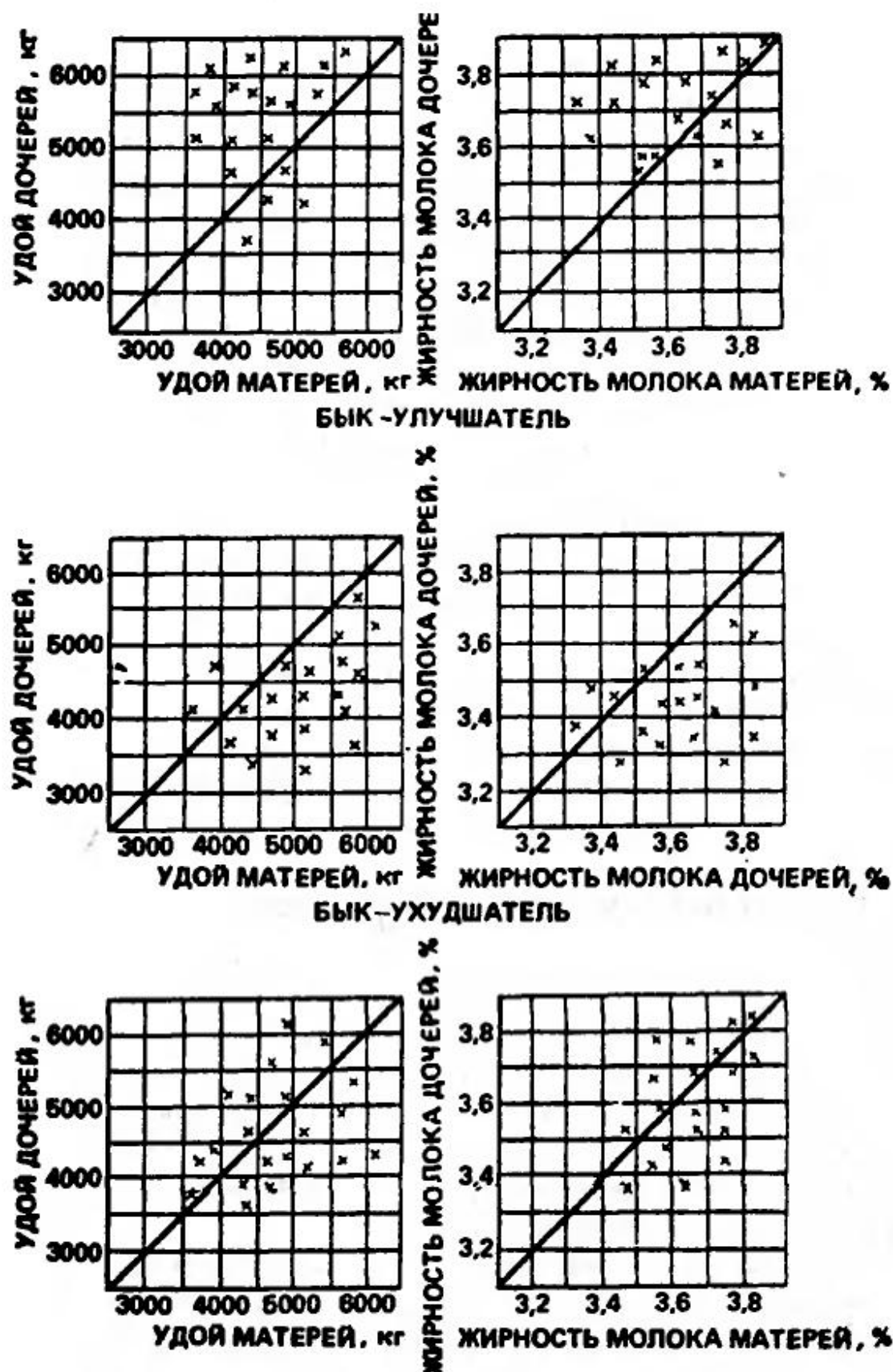


Рис. 9.5. Примеры корреляционных решеток наследственности при оценке быков-производителей методом «мать-дочь»



## 9.6. Понятие «препотентности» и его значение в селекции

Теоретически потомки имеют  $1/2$  генетического материала отца и  $1/2$  — матери. При этом продуктивные особенности потомков чаще всего занимают промежуточное положение. Но иногда на формирование хозяйственно полезных признаков у потомков преобладающее влияние оказывает наследственность одного из родителей.

*Препотентность* — способность животного стойко передавать потомству характерные особенности и продуктивные качества даже при спаривании с резко отличающимися друг от друга особями. Причины препотентности пока не ясны, но в связи с тем, что препотентные животные чаще получаются при использовании многократного инбридинга в умеренных степенях, то возможно, одной из причин является доминирование и повышенная гомозиготность.

Препотентные животные дают более однородное потомство, их особенности устойчиво сохраняются в последующих поколениях. Поэтому в практической селекции препотентные животные имеют большое значение. Это показывает история создания и совершенствования пород. Например, при создании шортгорнской породы крупного рогатого скота важная роль принадлежит препотентному быку Губбак, в совершенствовании ярославской породы — быку Атлас, симментальской породы — корове Вате.

При искусственном осеменении животных сперму препотентных животных можно длительно хранить при глубоком замораживании. Селекционная практика показывает, что наиболее ценные части стад и пород — заводские линии и семейства — формируются в результате правильного и широкого использования препотентных животных.

## 9.7. Организационные мероприятия по отбору

Оценку и отбор животных в стаде селекционеры проводят систематически, и главным мероприятием при этом является *бонитировка* — это определение именной ценности животного путем оценки по комплексу признаков и определение цели его дальнейшего использования. Бонитировку проводит комиссия во главе со специалистом (зооинженером) по инструкциям, разработанным отдельно для каждого вида животного и направлением продуктивности. В результате бонитировки весь скот делят на следующие группы:

- племенное ядро — лучшая часть стада, используемая для получения ремонтного молодняка, которым пополняют собственное стадо;
- производственная группа — в племенных хозяйствах от них получают молодняк для продажи на племя, в других хозяйствах — для производства соответствующей продукции;
- группа ремонтного молодняка — это потомство племенного ядра;

- группа молодняка, предназначенная для продажи на племя — потомство производственной группы;
- группа скота, подлежащего выбраковке и выранжировке, — это животные всех возрастных групп и разного пола, которых не целесообразно оставлять в стаде из-за возраста, низкой продуктивности, хронических заболеваний и т.д. В результате выбраковки животных отправляют на откорм и убой; в результате выранжировки продают в другие хозяйства.

## 9.8. Учение о подборе

*Подбор* — наиболее целесообразное составление из отобранных животных родительских пар с целью получения потомства с желательными признаками. Отбор и подбор тесно связаны между собой и дополняют друг друга. В результате идет закрепление, усиление признаков и свойств, образование новых типов, нужных породных групп и пород.

Существует две формы подбора:

- *индивидуальный* — к определенной матке подбирают определенного производителя. Высокоэффективен, но требует глубоких знаний и учета индивидуальных качеств большого числа производителей. Поэтому используется как основной в племенном хозяйстве;
- *групповой* — к группе маток, сходных по особенностям, подбирают одного или двух производителей. Как основной используется в овцеводстве (отара маток + один баран-производитель); в табунном коневодстве (косяк маток + один жеребец-производитель) и в неплеменных хозяйствах.

В начале XIX в. были определены два типа подбора:

1. *Гомогенный (однородный)* — подбираемые матки и производители относительно сходны по главным признакам. Применяют с целью сохранения, закрепления и усиления наиболее желательных признаков. Такой подбор увеличивает в каждом поколении однородность животных и чаще обеспечивает получение препотентных животных. Чем больше сходство между подобранными животными, тем выше степень наследования признаков. Крайний вариант гомогенного подбора — родственное спаривание (инбридинг).
2. *Гетерогенный (разнородный)* — спариваемые животные заведомо различаются по признакам. Но степень гетерогенности может быть разной. Могут различаться по одному и сходны по другим признакам. Поэтому понятия однородности подбора относительны. В результате гетерогенного подбора потомство менее однородно, что обогащает материал для отбора. Степень изменчивости потомков зависит не столько от различий между самками и самцами, сколько от того, как эти показатели отличаются от средних по стаду. Если



показатели родителей уклоняются в разные стороны от средних по стаду, то степень изменчивости у потомков выше.

Гетерогенный подбор чаще используют для исправления недостатков одного из родителей. Но при этом нельзя использовать другого родителя с противоположным недостатком, т.к. не будет улучшения потомства, т.е. второй родитель должен быть лишен недостатков и с отличной выраженностью тех свойств, которые надо улучшить.

Нередко при гетерогенном подборе проявляется гетерозис — по жизнеспособности, плодовитости, крепости конституции и т.д. Крайний вариант гетерогенного отбора — межпородное скрещивание.

Кроме форм и типов, при подборе необходимо также учитывать:

- *возраст животных*. Оба родителя должны быть половозрелыми и находиться в расцвете сил. Но с учетом возраста к молодым и более старшим маткам подбирают производителя среднего возраста; к маткам среднего возраста — любых;
- *родственные отношения*. На неплеменных фермах нельзя спаривать родственных животных; а на племенных специально предусматривается спаривание родственников по селекционным программам (в зависимости от целей селекции);
- *генеалогическую сочетаемость*. Обычно одни и те же матки с разными производителями дают разное потомство, но и один производитель при подборе маток разного происхождения тоже дает разное потомство. Поэтому, зная происхождение животных, можно предугадать результаты спаривания, учитывая эффективность генеалогической сочетаемости;
- *степень препотентности*. Если производитель — препотентный улучшатель, то к нему можно подбирать любых маток. Кроме того, свойство препотентности в некоторой мере сохраняется и у потомков.

Таким образом, племенной подбор необходимо хорошо продумать и планировать. Обычно планы составляют после бонитировки стада или на один год, либо на 4–5 лет. В плане излагают цели, принципы, методы и схемы подбора.

## 9.9. Методы разведения в селекции животных

В селекционной практике в основном используют два метода (т.е. два типа скрещивания) разведения сельскохозяйственных животных: чистопородное и гибридизация (различные формы скрещиваний).

*Чистопородное разведение* — это система спаривания животных, принадлежащих к одной породе. Задача чистопородного разведения — сохранение и совершенствование породных качеств. Биологическая особенность чистопородного скрещивания заключается в том, что при его

использовании сохраняются и усиливаются наследственные признаки животных нужного типа, соответствующего данной породе.

Выделяют два типа чистопородного разведения:

- инбридинг — родственное спаривание;
- аутбридинг — неродственное спаривание.

*Инбридинг* — система спаривания животных, находящихся в родстве. В далеком прошлом родственное спаривание применялось в животноводстве бессознательно, стихийно. Однако вскоре было обнаружено вредное действие инбридинга и появились законы, запрещающие кровосмешение, например, у арабов в XIII в. при разведении лошадей.

Когда начался бурный рост породообразования, вновь широко стали применять инбридинг. Известный селекционер Р. Бекуэлл основой создания новых пород считал важным применение инбридинга любых степеней с целью закрепления в потомстве выдающихся качеств родоначальника. При этом необходимы обильное кормление животных, отбор по экстерьеру и оценка по качеству потомства. Так, Бекуэлл и его ученики создали великолепные породы крупного рогатого скота — Шортгорнскую и Предоорскую, лошадей — Шайрскую, овец — Лейстерскую, свиней — Крупную белую.

Инбридинг разного типа и разведения использовали А.Г. Орлов и В.И. Шишкин при выведении орловской породы рысаков; С.И. Бестужев — при выведении бестужевской породы крупного рогатого скота.

Но очень широкое, непродуманное применение тесного инбридинга приводило к снижению продуктивности. Лучшие стада стали хиреть, появились аномалии в развитии, уродства (например, в шортгорнской породе, завезенной в другие страны). В результате селекционеры снова стали избегать инбридинга, поскольку он может вести к инбредной депрессии.

Генетические механизмы инбредной депрессии стали проясняться с возникновением и развитием генетики как науки. Все популяции животных относятся к панмиктическим популяциям, в которых, в соответствии с законом Харди—Вайнберга, в равновесном состоянии и определенном соотношении находятся генотипы. Как правило, основное направление эволюции панмиктических популяций — сохранение гетерозиготности. Все панмиктические популяции необычайно гетерогенны — насыщены рецессивными, доминантными мутациями, различными хромосомными перестройками.

Генетические процессы, происходящие при инбридинге, сходны с таковыми в самооплодотворяющихся популяциях — т.е. гомозиготизация. Таким образом, в гомозиготное состояние переходит масса вредных мутаций, что и приводит к инбредной депрессии.

На рис. 9.6 представлена схема возрастания гомозиготности в разных поколениях при различных степенях инбридинга и отсутствии отбора (по Райту).



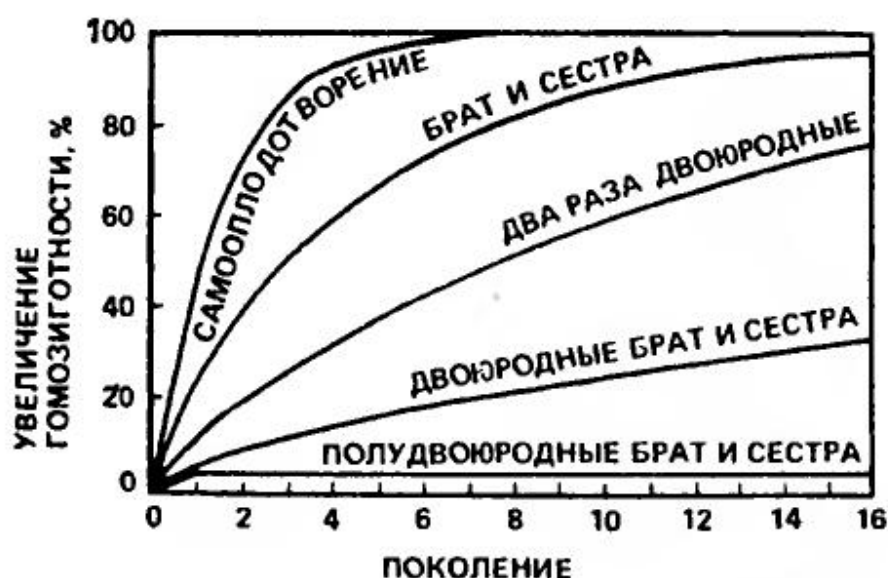


Рис. 9.6. Схема возрастания гомозиготности в разных поколениях при различных степенях имбридинга и отсутствии отбора

Опасен стихийный, непродуманный инбридинг. Его можно применять только в племенных хозяйствах — направленно и только при использовании определенного выдающегося животного. Степень инбридинга может быть разной и ее определяют по родословной.

- I. *Кровосмешение* — брат-сестра, мать-сын, отец-дочь (II — II, I — II).
- II. *Близкий инбридинг* — бабушка-внук, внучка-дед (I — IV, II — III).
- III. *Умеренный инбридинг* — общий предок в III — IV или IV — IV поколениях.
- IV. *Отдаленный инбридинг* — общий предок в V — VI поколениях.

Если общий предок встречается в родословной дальше V поколения, то животные считаются неродственными.

**Значение инбридинга.** Роль инбридинга в селекции велика. Нет такой породы, при создании которой не использовался бы инбридинг. А как же избежать вредного действия инбредной депрессии?

Во-первых, строгий отбор по жизнеспособности, крепости конституции и создание хороших условий выращивания.

Во-вторых, сочетание инбридинга с неродственным спариванием (например, Иванов при выведении украинской степной белой породы свиней скрещивал самца Аскания с сестрами, дочерями, внучками — а затем проводил неродственное спаривание).

В-третьих, использовать умеренный инбридинг, при котором гомозиготность увеличивается незначительно, но сильно возрастает влияние выдающегося предка на генотип потомства.

Одним из методов инбредных скрещиваний является *разведение по линиям и семействам*, когда во главе линии стоит препотентный производитель, а во главе семейства — препотентная самка. Разведение по

линиям и семействам имеет большое значение в животноводстве, т.к. в одном животном нельзя сконцентрировать все ценные признаки породы. Поэтому различные достоинства породы накапливаются в отдельных линиях и семействах, которые входят в структуру породы, придавая ей пластичность, необходимую для совершенствования.

Каждая линия существует в породе определенное время, т.к. с каждым новым поколением уменьшается сходство с родоначальником — время существования зависит от препотентности животного. В каждом хозяйстве должно быть 3—4 линии, т.к. если линий много, то должно быть большое поголовье производителей, что снижает строгость отбора.

В дальнейшем при совершенствовании пород используют межлинейные кроссы с помощью гетерогенного подбора — аутбридинга.

*Гибридизация* — это система спаривания животных разных пород или видов. В селекционной практике используют *воспроизводительное (заводское) скрещивание* — спаривание животных двух или нескольких пород для получения новой породы, сочетающей признаки исходных пород и обладающей рядом новых качеств. Такое скрещивание называется также породообразующим.

Выделяют два типа породообразующего скрещивания:

- простое, в котором используют две породы;
- сложное, в котором используют три и больше пород.

Воспроизводительное скрещивание делят на четыре этапа:

1. Создание породной группы, селекционный поиск (создание животных запланированного типа).
2. Закрепление в помесном потомстве желательного наследственного типа животных, применяя для этой цели тесное родственное спаривание.
3. Разведение помесей «в себе» — создание структуры породы, формирование и закладка новых неродственных линий и семейств.
4. Организационный этап — утверждение породы, ее ареала и разработка стандарта.

Методом *простого воспроизводительного скрещивания* М.Ф. Ивановым была создана украинская белая степная порода свиней. Он скрещивал местную короткоухую украинскую свинью, имеющую небольшую живую массу и плохую скороспелость, и крупную белую английскую породу с высокой плодовитостью, скороспелостью, живой массой, но плохо акклиматизирующуюся на юге Украины. Примером *сложного воспроизводительного скрещивания* является создание орловской рысистой породы лошадей А.Г. Орловым. Для получения орловской рысистой в течении 50 лет — в качестве исходных использовали арабскую, датскую и голландскую породы.

На рис. 9.7 показана схема выведения украинской степной белой породы свиней.



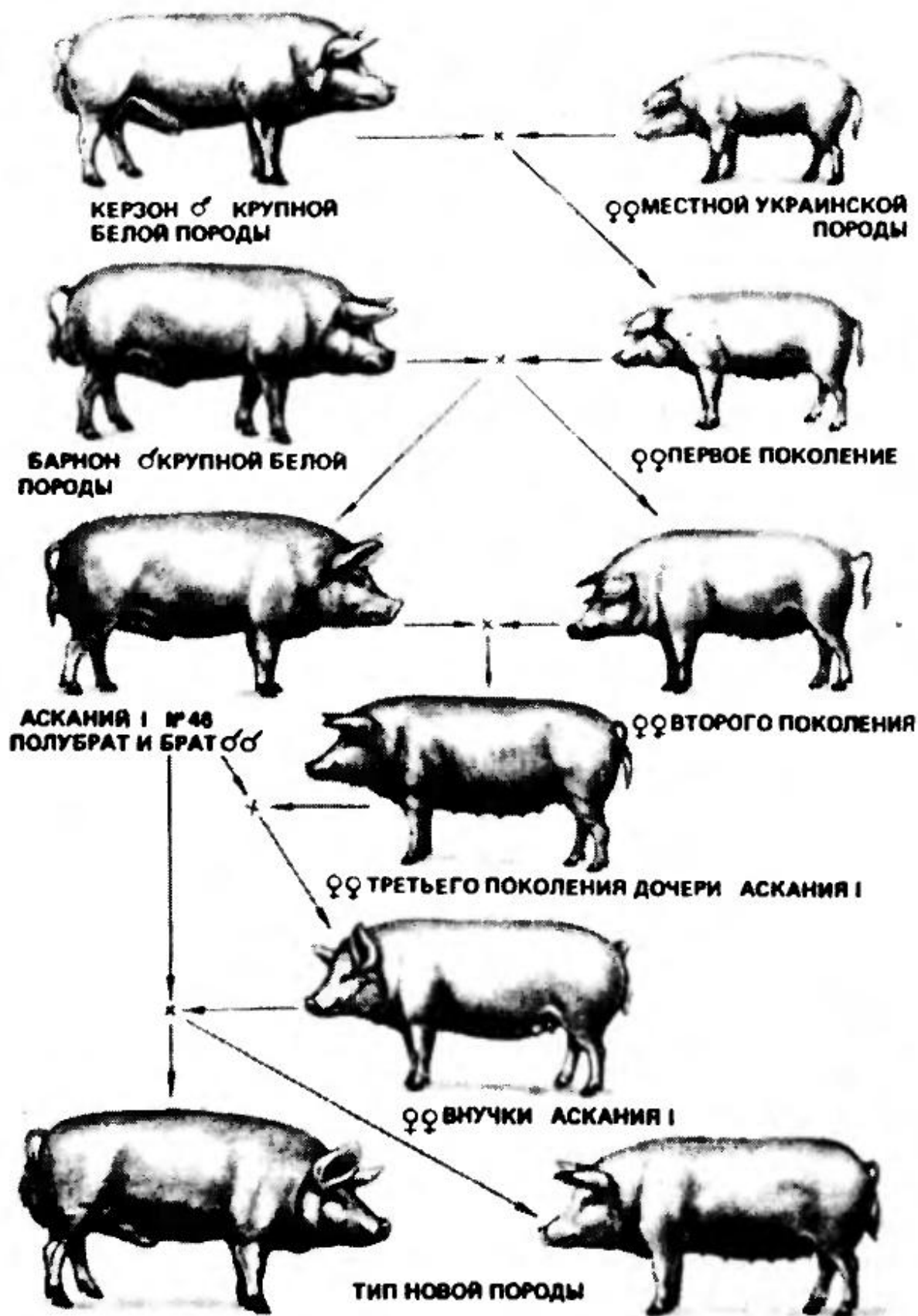


Рис. 9.7. Схема выведения украинской степной белой породы свиней (по Меркурьевой)

*Поглотительное (преобразовательное) скрещивание, при котором в течение нескольких поколений местная низкопродуктивная беспородная группа скота преобразуется в высокопродуктивную заводскую породу.*

При этом маток местной породы покрывают производителями улучшающей заводской породы. По своей природе это беккроссы и уже в  $F_4 - F_5$  помеси приобретают большое сходство с чистопородными животными.

Для того чтобы преобразовать низкопродуктивное беспородное стадо крупного рогатого скота в чистопородное, требуется приблизительно 22 года (4–5 поколений), при селекции свиней на этот процесс уйдет 6–7 лет, при селекции овец — от 4 до 5 лет.

На рис. 9.8 представлена схема поглотительного скрещивания.

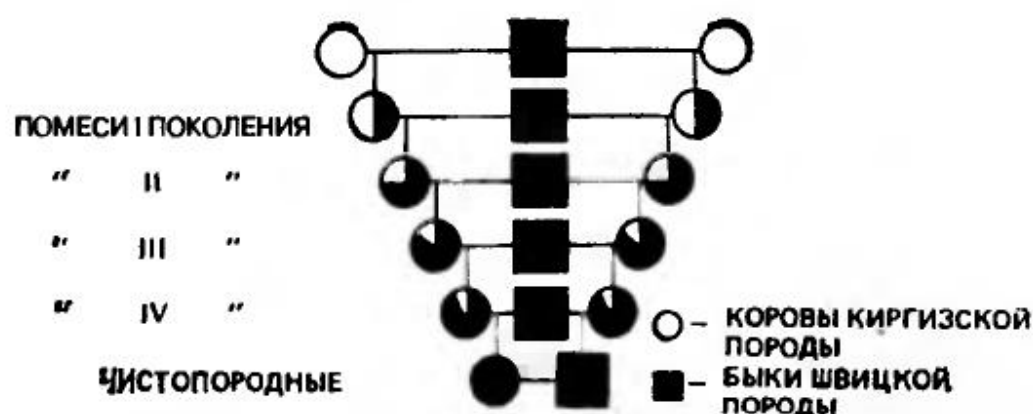


Рис. 9.8. Схема поглотительного скрещивания

**Промышленным** — называется скрещивание нескольких пород между собой для получения помесей  $F_1$  как пользовательных животных, не оставляемых для дальнейшего разведения. В этом случае селекционеров интересует прежде всего эффект гетерозиса. Промышленное скрещивание имеет значение в мясном скотоводстве. При этом используют простое скрещивание —  $A \times B$  и сложное —  $(A \times B) \times C$ .

**Переменное скрещивание** — это частный случай промышленного. Часть маток  $F_1$  оставляют на племя с целью получения от них еще нескольких поколений. При этом обычно используют других производителей и ожидают эффект гетерозиса.

**Вводное скрещивание** (прилитие крови) используют для совершенствования продуктивных и племенных качеств существующей заводской породы. При этом чистопородных маток спаривают с производителями другой породы. В дальнейшем  $F_1$  скрещивают с быками основной породы, из которой была матка, т.е. применяется только разовое спаривание с быками другой породы, взятой для прилития крови. Важен отбор и подбор животных по основным признакам: производитель должен иметь хорошо развитые признаки, ради которых ведется прилитие крови, но как можно меньше изменять тип улучшаемой породы. С точки зрения генетики, это скрещивание, как и поглотительное — беккроссы. Только при поглотительном:  $(A \times B) \times B^{4-5}$ , а при вводном —  $(A \times B) \times A^{4-5}$  (рис. 9.9).



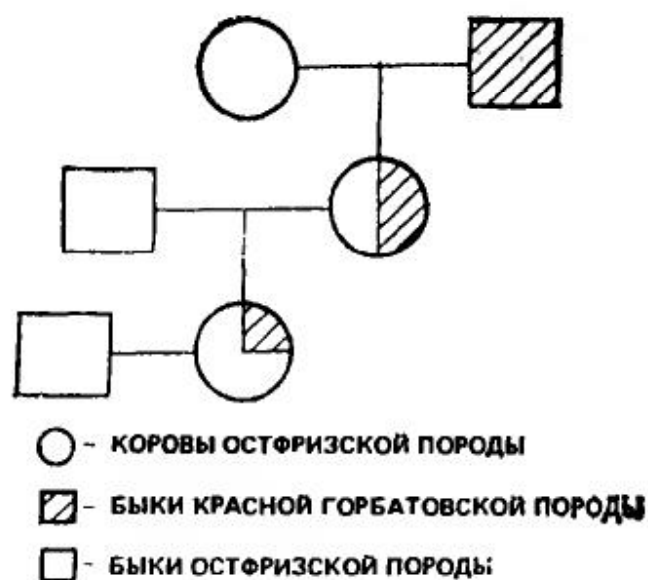


Рис. 9.9. Схема вводного скрещивания

*Межвидовая и межродовая гибридизация.* Межвидовой гибридизацией называют скрещивание животных, принадлежащих к разным видам. Основной задачей этого метода является вовлечение в материальную культуру человека новых ценных диких и полудиких форм животных.

В зависимости от способности или неспособности гибридов давать потомство различают гибридизацию, которая дает пользователей животных (например, мулов), и гибридизацию, используемую при создании новых пород и видов животных.

Выделяют промышленную, поглотительную, вводную и воспроизводительную (породообразующую) гибридизацию. Наиболее распространены промышленная и воспроизводительная гибридизация.

При гибридизации животных селекционеры сталкиваются с большими трудностями. Это, прежде всего, нескрещиваемость видов между собой и частичная или полная бесплодность гибридов. Причины нескрещиваемости отдаленных видов и бесплодия их гибридов связаны с различными генетическими факторами. Это могут быть, например, несоответствие числа хромосом в кариотипе, морфологические структурные различия в строении хромосом, изменение генного состава, не затрагивающего поведения хромосом, их морфологии.

Селекционерами разработаны методы преодоления нескрещиваемости отдельных видов:

- переливание крови животных одного вида другому;
- смешивание спермы особей разных видов;
- применение реципрокного (обратного) скрещивания;
- применение гормональных препаратов;
- использование специальных разбавителей спермы;
- пересадка гонад и другие методы.

Установлено, что в тех случаях, когда в проявлении стерильности или жизнеспособности гибридов существуют половые различия, они проявляются чаще у гетерогаметного пола гибридных самцов, (ху), чем у гомогаметного женского (хх) пола. Очевидно, в этом явлении сказываются цитоплазматическая наследственность и материнский эффект в наследовании признаков, который может быть использован при подборе пар для скрещивания с учетом пола родителей (реципрокный подбор).

Наиболее древней формой гибридизации является скрещивание лошади с ослом и получение мула. Мул — выносливое животное, по выносливости, долголетию и работоспособности не знает себе равных. Получают его при скрещивании осла и лошади (рис. 9.10).



Рис. 9.10. Мул

Проводится также гибридизация лошади с зебрами для получения сильных выносливых зеброидов, а также скрещивание домашней лошади и ее дикого предка — лошади Пржевальского.

При скрещивании зебу с черно-пестрым скотом получены высокопродуктивные гибриды (рис. 9.11).



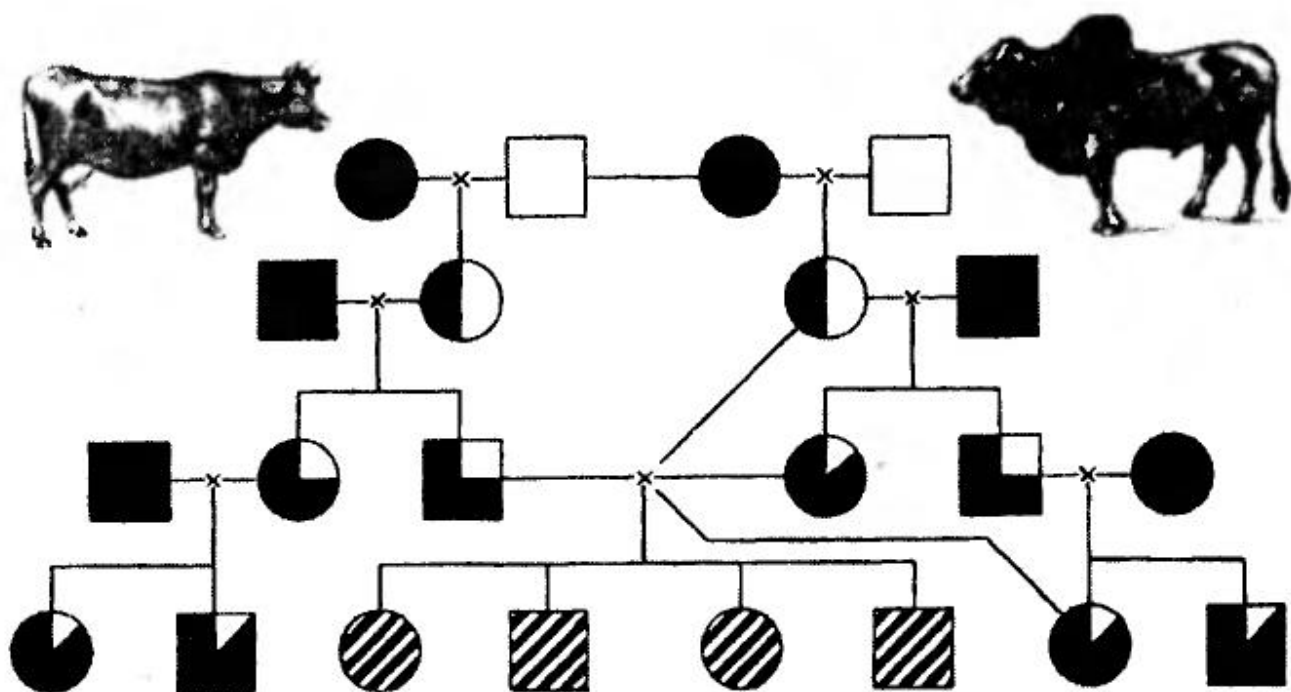


Рис. 9.11. Схема скрещивания зебу с красным степным скотом. Черными значками обозначен красный рогатый скот (красная степная), белыми — зебу

Зебу — это горбатый скот, он близок по происхождению к домашнему крупному рогатому скоту. Предполагается, что зебу приручен в Египте и Азии в 2–3 тыс. до н. э. Характерная особенность зебу — наличие горба (на шее и передней части холки), масса которого 5–8 кг. Зебу может быть черно-пестрой, красно-пестрой, рыжей, серой и бурой масти. Мясо зебу по вкусовым качествам не отличается от говядины. Гибриды зебу и крупного рогатого скота характеризуются сочетанием высокой продуктивности с приспособленностью к экстремальным условиям среды.

Важное хозяйственное значение имеет гибридизация яка с симментальским скотом в условиях высокогорных районов Алтая и Киргизии. Гибриды яка с симментальским скотом отличаются хорошей молочностью, высокой жирностью молока, приспособленностью к разведению на высокогорных альпийских пастбищах. Благодаря этим гибридным формам скотоводство получает широкое распространение в горных районах.

Для гибридизации используют также зубров, которых во всем мире насчитывается только несколько сотен. Значительный хозяйственный интерес представляют гибриды крупного рогатого скота с бизоном.

В результате 15-летней работы селекционеру-скотоводу Д. Биссоло из Калифорнии (США) удалось скрестить коров шаролеизской и герфордской пород с диким американским бизоном. Новую породную группу назвали бифало. Гибридное потомство характеризуется высокой скороспелостью (в 10-месячном возрасте весит 400 кг) и хорошо развитыми мясными формами.

Методом отдаленной гибридизации была выведена в горах Казахстана тонкорунная порода овец (рис. 9.12).

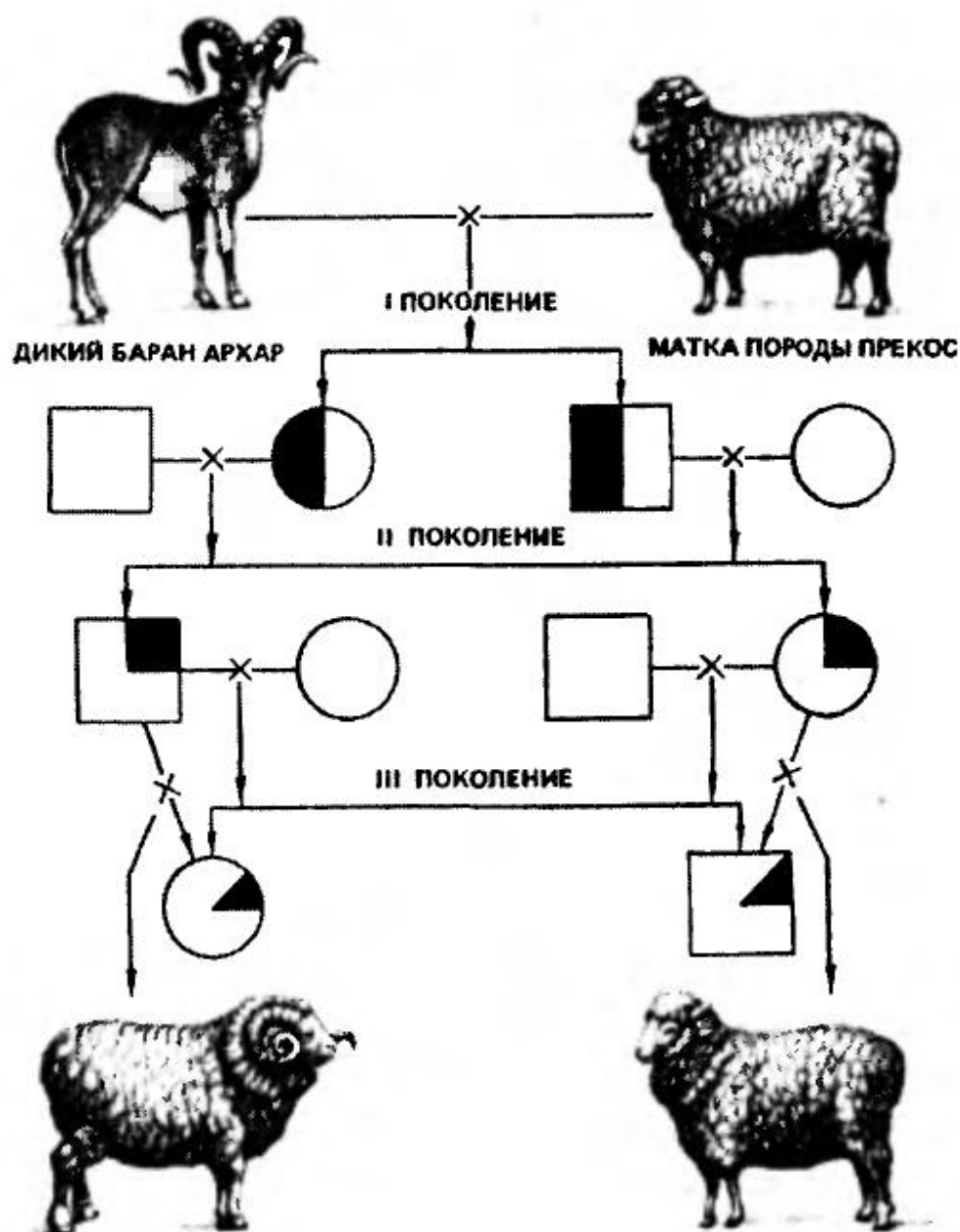


Рис. 9.12. Схема выведения архаромериноса (по Меркурьевой)

### Вопросы для повторения

1. В чем заключаются особенности отбора в животноводстве?
2. Какой комплекс признаков положен в основу оценки животных?
3. От каких факторов зависит эффективность отбора?
4. Какие методы отбора и оценки животных вы знаете?
5. Что такое бонитировка?
6. Сформулируйте основные положения учения о подборе.
7. Какие методы разведения в селекции животных вы знаете?
8. Как в селекции используют инбридинг и в чем его селекционное значение?
9. Какие типы скрещивания используются в селекции животных?
10. Что вы знаете о межвидовой гибридизации? В чем ее селекционное значение?



# **Глава 10**

## **ОСНОВЫ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ**

### **БИОТЕХНОЛОГИИ.**

#### **ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ**

##### **10.1. Основы сельскохозяйственной биотехнологии**

**Биотехнология** (от греческих *bios* — жизнь, *techne* — искусство, мастерство и *logos* — учение) — это совокупность живых организмов и биологических процессов в производстве. Это междисциплинарная область, возникшая на стыке биологических, химических и технических наук, которая занимается использованием живых организмов и биологических процессов в промышленном производстве. Благодаря развитию биотехнологии стал возможен микробиологический синтез ферментов, витаминов, аминокислот, антибиотиков и т. п. Развивается промышленное получение других биологически активных веществ (гормональных препаратов, соединений, стимулирующих иммунитет, и т. п.) с помощью методов генетической инженерии и культуры животных и растительных клеток.

**Генная инженерия** — это метод биотехнологии, который занимается исследованиями по перестройке генотипов. Генная инженерия использует методы молекулярной биологии и генетики, связанные с целенаправленным конструированием новых, не существующих в природе сочетаний генов. Технология рекомбинантных ДНК связана с биохимическими и генетическими методиками изменения хромосомного материала, в результате чего удастся получать такие геномы, которые естественным путем вряд ли могли бы возникнуть.

Несмотря на то что генотип является не просто механической суммой генов, а сложной системой, образовавшейся в процессе эволюции, генная инженерия позволяет переносить генетическую информацию из одного генотипа в другой, что дает возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные наследственные признаки одних организмов другим. Сущность методов генной инженерии заключается в том, что в генотип организма встраиваются или исключаются из него отдельные гены или группы генов. В результате встраивания в генотип ранее отсутствующего гена можно заставить клетку синтезировать белки, которые ранее она не синтезировала.

Наиболее распространенным методом генной инженерии является метод получения рекомбинантных, содержащих чужеродный ген, плазм-

мид. *Плазмиды* представляют собой кольцевые двухцепочные молекулы ДНК, состоящие из нескольких тысяч пар нуклеотидов. Этот процесс происходит в несколько этапов.

1. *Рестрикция* — разрезание ДНК на фрагменты.
2. *Лигирование* — фрагмент с нужным геном включают в плазмиды и сшивают их.
3. *Трансформация* — введение рекомбинантных плазмид в бактериальные клетки. Трансформированные бактерии при этом приобретают определенные свойства. Каждая из трансформированных бактерий размножается и образует колонию из многих тысяч потомков — клон.
4. *Скрининг* — отбор среди клонов трансформированных бактерий тех, которые содержат плазмиды, несущие нужный ген.

Весь этот процесс называют молекулярным клонированием. С помощью клонирования можно получить более миллиона копий любого фрагмента ДНК. Если клонированный фрагмент кодирует белок, то экспериментально можно изучить механизм, регулирующий транскрипцию этого гена, а также наработать этот белок в нужном количестве. Кроме того, клонированный фрагмент ДНК одного организма можно ввести в клетки другого организма. Благодаря этому можно добиться, например, высоких и устойчивых урожаев, введя ген, обеспечивающий устойчивость к ряду болезней. Если ввести в генотип почвенных бактерий гены других бактерий, обладающих способностью связывать атмосферный азот, то почвенные бактерии смогут переводить этот азот в связанный азот почвы.

Именно благодаря огромной практической важности генной инженерии или, как ее иначе называют, технологии рекомбинантной ДНК, ее развитию во всем мире уделяется огромное внимание. Важным является развитие и современных направлений биотехнологии вообще и сельскохозяйственной биотехнологии в частности.

Генная инженерия принципиально отличается от классической селекции. С помощью методов классической селекции нельзя скрещивать неродственные виды, нельзя извне управлять процессом рекомбинации в организме, нельзя предугадать, какое получится потомство. Суть генной инженерии заключается в том, что процесс рекомбинации производится вне организма, и таким образом преодолеваются все ограничения, с которыми сталкивается классическая селекция. У генной инженерии имеются следующие возможности:

1. Можно скрещивать индивидуальные гены видов, стоящих на разных ступенях эволюции. В основе рекомбинации гетерологичных



ДНК *in vitro* лежит прием, позволяющий с помощью рестриктаз подготовить молекулы для скрещивания, т. е. разрезать разные ДНК с образованием одинаковых липких концов.

2. Можно управлять процессом рекомбинации, так как он происходит в пробирке и не защищен запрещающими механизмами организма.
3. Можно предсказать результат, так как отбирается потомство одной молекулы ДНК (молекулярное клонирование).

*Сельскохозяйственная биотехнология* всего за три десятилетия своего существования научилась успешно манипулировать отдельными генами или их небольшими группами и изменять наследственные свойства простейших одноклеточных организмов, прежде всего вирусов, бактерий и дрожжей, и в меньшей степени — одиночных клеток растений и животных в условиях культуры ткани.

Самые важные биотехнологические успехи генной инженерии связаны с микробиологическим синтезом просто организованных белков животных и человека (гормонов, ферментов, интерферона и т. п.). Гораздо сложнее использовать генную инженерию по отношению к многоклеточным организмам, у которых большие геномы, сложная программа развития, половое размножение.

В технологию генной инженерии или технологию рекомбинантных ДНК включены следующие компоненты: индивидуальные гены; регуляторные элементы; векторные системы; селекционные системы.

Перенос и экспрессия индивидуальных генов составляют конечную цель любых генно-инженерных манипуляций. Но, поскольку регуляторные элементы у представителей разных родов могут сильно различаться, перед переносом гена (например, бактериального) в чужеродное генетическое окружение (например, в растительную клетку) в нем необходимо заменить бактериальные регуляторные элементы на растительные, иначе перенесенный ген не будет экспрессироваться. Сходным изменениям необходимо в ряде случаев подвергать также и структурную часть гена, поскольку у растений и животных она, как правило, состоит из так называемых интронов и экзонов, причем экзоны кодируют полипептидную цепь белка, а интроны вырезаются в процессе созревания информационных РНК. Очевидно, что ген с не удаленными интронами, принадлежащий эукариотической клетке, не сможет кодировать синтез соответствующего белка в клетке бактерий.

*Векторные системы* обеспечивают эффективный перенос чужеродного гена в реципиентную клетку и его стабильное закрепление либо путем интеграции с клеточной ДНК, либо путем приобретения статуса автономного ядерного или цитоплазматического элемента. Важным

фактором технологии рекомбинантной ДНК является также система селекции или, по крайней мере, детекции тех химерных клеток или организмов, в которые включился и функционирует чужеродный ген.

Значительных успехов ученые добились, работая с простейшими одноклеточными организмами и вирусами. Именно такие эксперименты лежат в основе генной инженерии. Меньшие успехи в изучении лабораторных животных и человека, и последнее место по степени изученности занимают сельскохозяйственные объекты. Однако генно-инженерные возможности растениеводства и животноводства (количество изученных индивидуальных генов, регуляторных элементов, векторных и селективных систем) неуклонно растет. Важными с этой точки зрения являются работы по идентификации и выделению генов, особенно семейств генов, определяющих сложные хозяйственно ценные признаки. Необходимо также изучение молекулярных механизмов формирования хозяйственно ценных признаков и регуляторных элементов, определяющих экспрессию генов в связи с морфопозом и эмбриогенезом растений и животных.

## 10.2. Генная инженерия в растениеводстве

Отсчет истории генной инженерии растений принято вести с 1982 г., когда впервые были получены генетически трансформированные растения. Метод трансформации был основан на природной способности бактерии *Agrobacterium tumefaciens* генетически модифицировать растения. Первоначально трансформация применялась для генетической инженерии двудольных растений, а затем этот метод применили и к однодольным. Другим широко распространенным методом трансформации является технология, основанная на обстреле ткани микрочастицами золота (или других металлов), покрытыми раствором ДНК.

Все выращиваемые с коммерческими целями трансгенные сорта получены с помощью этих двух методов. Хотя современный арсенал методов трансформации довольно обширен и, кроме уже названных, включает еще и такие подходы, как:

- введение ДНК в голые клетки (протопласты);
- электропорация клеток;
- микроинъекции ДНК в клетки;
- прокалывание клеток путем встряхивания их в суспензии микроигл;
- опосредованная вирусами инфекция и др.

Обогащение генофонда зерновых культур может быть достигнуто при использовании генетических ресурсов дикорастущих форм. Найдены виды злаков с высокой устойчивостью к болезням и вредите-



лям, температурным и водным стрессам, засолению и высокой кислотности почв. В селекционной работе для преодоления межвидовой (или даже межродовой) несовместимости применяют методы оплодотворения *in vitro*, культуру зародышей, возвратные скрещивания и другие современные методы.

Генная инженерия растений создает совершенно новый механизм генетической изменчивости — трансгеноз, который в отличие от ранее существовавших (рекомбиогенез, мутагенез) характеризуется возможностью переноса отдельных генов. Правда, эта особенность затрудняет применение методов генной инженерии для улучшения ряда хозяйственно ценных признаков, наследуемых полигенно. Но уже получены химерные растения, несущие гены устойчивости к болезням, насекомым, гербицидам.

Отдаленная гибридизация культурных злаков с дикорастущими формами имеет целью перенос единичных генов или небольших фрагментов хромосом от дикорастущих в геном культурных видов. Но для этого необходимо преодолеть барьер несовместимости — отсутствие конъюгации хромосом в мейозе. Ученые обнаружили у пшеницы гены, влияющие на конъюгацию хромосом, и это дало возможность в определенной степени управлять этим процессом. Удаляя или нейтрализуя в гибридном ядре ген, ингибирующий конъюгацию негомологичных хромосом, вызывают их спаривание и кроссинговер. Таким путем в Институте селекции растений (Кембридж, Великобритания) был перенесен из генома эгилопса (*Al. comosum*) в геном пшеницы ген, определяющий устойчивость к линейной ржавчине, и создан устойчивый высокопродуктивный сорт Compair.

Зерновые культуры являются трудным объектом для генной инженерии. Это обусловлено, прежде всего, отсутствием векторных систем для введения генов в геном клеток злаков. Наиболее эффективная для ряда видов растений векторная система на основе плазмид *Agrobacterium tumefaciens* малоприспособлена для злаков.

Генная инженерия разрабатывает методы прямого переноса генов в клетки растений. Так, в Мадридском университете (Испания) и Институте селекции общества Макса Планка (Кельн, ФРГ) для озимой ржи разработан метод прямого переноса генов, позволяющий получать трансгенные растения относительно простым способом *in vivo*, исключая необходимость регенерации растений из клеточных культур.

Было установлено, что в строго определенную фазу развития — за две недели до начала формирования гамет, генеративные клетки ржи способны абсорбировать крупные молекулы, в том числе молекулы ДНК. Инъекция в эту фазу в развивающийся продуктивный побег ДНК, включающей определенный ген, позволяет направленно изме-

нять генотип зародышевых клеток и получать семена, способные давать нормальные растения, в которых чужеродный ген присутствует и проявляется.

К методам прямого переноса чужеродной ДНК в протопласты растений и животных относится электропорация: кратковременные электрические разряды увеличивают проницаемость мембран протопластов, в которые и проникает находящаяся в растворе ДНК. Так были получены трансформанты кукурузы, риса и сахарного тростника.

Разработан метод введения чужеродной ДНК с использованием электрофореза в агаровом геле, показана возможность применения данного метода для трансформации каллусов пшеницы с последующей регенерацией из них трансгенных растений.

Оригинальный способ введения чужеродной ДНК в злаки разработан в Корнельском университете США. С помощью генетического пистолета в клетки растений выстреливают крохотные вольфрамовые шарики, покрытые генетическим материалом. Способ баллистической трансформации применили, например, для введения гена вируса табачной мозаики в клетки лука. Метод высокоскоростной баллистической трансформации в настоящее время широко используется при создании трансгенных растений пшеницы, кукурузы, подсолнечника, плодовых культур.

Часто признаками высокой толерантности обладают организмы, далекие в систематическом отношении от культурных растений и не скрещивающиеся с ними. В таких случаях перенос соответствующих генов может быть осуществлен с помощью методов генной инженерии. В Калифорнийском университете (США) в растениях и микроорганизмах идентифицированы гены, которые защищают их от засухи в условиях резкого недостатка влаги или засоления почвы. Эти гены способствуют накоплению в клетках аминокислоты пролина, служащей осморегулятором у солеустойчивых организмов. Были проведены модельные опыты по выделению такого гена и пересадке его из кишечной палочки в бактерию *Klebsiella*. Антистрессовая активность обнаружена и у ряда других продуктов метаболических реакций (лактат-дегидрогеназа, бетаин), синтез которых контролируется обычно немногочисленными генами, что делает их подходящим объектом для генной инженерии.

На рис. 10.1 показаны два метода создания трансгенных растений.

1. Первый метод. При использовании *Agrobacterium*, вводимая ДНК (представляющая чужеродный ген) включается в бактериальную плазмиду. Бактериями, несущими химерную плазмиду, заражают клетки растений и, таким образом, переносят в них нужную ДНК.



2. Второй метод — так называемая ДНК-пушка — состоит в том, что растительные клетки бомбардируют металлическими частицами, покрытыми ДНК.

В обоих случаях попавшая в клетку ДНК встраивается в ее хромосомы, затем клетка делится и из нее регенерирует целое растение.

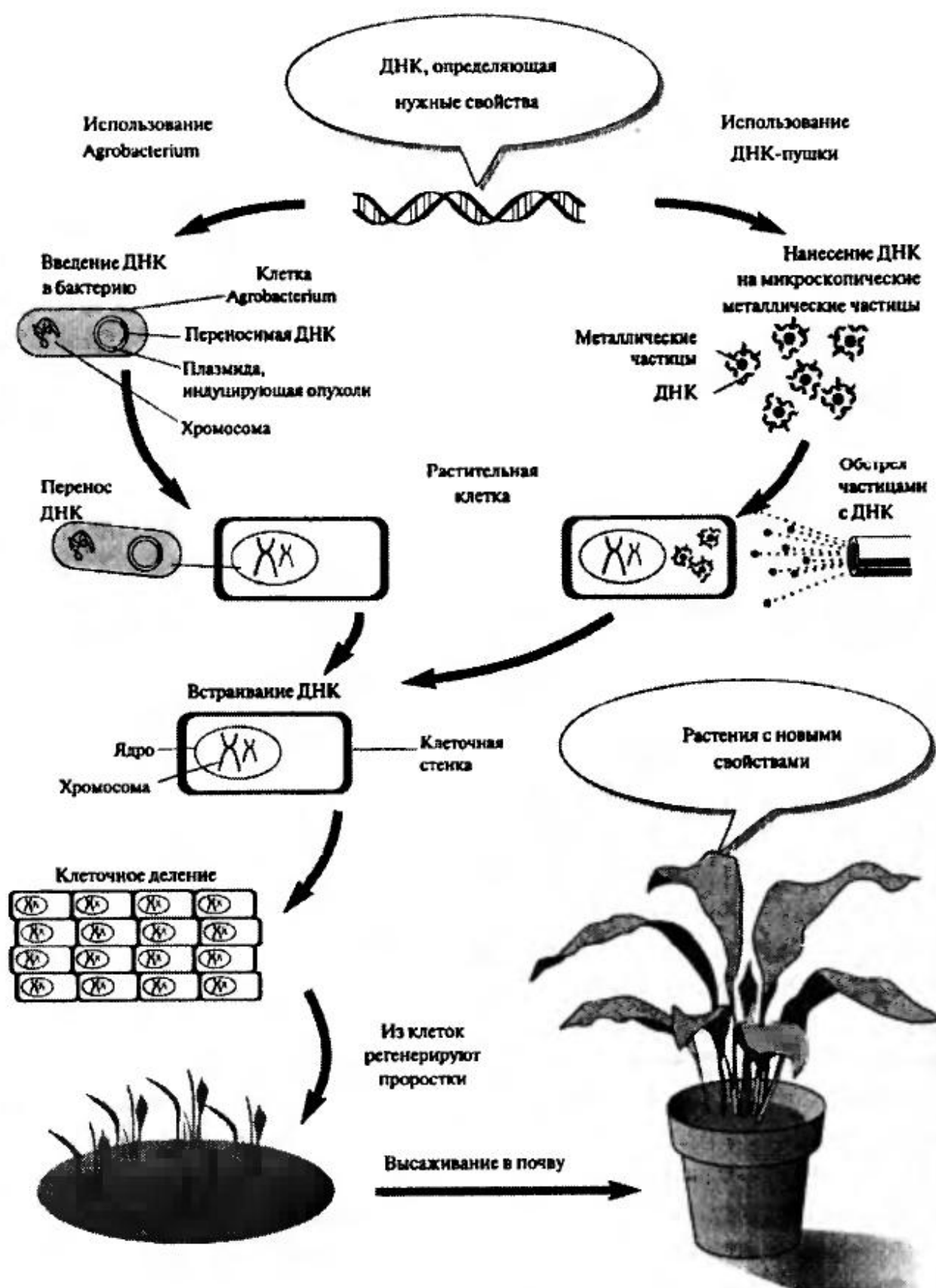


Рис. 10.1. Методы создания трансгенных растений

### 10.3. Генная инженерия и фиксация азота

Одной из важных областей применения методов генной инженерии в растениеводстве является биологическая фиксация азота. Эти исследования проводятся с такими целями:

- повышение продуктивности азотфиксирующих бактерий;
- получение эффективных биологических препаратов для фиксации азота посевами как бобовых, так и небобовых культур;
- создание симбиотических отношений между азотфиксирующими микроорганизмами и небобовыми культурами, в частности злаковыми;
- получение растений, способных самостоятельно, без помощи микроорганизмов, фиксировать азот.

Обнаружены азотфиксирующие микроорганизмы из семейств *Spirillaceae*, *Enterobacteriaceae*, *Bacillaceae* и ряда других, способные сосуществовать с корневой системой злаков (рис, кукуруза, пшеница, сорго), снабжающей их углеводами. Наиболее активно проводятся работы с бактериями *Azospirillum*.

Проведена большая работа по выделению и идентификации функций бактериальных генов, ответственных за фиксацию азота. В университете штата Висконсин (США) идентифицировано у свободноживущей азотфиксирующей бактерии *Klebsiella* 17 генов, обеспечивающих фиксацию азота, которые составляют отдельный блок. Исследователи Гарвардской биологической лаборатории (США) и университета графства Суссекс (Великобритания) выделили эти гены из бактериального генома как единое целое, клонировали и пересадили в кишечную палочку. Но перенос генов фиксации атмосферного азота в геном сельскохозяйственных растений — задача очень трудная.

Биологическая фиксация азота связана преимущественно с симбиотическими микроорганизмами, и это создает целый ряд проблем для интенсивных сельскохозяйственных технологий. Кроме того, биологическая фиксация азота отличается высокой энергоемкостью, низкой скоростью, недостаточной избирательностью в отношении связанного азота и требует строгой анаэробности.

Исследование молекулярных механизмов и условий азотфиксации — одна из важнейших проблем современной биологии, связанная с повышением плодородия почв. Становятся актуальными изучение и перенос азотфиксирующих генов в другие почвенные микроорганизмы, свободноживущие и ассоциированные с сельскохозяйственными растениями.

*Nif-гены*, или *азотфиксирующие гены*, — это набор из 17 генов, организованных в один оперон. Белки, кодируемые этими генами, катализируют фиксацию атмосферного азота ( $N_2$ ), превращая его в аммоний



( $\text{NH}_4^+$ ) и нитрат ( $\text{NO}_3^-$ ). Фермент, кодируемый *Nif*-генами, называют нитрогеназой.

В настоящее время известны четыре главные системы симбиоза или ассоциаций азотфиксирующих микроорганизмов с растениями, имеющие существенное значение для полеводства, луговодства и лесоводства: *Rhizobia* — бобовые, *Azolla* — *Anabaena* — рис, *Actinomyces* — деревья, *Spirillum* — травы.

Первым серьезным шагом в решении проблемы фиксации азота будет перенос генов азотфиксации и их регуляторных элементов от лабораторных штаммов ризобий к штаммам этих бактерий, колонизирующих корневую систему растений в естественных условиях.

*Ризобии* (*Rhizobium*) — род плеоморфных аспорогенных грамм-хемоганотрофных аэробных эубактерий. Растут они на обычных питательных средах при 25 °С, рН 5–8. Обитают в почве как азотфиксирующие симбионты бобовых растений.

Лабораторные штаммы ризобий с более эффективной азотфиксацией уже получены, но они пока не в состоянии колонизировать корневую систему бобовых в естественных условиях, потому что не выдерживают конкуренции менее продуктивных, но более жизнеспособных природных штаммов.

Важным в практическом отношении является создание ассоциаций и симбиозов между азотфиксирующими микроорганизмами и небобовыми растениями, прежде всего злаковыми. Более частная задача — повышение мощности корневой системы люцерны и других бобовых, в том числе с помощью регуляторов роста, для увеличения числа клубеньков, в результате чего почти вдвое может возрасти количество связанного азота.

Из всех известных в настоящее время азотфиксаторов лучше всего изучены ризобии, образующие симбиоз с бобовыми растениями. У симбиотических микроорганизмов типа ризобии бактериальные гены, вовлеченные в процесс азотфиксации, обозначаются индексами *nif* и *fix*. Первый индекс обычно применяют для обозначения генов, непосредственно кодирующих ферменты и факторы нитрогеназного комплекса. Вторым индексом принято обозначать все остальные гены, участвующие в азотфиксации, кроме генов *nif*-области.

Помимо генов *nif* и *fix*, большое значение для биологии азотфиксации имеют гены, определяющие симбиоз между растением и ризобиями и обуславливающие формирование корневых клубеньков. В совокупности все эти гены обозначаются символами *sym* или *nod*. Помимо них, установлено существование группы генов, определяющих видовую специфичность взаимодействия ризобии с данным видом бобовых растений (*hcn*-гены), и генов, повышающих эффективность образования клубеньков (*efn*-гены).

Область *nif* состоит из 17 генов, которые либо входят в состав хромосомы, либо существуют в форме огромной мегаплазмиды, содержащей 200—300 тысяч пар нуклеотидов. Установлены функции отдельных генов *nif*-области. Два регуляторных гена *A* и *L* сгруппированы в одном опероне и кодируют белки, определяющие экспрессию всех других *nif*-оперонов. Основной регуляторный белок — продукт *nifA*-гена — активатор транскрипции всех других генов этой области. Центральным ферментом группы *nif*-генов является нитрогеназный ферментный комплекс, осуществляющий восстановительную фиксацию азота. Одни *nif*-белки хорошо изучены, другие — требуют дополнительного изучения.

С точки зрения технологии рекомбинантной ДНК важно подчеркнуть, что основная часть генов *nif*-области является высококонсервативной, и при трансгенезе в другие виды бактерий продукты этих генов легко «вписываются» в метаболизм хозяина.

Особый интерес вызывают работы по направленному переносу *nif*-функции в высшие растения для того, чтобы обеспечивать связывание азота непосредственно в растительных тканях, независимо от наличия симбиотических организмов. Несколькими авторскими коллективами была предпринята попытка передать группу *nif*-генов *K.pneumoniae* в клетки низших эукариот — дрожжей. В работе Zamir et al. (1984) все 17 *nif*-генов были интегрированы в хромосому дрожжей, а в исследовании Gerbaud et al. (1981) была осуществлена трансформация дрожжевых клеток автономной плазмидой, которая имела встроенную *nif*-область.

Выбор дрожжевых клеток в качестве реципиентов для переноса *nif*-области азотфиксирующей бактерии не случаен и объясняется несколькими фактами:

- во-первых, дрожжи представляют собой простейшие эукариотические микроорганизмы и занимают промежуточное положение между прокариотами и высшими эукариотами;
- во-вторых, дрожжи можно выращивать как в аэробных, так и в анаэробных условиях;
- в-третьих, для дрожжей имеются хорошо разработанные системы клонирования, селекции и экспрессии, необходимые для генно-инженерных экспериментов.

В обоих типах трансформированных клеток дрожжей — и с хромосомной, и с плазмидной локализацией *nif*-области отсутствовала как фиксация азота, так и заметная экспрессия каких бы то ни было трансформированных генов. Неудача этих экспериментов в части, касающейся осуществления азотфиксации в клетках дрожжей, была практически предрешена из-за большой сложности *nif*-функции и участия хромосомных клеточных генов, расположенных вне *nif*-области, в ее регуляции. Работа по экспрессии *nif*-оперонов в клетках эукариот требует введения соответствующих регуляторных элементов транскрипции и трансляции, свойственных клеткам растений или дрожжей.



Более частной генно-инженерной задачей является повышение эффективности существующих систем азотфиксации с помощью известных приемов, основанных на увеличении дозы гена, усилении транскрипции тех генов, продукты которых образуют узкое место в каскадном механизме азотфиксации, путем введения более сильных промоторов и т. п.

Большинство изученных азотфиксаторов принадлежит к числу симбиотических микроорганизмов. Видовая классификация ризобий основывается на их природном хозяине: *R. trifolii* — симбионт клевера, *R. leguminosarum* — симбионт гороха, *R. meliloti* — симбионт люцерны, *R. phaseoli* — симбионт фасоли, *R. japonicum* — симбионт сои. Симбиотические отношения между ризобиями и их естественными бобовыми партнерами определяются сложной системой *sym*- или *nod*-генов, куда входят гены обоих партнеров. Эту систему тоже необходимо изучать.

Исследуются также возможности переноса генов бобовых растений, участвующих в симбиозе с ризобиями, в другие виды сельскохозяйственных растений с тем, чтобы передать им способность к симбиозу с этими азотфиксирующими микроорганизмами.

Главными целями генно-инженерных и селекционных работ, проводимых в области биологической фиксации азота, являются:

- создание штаммов ризобий с усиленной азотфиксацией и колонизирующей способностью;
- селекция растений в расчете на встречное получение культиваров с усиленной способностью к симбиогенезу и обеспечению эффективной фиксации азота симбионтом.

«Культивар» (*cultivar*) — термин, принятый Международным кодексом номенклатуры для культурных растений. Он обозначает категорию растений, именуемую сорт. Термины «культивар» и «сорт растений» эквивалентны.

К решению этих сложных практических задач может вести несколько путей:

- повышение способности ризобий колонизировать растения и увеличение абсолютного числа клубеньков;
- повышение скорости азотфиксации;
- уменьшение энергетических затрат на азотфиксацию.

Применение традиционных методов селекции и скрещивания в сочетании с приемами клеточной инженерии позволило получить ряд культиваров бобовых растений с заметно увеличенной способностью поддерживать азотфиксацию в расчете на одно растение, но при этом азотфиксация в расчете на единицу массы клубенька практически не изменялась. Результаты связаны с увеличением абсолютного количества клубеньков на растении. Для сои, клевера и люцерны этот путь обеспечил увеличение азотфиксации в симбиозе с обычными штаммами ризобий на 25—100 % от исходного уровня.

Если селекция со стороны растения дала вполне удовлетворительные результаты, то селекция со стороны ризобий оказалась менее успешной. Методами генетики и селекции удалось получить лабораторные штаммы ризобий с более высокой колонизирующей способностью фиксировать азот, но эти штаммы трудно применять из-за конкуренции местных штаммов ризобий в полевых условиях.

#### 10.4. Генная инженерия и фотосинтез

Как известно, фотосинтез, осуществляемый растениями, характеризуется в целом весьма низкой эффективностью. Фотосинтетический аппарат использует лишь 3–4 % падающего света. Низкая эффективность фотосинтеза вызвана целым рядом причин — от анатомо-физиологических до биохимических и молекулярно-генетических. Это обстоятельство открывает возможности по улучшению и совершенствованию механизма фотосинтеза, изобретенного природой.

Улучшать эффективность фотосинтеза в растениях можно с помощью как традиционной селекции, так и методов клеточной и генной инженерии.

Традиционный путь увеличения фотосинтетических возможностей культурных растений — это селекция, направляемая на ускорение раннего роста и формирования листьев, улучшение «архитектуры» растений, увеличение площади листовой пластинки и сроков жизнедеятельности этого органа. В то же время между скоростью фотосинтеза в листьях растений и их урожайностью нет прямой зависимости, что говорит о достаточно высоком фотосинтетическом потенциале растений.

Известны две большие группы сельскохозяйственных культиваров, так называемые  $C_3$ - и  $C_4$ -растения, различающиеся по первичным темновым реакциям фотосинтеза. У представителей первой группы растений основным продуктом связывания  $CO_2$  являются трехуглеродные соединения, а у представителей второй группы — четырехуглеродные соединения. В результате эффективность фотосинтеза у растений  $C_4$ -группы, к которой принадлежат кукуруза, сорго, сахарный тростник и многие другие тропические растения, как минимум вдвое больше, чем у растений  $C_3$ -типа, к которым относятся важнейшие злаковые культуры. Наличие столь значительных физиолого-биохимических различий у представителей одного и того же семейства злаковых делает достаточно реальным трансгеноз группы генов, обеспечивающих высокую эффективность фотосинтеза, например, от кукурузы другим злаковым. Это уже задача генной инженерии.

Однако, наряду с возможностями улучшения фиксации  $CO_2$  у  $C_3$ -растений за счет переноса в них соответствующих генов  $C_4$ -типа, есть



и дополнительные традиционные методы, которые дают возможность увеличить продуктивность фотосинтеза. Тому нередко способствует полиплоидизация растений.

### 10.5. Создание методами генной инженерии устойчивых к гербицидам растений

Генетически измененные растения с устойчивостью к различным классам гербицидов в настоящее время являются наиболее успешным биотехнологическим продуктом. Получение гербицидоустойчивых растений является важным, потому что широкое применение гербицидов — это неременная принадлежность новых интенсивных технологий в сельском хозяйстве, а существенным недостатком многих высокоэффективных гербицидов является способность не только воздействовать на сорняки, но также подавлять многие культурные растения. Применение гербицидоустойчивых растений позволит существенно видоизменить тактику борьбы с сорняками, достигнуть заметной экономии на вспашке, обработке почвы и прополке.

Биотехнология позволила генетически изменять устойчивость растений к тем или иным гербицидам либо путем введения генов, кодирующих белки, нечувствительные к данному классу гербицидов, либо за счет введения генов, обеспечивающих ускоренный метаболизм гербицидов в растении.

Исследования, направленные на выяснение механизмов гербицидоустойчивости, позволили установить, что рассматриваемый признак у растений является моногенным, т. е. детерминируется чаще всего одним геном. Это обстоятельство открывает возможность использовать для решения данной проблемы весь арсенал генной инженерии. Проводится также селекция на устойчивость к гербициду клеток растений в условиях культуры *in vitro*. Полученные таким образом устойчивые к гербицидам клетки далее могут быть регенерированы в растения.

С теоретической точки зрения существует четыре принципиально различных механизма, которые могут обеспечивать устойчивость к тем или иным химическим соединениям, включая и гербициды: транспортный; элиминирующий; регуляционный; контактный.

Обычно химическое соединение, проникающее в клетку, попадает в нее путем *активного транспорта* через мембрану. Возможно получение мутаций, приводящих к нарушению системы транспорта данного вещества. Если это вещества, повреждающие или убивающие клетку, то непроницаемые для этих веществ клетки, естественно, станут к ним резистентными, в данном случае гербицидоустойчивыми.

При действии *элиминирующего механизма* резистентности попавшие внутрь клетки вещества могут разрушаться с помощью индуцируемых клеточных факторов, чаще всего деградирующих ферментов, а также

подвергаться тому или иному виду ферментативной модификации. В том и другом случае образуется неактивный безвредный для клетки продукт.

При *регуляционном пути* возникновения устойчивости белок или фермент клетки, инактивирующийся в результате контакта с гербицидом, начинает усиленно синтезироваться в клетке, ликвидируя образовавшийся дефицит нужного метаболита.

При *контактном механизме* ингибирующее или летальное действие гербицида реализуется путем его прямого взаимодействия с каким-то клеточным ферментом или белком. Но путем мутации можно изменить структуру мишени таким образом, что она перестанет взаимодействовать с этой вредной молекулой.

Исследователями обнаружено большое количество ферментов, разрушающих те или иные гербициды. Некоторые из этих ферментов получены в очищенном виде, а для ряда из них клонированы индивидуальные гены. Введение таких генов в растения, чувствительные к гербицидам, может обеспечить возникновение устойчивости при адекватной экспрессии гена и отсутствии цитотоксического действия его продукта в растительной клетке. Гены, кодирующие те или иные ферменты деструкции и модификации гербицидов, могут быть с успехом использованы для создания гербицидоустойчивых растений методами генной инженерии.

Особенно интересными являются эксперименты по направленному конструированию растений, устойчивых к гербициду глифосату. Они имеют огромное теоретическое значение, но результаты их практического использования будут определяться селекционной работой, нацеленной на получение высокоурожайных сортов, таких, у которых гербицидорезистентность не оплачивается снижением урожайности.

#### **10.6. Улучшение аминокислотного состава белков злаковых культур методами генной инженерии**

Важная область применения генной инженерии в растениеводстве — это улучшение качества зерна злаковых культур, прежде всего изменение аминокислотного состава запасных белков. Как известно, в запасном белке большей части злаковых имеется дефицит лизина и, в меньшей степени, треонина, что заметно снижает их пищевую и кормовую ценность. Введение в эти белки дополнительных количеств дефицитных аминокислот могло бы ликвидировать аминокислотный дисбаланс. Поскольку большая часть генов запасных белков важнейших злаковых культур клонирована и в значительной мере секвенирована, то наиболее перспективно применение сайт-специфического мутагенеза, а также инженерии белков.



Основная сложность проблемы состоит в том, что изменение аминокислотного состава белка может повлечь за собой изменение его физико-химических свойств, ухудшение качества и снижение урожайности. В ряде случаев методами традиционной селекции удавалось существенно повысить содержание в запасных белках злаковых лизина, но при этом ухудшалась урожайность.

Наибольшее значение для сельского хозяйства в целом имеет улучшение пищевых и фуражных свойств зерна путем *повышения содержания лизина и треонина*.

Преодоление дефицита незаменимых аминокислот в корме свиней и птицы обеспечивается в значительной мере добавлением продуктов микробиологического синтеза белка, полученных на основе технологии рекомбинантной ДНК. Для этой цели сконструированы рекомбинантные микроорганизмы, синтезирующие большое количество лизина, треонина и других аминокислот в свободном виде. Такие добавки приводят к значительному экономическому эффекту.

Некоторые рекомбинантные микроорганизмы при условии создания определенных генно-инженерных конструкций могут накапливать до 20–25 % тотального клеточного белка (так называемая суперпродукция). С учетом этого обстоятельства были синтезированы гены, построенные из одного или двух повторяющихся типов кодонов незаменимых аминокислот, и осуществлена их экспрессия в микробных клетках в условиях суперпродукции.

Однако стоимость кормовых добавок достаточно высока, к тому же требуется создание целой отрасли микробиологической промышленности. Поэтому весьма перспективным выглядит решение этой проблемы путем устранения белкового дефицита непосредственно в растении благодаря изменению аминокислотного состава запасных белков.

Проблема аминокислотного дисбаланса связана со специфическими структурно-функциональными особенностями запасных белков злаковых, откладывающихся в зерне, поскольку другие белки этих растений сбалансированы по аминокислотному составу и содержат нормальные количества лизина и треонина.

Как известно, у злаковых, в частности у пшеницы и ячменя, основными запасными белками являются спирторастворимые проламины (гордеины у ячменя), содержащие не более 0,9 % лизина (в других белковых фракциях злаковых — альбуминах, глобулинах, глутелинах — содержится 5% лизина). Для получения сбалансированного по лизину белка злаковых в их проламины следует ввести 15–20 лизиновых остатков на полипептидную цепочку или же заменить часть проламинов на богатый лизином белок.

С помощью традиционных генетико-селекционных методов удалось получить линии и сорта злаковых растений с повышенным содержанием лизина. Во всех случаях часть проламинов в зерне заменялась другими белками, содержащими много лизина. Но ни одна из этих линий не

стала хозяйственно ценным сортом, поскольку происходили уменьшение размеров зерна и снижение урожайности.

Существует несколько подходов к улучшению аминокислотного состава растительных белков, разработанных главным образом для злаковых:

1. Найти такой белок, который отличался бы высоким содержанием лизина и треонина, а также обладал бы способностью полноценно заменять определенную часть проламинов при формировании зерна.
2. Улучшать аминокислотный состав только за счет модификации полипептидной цепи самих проламинов с таким расчетом, чтобы увеличить процентное содержание лизина, не изменяя при этом общего количества.
3. Увеличить содержание свободного лизина в зерне.
4. Осуществить химический синтез генов, которые программируют неприродные полипептиды, построенные в основном из незаменимых аминокислот.

Имеется возможность получения биологически эквивалентных форм того или иного белка в трансгенных растениях. Показано, что растения могут производить белки животного происхождения, которые синтезируются в клетках животных.

#### **10.7. Генная инженерия и повышение устойчивости растений к ранним заморозкам**

Устойчивость растений к заморозкам является частью общей проблемы морозостойкости. Это сложный комплексный признак, зависящий от физиологических и биохимических особенностей растения и влияния окружающей среды. Устойчивые растения определяются как слабо повреждаемые, а чувствительные — как сильно повреждаемые, хотя внутренние молекулярные механизмы этих различий остаются неизвестными.

Термин «заморозки» подчеркивает, что речь идет об относительно кратковременных воздействиях небольших минусовых температур — до  $-8^{\circ}\text{C}$ .

Существенным фактором повреждения многих растений ранними заморозками является эпифитная и сапрофитная микрофлора. Механизм этого явления связан с белком, который способен синтезировать микроорганизмы. Этот белок локализуется во внешней мембране бактерий и является центром кристаллизации льда уже при температуре  $-5^{\circ}\text{C}$ . Его так и называют — белок формирования кристаллов льда (БФКЛ). Он вызывает формирование кристаллов льда в различных частях растений — листьях, стеблях, корнях и является одним из главных факторов, ответственных за повреждение тканей чувствительных растений при ранних заморозках.



В основе генно-инженерного подхода к борьбе с повреждающим действием ранних заморозков лежит тот факт, что некоторые БФКЛ-мутанты, как природные, так и экспериментально полученные, теряют способность повреждать сельскохозяйственные растения (например, цитрусовые, томаты, картофель) при низких температурах.

Такие мутантные бактерии, потерявшие способность синтезировать БФКЛ, могут формировать обычную сапрофитную микрофлору растений, которая, однако, не повышает температуру формирования кристаллов льда. В результате растения с такой мутантной микрофлорой, не синтезирующей БФКЛ, являются устойчивыми к заморозкам в условиях, когда растения с естественной микрофлорой повреждаются при понижении температуры.

Возникла идея получить стабильные БФКЛ-мутанты бактерий, неспособные к реверсии к дикому типу, и вытеснить с их помощью природную микрофлору, синтезирующую БФКЛ.

Наиболее простой путь для достижения этой цели — идентификация гена, кодирующего БФКЛ, его клонирование и локализация местоположения в бактериальной хромосоме. Именно такой подход был реализован одновременно несколькими авторскими коллективами. Гены были клонированы, для них была определена полная нуклеотидная последовательность. Экспрессия этих генов в рекомбинантных клетках *E. coli* придавала им способность функционировать в качестве центра кристаллизации льда, причем повышение температуры замерзания воды было пропорционально количеству синтезированного клетками БФКЛ.

Полевые эксперименты, проводившиеся со многими природными штаммами бактерий, неспособными служить центрами кристаллизации льда, показали, что они могут успешно конкурировать со штаммами, синтезирующими БФКЛ, понижая их концентрацию в 10—1000 раз на зерновых, картофеле, цитрусовых, ягодных кустарниках, деревьях.

Недостатком многих природных штаммов, не синтезирующих БФКЛ, является легкая возможность реверсии к дикому БФКЛ+ типу или неполное выключение синтеза этого белка. Поэтому особые надежды возлагаются на рекомбинантные клетки, из которых ген этого белка полностью удален.

## 10.8. Генная инженерия и защита растений от фитопатогенов

Поскольку велики потери урожая от различных заболеваний сельскохозяйственных растений, вызываемых патогенами микробной, грибной, вирусной и иной природы, то одна из самых актуальных задач сельскохозяйственной биотехнологии и важная перспектива применения методов генной инженерии — это создание устойчивых к заболеванию сортов растений.

Устойчивость растений к тем или иным патогенам чаще всего является сложным мультигенным признаком, а составляющие его гены образуют сложную координированную генную структуру, так называемую

пирамиду генов. Например, у ячменя *Hordeum vulgare* насчитывается до 17 аллелей, определяющих резистентность к *Erysiphe graminis*, сосредоточенных в семи локусах. Правда, лишь часть этих генов определяет главные ключевые функции, ответственные за резистентность к тому или иному патогену. Продукты остальных генов могут выполнять второстепенные функции, оказывая лишь модифицирующее действие на степень резистентности. Как правило, полная устойчивость растения возникает лишь при передаче всего спектра аллелей.

Для классических методов селекции одновременная передача нескольких локусов крайне затруднена, а в результате однократного скрещивания удастся в типичном случае передать гибриду не более двух локусов. Эта задача требует применения методов генной инженерии, которые помогут добиться выделения и последовательного трансгеноза всего спектра аллелей.

Генная инженерия при решении проблемы резистентности имеет ряд преимуществ по сравнению с обычными генетико-селекционными методами:

1. Одним из главных недостатков обычной селекции сортов на устойчивость к тому или иному патогену является неизбежное введение сцепленных с данным локусом резистентности тех генов, которые снижают хозяйственную ценность полученного устойчивого сорта. Удаление таких балластных генов по классической генетико-селекционной схеме требует постоянных обратных скрещиваний с исходным сортом, в результате чего сроки селекции, например для зерновых, растягиваются до 10—14 генераций. Но при наличии подходящего вектора и предварительно клонированного фрагмента ДНК, несущего данный локус резистентности, можно ограничиться передачей участка ДНК минимального размера и это практически решает проблему нежелательных генов. Однако такое положение распространяется лишь на достаточно простые ситуации, когда резистентность детерминирована одним определенным геном или группой генов, образующих блок в одном участке хромосомы.

2. Возможность получения клонированных фрагментов ДНК с локусами резистентности позволяет вводить их практически в неограниченное количество растений, что во много раз ускоряет процедуру селекции за счет сокращения числа необходимых скрещиваний.

3. Самое большое преимущество технологии рекомбинантной ДНК состоит в том, что она обходит ограничения нескрещиваемости разных видов при гибридизации. Это обстоятельство особенно важно в селекции на резистентность к патогенам, т. к. ученые часто сталкиваются с тем, что соответствующие гены резистентности имеются лишь у представителей нескрещиваемых диких видов.

Оценивая спектр применения методов генной и клеточной инженерии для селекции и улучшения сельскохозяйственных растений, необхо-



димо иметь в виду, что ряд распространенных сортов представляет собой линии растений с мужской стерильностью, которые нельзя использовать при скрещивании. Так, многие распространенные сорта томатов представляют собой аутотетраплоиды с мужской стерильностью, дальнейшее улучшение которых принципиально возможно лишь с использованием технологии рекомбинантной ДНК и вегетативной гибридизации.

В целом ряде случаев растение в принципе обладает системой резистентности к тому или иному патогену, но защитный потенциал их относительно легко преодолевается патогеном благодаря слабой экспрессии генов, определяющих устойчивость. Генная инженерия располагает возможностями усиления экспрессии таких генов.

Генно-инженерный подход играет также важную роль в практическом использовании индуцированной резистентности растений к фитовирусам.

### **10.9. Генная инженерия и создание растений, устойчивых к насекомым**

Борьба с насекомыми-вредителями является очень важной с практической точки зрения. Особое место в этой борьбе играют пестициды. В целом применение химических пестицидов, принесших несомненную пользу сельскому хозяйству, сталкивается с немалыми трудностями и обладает рядом недостатков. Среди них можно выделить следующие:

1. Пестициды широкого спектра действия наряду с вредными уничтожают и полезных насекомых, что влечет за собой серьезные экологические последствия.
2. Среди насекомых-вредителей сравнительно быстро возникают и распространяются в популяции резистентные к данным пестицидам формы.
3. Для многих насекомых-вредителей просто не найдены эффективные средства химической борьбы. В настоящее время известно около 430 видов насекомых, устойчивых к используемым инсектицидам.
4. Инсектициды имеют высокую стоимость, которая заметно возрастает из-за необходимости применения препаратов в повышенных концентрациях.

Биологические средства борьбы, обеспечивающие строгую избирательность действия и отсутствие адаптации вредителей к применяемому биопестициду, хороши лишь в той мере, в какой они могут сочетаться с новыми интенсивными биотехнологиями. Поэтому в настоящее время особое значение придается микробиологическим пестицидам, или биопестицидам, создаваемым с помощью методов генной инженерии.

*Микробные пестициды* — микроорганизмы, способные убивать определенные группы насекомых-вредителей, в ограниченных масштабах применяются в сельскохозяйственной практике относительно давно.

К числу таких энтомопатогенных препаратов относятся некоторые вирусы насекомых, а также бактерии и грибы, продуцирующие токсины, летальные для насекомых. Новшеством является применение к этим объектам методов генной инженерии, которые позволяют:

- улучшить синтез факторов, ответственных за энтомопатогенный эффект;
- осуществить перенос этих факторов в другие объекты, где их действие будет более эффективным.

Наметились две тактики, одна из которых связана с переносом энтомопатогенных генов в сапрофитную или ассоциированную с растениями микрофлору, а вторая ориентируется на включение таких генов непосредственно в растения.

Препараты природных вирусов насекомых в форме вирусных пестицидов, в отличие от их химических аналогов, обладают узким спектром действия, не убивают полезных насекомых, для них не описан феномен адаптации, наконец, они быстро разрушаются во внешней среде и не угрожают растениям и позвоночным. Наряду с вирусами насекомых в качестве биопестицидов могут использоваться также и энтомопатогенные грибы.

### **Вопросы для повторения**

1. Что изучает биотехнология? Дайте определение генной инженерии. В чем сущность методов генной инженерии?
2. Какова роль сельскохозяйственной биотехнологии?
3. Что обеспечивают векторные системы?
4. Каковы главные цели генно-инженерных и селекционных работ, проводимых в области биологической фиксации азота?
5. Каковы главные цели генно-инженерных и селекционных работ, проводимых в области фотосинтеза?
6. Как с помощью генной инженерии создают сорта растений, устойчивые к гербицидам?
7. Как можно улучшать аминокислотный состав белков злаковых культур методами генной инженерии?
8. Как можно повышать устойчивость растений к ранним заморозкам с помощью генной инженерии?
9. Как можно защищать растения от фитопатогенов с помощью методов генной инженерии?
10. Что вы знаете о создании растений, устойчивых к насекомым с помощью генной инженерии?



# Глава 11

## ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ В ЖИВОТНОВОДСТВЕ И ВЕТЕРИНАРИИ

### 11.1. Использование гормона роста

Самое значительное достижение генной инженерии в животноводстве, нашедшее практическое применение, — это *открытие гормона роста, называемого также соматотропным гормоном, или соматотропином.*

В 40-е гг. XX в. было установлено стимулирующее действие экстракта гипофиза крупного рогатого скота на лактацию у коров и доказано, что введение им такого экстракта вызывает существенное увеличение надоев. Тогда же определили, что действующим началом экстракта является гипофизарный гормон роста, и попытались повысить эффективность молочного производства с помощью гормональных препаратов животного происхождения, но в связи с высокой стоимостью препаратов применить эту технологию не удалось.

Однако к концу 70-х гг. XX в. с началом эры генной инженерии ситуация изменилась. Были синтезированы гормоны роста, и оказалось, что введение молочным коровам препаратов гормонов роста микробного происхождения оказывает такое же стимулирующее действие на лактацию, как и гомологичный гормон роста, выделенный из гипофиза. При инъекции гормона роста молодняку различных сельскохозяйственных животных усиливался их рост, повышались суточные приросты и качество мяса. Было установлено, что гормон роста играет важную роль в развитии мышц и скелета, увеличении синтеза белка в этих тканях.

Гормон роста (соматотропин) представляет собой сложный полифункциональный белок, который принимает активное участие в следующих процессах:

- стимуляция роста (*соматогенная активность*);
- стимуляция деятельности молочных желез (*лактогенная или пролактоподобная активность*);
- воздействие на обмен углеводов (*инсулиноподобная и антиинсулиноподобная активность*);
- воздействие на обмен липидов (*диабетогенная активность*).

В ряде случаев гормон роста взаимодействует с другими гормонами (соматомедин, инсулин, тиреотропин и др.) и различными рецепторами. Предполагают, что их совместное использование может существенно повысить желаемые физиологические и функциональные эффекты.

Физиологически активный зрелый соматотропин различных объектов — это немодифицированная полипептидная цепь с молекулярным весом 22 кД, состоящая из 190–195 аминокислот. Она синтезируется

в гипофизе в форме предшественника, который при секреции из железы продуцента подвергается процессингу. Секреция соматотропина у животных регулируется, с одной стороны, с помощью соответствующего рилизинг-фактора, усиливающего синтез и поступление гормона роста в кровь, а с другой стороны, с помощью соматостатина, который ингибирует этот процесс. Оба эти белка также представляют собой гормоны.

Гормоны роста разного происхождения весьма сходны по первичной структуре, но имеются и определенные видоспецифические различия. Благодаря этой вариабельности гормон роста человека нельзя заменить другими препаратами ввиду их недостаточной активности в чужеродном организме. В то же время соматотропин человека может оказывать нормальное физиологическое воздействие на ростовые процессы в организме животных.

Поскольку внутривидовые различия гормонов роста влияют на их гормональную активность и иммуногенность в организме животных, для биотехнологических целей принято использовать препараты гомологичного гормона роста. Это значит, что коровам вводят гормон роста крупного рогатого скота, а свиньям — свиной и т. п.

Схема клонирования гена соматотропина, впервые опробованная на гормоне роста человека, была воспроизведена с небольшими вариациями при выделении аналогичных генов из генома сельскохозяйственных животных. Существующие методы позволяют получать гормон роста и в форме зрелого соматотропина, и в виде прегормона-предшественника.

Структурным отличием гормона роста бактериального происхождения от аутентичного соматотропина служит присутствие остатка метионина на *N*-конце полипептидной цепи, полученной в условиях микробиологического синтеза.

Известно, что синтез всякой полипептидной цепи и в клетках бактерий, и в клетках эукариот начинается с метионина (или формилметионина), но в результате процессинга белка можно удалить его *N*-концевую часть, что приведет к потере терминального метионина. Именно такое явление происходит при формировании зрелого гормона роста путем элиминации его сигнальной последовательности в клетках животных, тогда как гормон роста бактериального происхождения сразу синтезируется в форме зрелого белка, где метионин находится в *N*-концевом положении. Тем не менее, гормональная активность гормона роста микробного и природного происхождения идентична.

Получены ДНК-копии гена гормона роста у многих сельскохозяйственных животных (крупного рогатого скота, овец, свиней, цыплят) и осуществлены их клонирование и экспрессия в клетках *E. coli* и других микроорганизмов. Исследования показали, что соматотропин крупного рогатого скота бактериального происхождения стимулирует лактацию у молочных коров так же, как и природный гормон, выделен-



ный из гипофиза, а качество молока у коров, длительное время получавших гормон роста, не отличается от контрольных образцов. Интенсивное введение гормона роста животным не сопровождается аккумуляцией препарата в продуктах питания.

В настоящее время гормон роста инъецируют сельскохозяйственным животным для повышения эффективности как молочного, так и мясного животноводства.

## 11.2. Трансгенные животные

Первоначально трансгенными называли только тех животных, которые были получены путем микроинъекции чужеродной ДНК в зиготу и несли чужеродный ген в составе своего генома. Но затем *трансгенными* стали называть всех животных, полученных в результате генно-инженерных воздействий, в том числе и созданных при помощи эмбриональных стволовых клеток, и животных с выключенными генами, так называемых нокауты. Иногда к трансгенным животным относят и тех животных, которые были подвергнуты соматической трансфекции, т. е. которым чужеродный ген был введен непосредственно в определенный орган или ткань взрослого организма.

Фактически *трансгенные животные* — это индивидуумы, в геном которых искусственно введена дополнительная генетическая информация в виде трансгена. *Трансген* — это искусственно введенный и интегрировавшийся в ДНК животных чужеродный ген, а *трансгеноз* — это процесс переноса и интеграции чужеродной генетической информации в геном животных.

С практической точки зрения особо важное место занимают работы по получению трансгенных млекопитающих. Это направление биотехнологии возникло, с одной стороны, на основе бурного развития экспериментальной эмбриологии, а с другой — на основе достижений молекулярной генетики. Еще в 60-е гг. XX в. были разработаны методы получения ранних эмбрионов мыши, их культивирования *in vitro* на синтетических средах, методы пересадки этих эмбрионов самкам-реципиентам. Позднее они были адаптированы для многих видов крупных сельскохозяйственных животных. В то же время достижения генной инженерии позволили создавать генные конструкции, состоящие из рекомбинантной ДНК определенного гена и различных управляющих последовательностей, регулирующих его работу.

Существуют две основные схемы получения трансгенных животных.

Первая схема предполагает *микроинъекцию чужеродной ДНК в оплодотворенную яйцеклетку — зиготу*. Разработанная первоначально для получения трансгенных мышей, она стала применяться позднее и для получения крупных животных — продуцентов лекарственных белков для человека: кроликов, коз, овец, коров.

Первый этап работы — создание генетической конструкции с заданными свойствами. Если, например, стоит задача создания трансгенного животного, у которого чужой ген экспрессируется в клетках эпителия молочной железы и его продукт выделяется в молоко, то создается конструкция, содержащая рекомбинантную ДНК трансгена и промотор гена необходимого белка, входящего в состав молока. В идеальном случае эта конструкция должна работать только в клетках молочной железы и только во время лактации, не оказывая побочного воздействия на организм трансгенного животного. Генная конструкция в составе бактериального вектора клонируется на культуре бактерий *Escherichia coli*, выделяется и переводится в линейную форму, которая лучше встраивается в геном эмбриона, чем кольцевая ДНК.

Второй этап работы заключается в том, что генетическую конструкцию инъецируют в одноклеточный эмбрион — зиготу. Потом эмбрионы пересаживают самке-реципиенту, и многие из них нормально имплантируются и развиваются до момента рождения. Но далеко не все животные, родившиеся из инъецированных зигот, несут чужеродный ген, а те из них, которые все-таки являются трансгенными, обычно оказываются мозаичными по введенному гену, т. е. несут его не во всех тканях организма. Так что для получения трансгенных животных большое значение имеет молекулярно-генетический анализ родившегося потомства.

Третий этап работы заключается в молекулярно-генетическом анализе родившегося потомства. На этом этапе необходимо получить ответы на три вопроса:

- встроился ли трансген в геном;
- несут ли трансген половые клетки;
- экспрессируется ли чужеродный ген.

Лучше всего, если получен трансгенный самец, половые клетки которого содержат чужеродный ген, в этом случае трансген будет передан его потомству. Этого самца можно скрестить со многими самками, в том числе и при помощи искусственного оплодотворения, и быстро получить многочисленное потомство. Такие животные будут нести трансген во всех клетках организма, но только в одной из двух гомологичных хромосом, т. е. они будут гетерозиготны по введенному гену. Для основания трансгенной линии надо получить поколение  $F_2$ , скрещивая животных первого поколения между собой.

Четвертый этап работы — анализ гомозигот из поколения  $F_2$  на активность трансгена. На этом этапе определяют, экспрессируется ли трансген и является ли эта экспрессия специфической, т. е., идет ли она в тех органах и тканях, где ее и предполагалось получить. Надо выяснить также, выделяется ли трансгенный белок в молоко. Если в результате экспериментов получены животные, отвечающие всем поставленным требованиям, то можно считать, что работа по созданию линии трансгенных



животных завершена. Теперь их можно размножать, скрещивая между собой, потому что все их потомки наследуют чужеродный ген.

Вторая схема получения трансгенных животных — это *схема с использованием эмбриональных стволовых клеток (ЭСК)*.

В отличие от метода микроинъекций в зиготу, при этом методе еще на этапе работы с культурой эмбриональных стволовых клеток можно проанализировать как встраивание трансгена в геном клетки, так и количество встроившихся копий, а иногда и проверить экспрессию введенного трансгена, что дает возможность выбрать линию ЭСК с наилучшими свойствами. Часть этих клеток можно заморозить в жидком азоте и хранить многие годы для последующего использования.

Впервые линия эмбриональных стволовых клеток была получена из бластоцист мыши Эвансом, Кауфманом и Мартином в 1981 г. Эти клетки являются полипотентными и в культуре они могут дифференцироваться в клетки всех трех зародышевых листков. У эмбриональных стволовых клеток не было обнаружено никаких хромосомных aberrаций — они сохраняли нормальный генотип соматических клеток. В 1984 г. было показано, что эмбриональные стволовые клетки, введенные в полость бластоцисты, дают начало любым органам и тканям химерных мышей, включая и линию половых клеток, и наследуются потомками химерного животного.

На рис. 11.1 показаны этапы получения трансгенных мышей при помощи эмбриональных стволовых клеток.

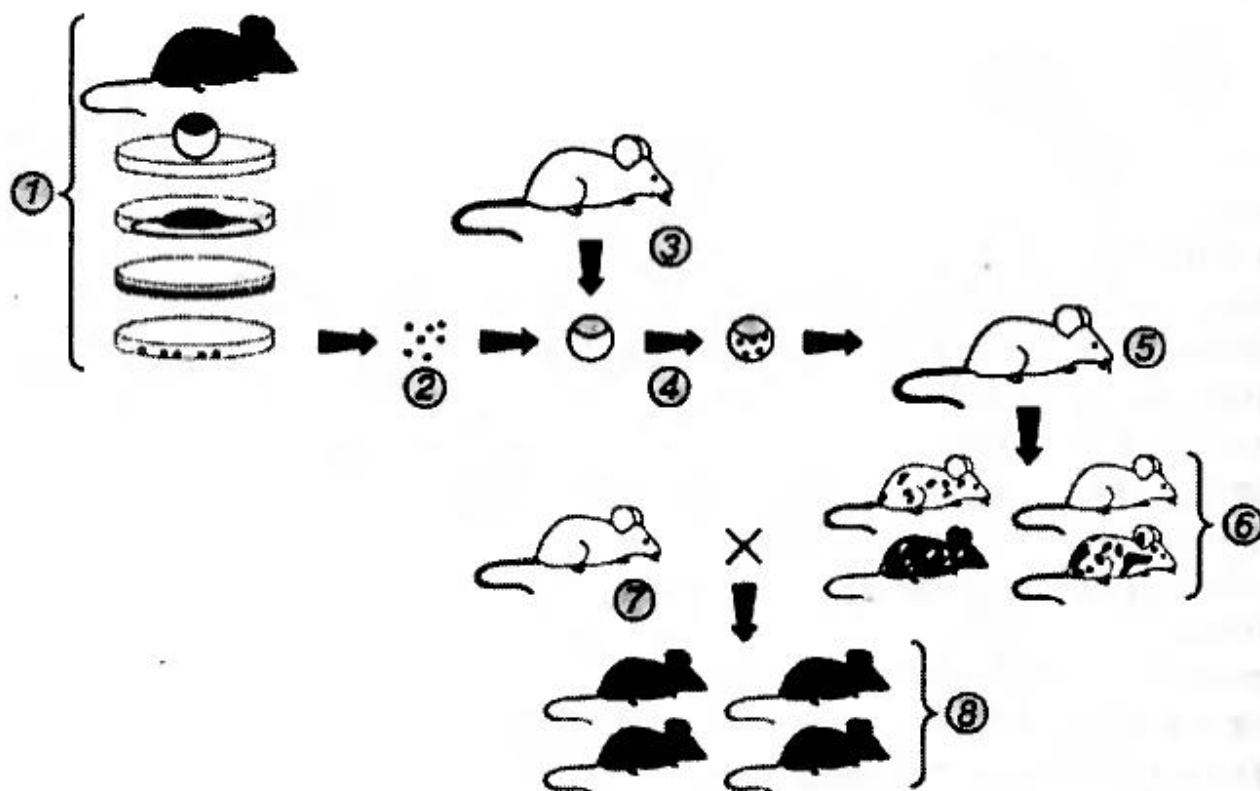


Рис.11.1. Этапы получения трансгенных мышей

1. Получение культуры эмбриональных стволовых клеток. Бластоцисты культивируются, оседают на дно чашки Петри и распластываются. Клетки несколько раз перевиваются, и некоторые из них дают начало линиям эмбриональных стволовых клеток.

2. Введение в эмбриональные стволовые клетки генетической конструкции. Далее проводится молекулярно-генетический анализ колоний, происходящих из трансгенных клеток.

3. Получение бластоцист для микроинъекции: их получают от животных другой линии, отличающейся по окраске шерсти.

4. Конструирование химерных эмбрионов: трансгенные эмбриональные стволовые клетки вводятся в полость бластоцисты.

5. Трансплантация химерных эмбрионов суррогатной матери.

6. Анализ родившихся животных. Часть родившихся животных является химерами, т. е. в состав их организма входят как клетки, происходящие из бластоцисты (на рис. обозначены белым цветом), так и клетки-потомки трансгенных эмбриональных стволовых клеток (на рис. они черные). Некоторые мыши вообще не содержат трансгенных клеток (на рис. 11.1 — полностью белое животное). Для скрещивания отбираются те мыши, у которых процент трансгенных клеток выше (на рис. — почти полностью черные животные). Лучше, когда выбранное животное является самцом — от него быстро можно получить большое количество потомков.

7. Скрещивание химерных самцов с самками альбиносной линии и анализ их потомства. Так выявляются химерные животные, продуцирующие трансгенные гаметы.

8. Скрещивание мышей первого поколения, для получения гомозиготных по введенному гену потомков.

Среди всех процедур этого метода одна из самых трудоемких — это поддержание линии эмбриональных стволовых клеток в недифференцированном состоянии, пригодном для создания химерных животных.

Такую технологию чаще всего используют для получения трансгенных мышей, так как до недавнего времени существовали только линии ЭСК мыши. Однако за последние несколько лет такие клеточные линии были получены из бластоцист многих других млекопитающих: золотистого хомячка (1988 г.), свиньи (1990 г.), овцы (1990 г.), коровы (1992 г.), кролика (1993 г.), норки (1992 г.).

Для всех видов сельскохозяйственных животных разработаны методики длительного хранения эмбрионов на стадии бластоцисты в жидком азоте и методы нехирургической трансплантации их суррогатным матерям.

Эмбриональные стволовые клетки открыли новые возможности для создания животных как с дополнительно введенными генами, так и с выключенными генами. Выключение у животного определенного гена называют *генным нокаутом*, или *генным таргетингом*. При методике,



лежащей в основе генного таргетинга, нормальный ген в эмбриональных стволовых клетках заменяется на «сломанную» копию, содержащую вставку — последовательность, кодирующую белок неомицинтрансферазу. В результате такой транслокации в клетке происходят два события:

- во-первых, из-за вставки сдвигается рамка считывания и белок, который кодирует этим геном, не синтезируется;
- во-вторых, экспрессия вставочного гена неомицинтрансферазы делает клетку устойчивой к воздействию неомидина.

При проведении нокаута в культуре ЭСК процент клеток с транслокацией очень низок, но только они выживают в селективной среде, содержащей антибиотик неомидин.

### **11.3. Трансгенные животные, несущие чужеродный ген гормона роста**

Такие животные отчасти уже история трансгеноза млекопитающих. После получения гигантской трансгенной мыши делались попытки в такой же мере увеличить размеры и более крупных млекопитающих, но эти работы оказались неудачными. Животные с повышенным уровнем продукции гормона роста не увеличились в размерах, но у них наблюдались разнообразные нарушения в росте и строении костей скелета, например акромегалия. По-видимому, запас возможного увеличения размера у сельскохозяйственных животных уже был исчерпан предшествующей многовековой селекцией, которая велась именно на увеличение роста и веса животного. Однако эти работы сыграли свою роль для изучения функционирования чужеродного гена в организме трансгенного животного и нашли применение в создании быстрорастущих трансгенных рыб.

### **11.4. Трансгенные животные — биореакторы**

*Биореакторами* называют организмы — продуценты лекарственных белков. Биореакторами могут быть любые живые организмы — бактерии, грибы, растения, животные и даже клеточные культуры. У каждого организма-биореактора есть свои достоинства и недостатки. Бактерии, например, легко модифицируются методами генной инженерии, быстро размножаются и их удобно использовать в промышленных биотехнологических установках. С помощью бактерий производят инсулин человека — наиболее качественный из получаемых промышленным способом инсулинов. Однако для нормального функционирования белков человека очень важны те изменения, которые происходят на посттрансляционном уровне: гликозилирование, ацетилирование, фосфорилирование, карбоксилирование и некоторые другие преобразования. Большая часть биохимических механизмов, обеспечивающих

эти процессы, отсутствует у прокариот, и белки, синтезируемые ими с матриц генов человека, не полностью идентичны белкам из клеток человеческого организма.

Другая сложность связана с выделением и очисткой лекарственного белка. Дело в том, что бактериальные клетки идут в переработку целиком, и поэтому трудно избавиться от всех посторонних примесей в конечном продукте. Трансгенные дрожжевые культуры и культуры клеток человека не имеют этих недостатков, но продуктивность таких систем в настоящее время ниже, чем та, которая уже получена у экспериментальных трансгенных животных.

Источником многих необходимых фармакологии лекарственных белков (фибриногена, антитромбинов, альбумина, иммуноглобулинов и других белков) по-прежнему является донорская кровь. Перед учеными встала задача получения трансгенных животных — продуцентов таких белков человека. Стратегия этих работ такова: необходимо получить трансгенное животное, у которого чужой ген экспрессируется в клетках молочной железы, и продукт работы этого гена выделяется в молоко.

Трансгенные животные позволят решить еще одну проблему — очистки лекарственных белков. Даже если после очистки в препарате останутся примеси, это будут нетоксичные для человека белки молока.

Сегодня большая часть животных, выделяющих трансгенные продукты в молоко, — это мыши. Мыши с их коротким сроком беременности и роста — удобный объект для анализа экспрессии введенной генной конструкции, на них отработывают те методики, которые потом используют для получения крупных трансгенных животных: кроликов, овец и коз. К сожалению, получение трансгенной коровы — длительный процесс. От момента микроинъекции генной конструкции в зиготу коровы до получения первого трансгенного молока должно пройти более шести лет.

### **11.5. Создание трансгенных животных — генетических моделей наследственных заболеваний человека**

Многие болезни наследуются, а причиной заболевания может являться целый комплекс нарушений генома: наличие аллелей, определяющих склонность к заболеванию, гиперфункция каких-либо генов из-за дополнительных копий этого гена или нарушений в его регуляции. К ним относятся большинство заболеваний сердечно-сосудистой системы, многие эндокринные заболевания. Для установления причины заболевания стали проводить эксперименты с трансгенными моделями наследственных заболеваний человека. Такими моделями могут быть мыши. После того, как обнаружен ген, предположительно ответственный за данное заболевание, могут быть созданы два типа модель-



ных животных: мыши с функционирующим трансгеном; мыши с потерей функции данного гена.

Первый вариант представлен классическими трансгенными мышами, в геном которых введен ген человека, ответственный за конкретное заболевание. Если предрасположенность к болезни зависит от наличия в геноме одного из аллелей, то для проверки этой гипотезы создаются линии трансгенных мышей, несущих разные аллели данного гена. На этих моделях можно исследовать влияние количества копий гена и уровня его экспрессии на проявление заболевания, а также разрабатывать новые методы лечения.

Второй вариант представлен мышами, у которых выключен ген, аналогичный тому, который вызывает данное заболевание у человека. На этой модели исследуют конкретные функции генов, что особенно важно для анализа причин мультигенных заболеваний.

### **11.6. Получение трансгенных животных с ускоренным ростом**

Одним из основных направлений генной инженерии является направленное изменение наследственности сельскохозяйственных животных. В частности, речь идет о возможности переноса в геном животных генов гормона роста, других гормонов и факторов, детерминирующих рост и обмен веществ. На лабораторных животных, главным образом на мышах, удалось осуществить успешный трансгеноз и получить химерные организмы с ускоренным ростом, но для закономерного воспроизведения таких результатов на объектах, представляющих хозяйственный интерес, необходимо решить целый ряд проблем.

Для получения трансгенных животных (мышей) широко применяют метод инъекции рекомбинантных генов с помощью микрошприцев и микрокапилляров в пронуклеус оплодотворенного ооцита (яйцеклетки). Но у мышей ооциты имеют прозрачную цитоплазму, а у сельскохозяйственных животных ооциты непрозрачны, поэтому введение ДНК в пронуклеус осуществить очень сложно. Но благодаря различным методическим и техническим усовершенствованиям ученым удалось ввести ДНК в ооциты этих «трудных» объектов. Были получены трансгенные овцы, свиньи, кролики и коровы.

Альтернативный метод введения рекомбинантных генов в генеративные клетки — трансфекция эмбрионов с помощью ретровирусных и некоторых других векторов.

К проблемам экспериментального трансгеноза относят:

- обеспечение закономерной и высокоэффективной интеграции целевых генов в генеративные клетки животных;
- получение набора регуляторных элементов, обеспечивающих тканеспецифическую и органоспецифическую экспрессию транс-

- формируемых генов, а также индукцию их экспрессии и ее исключение по желанию экспериментатора;
- идентификацию и клонирование генов, программирующих хозяйственно полезные признаки у животных;
  - создание средств, обеспечивающих возможность контролируемого исключения экспрессии тех или иных генов или нейтрализацию их продуктов, которые могут интерферировать с модифицируемой функцией.

### **11.7. Интеграция трансгенов с хромосомами соматических и генеративных клеток**

Основная задача генной инженерии одноклеточных микроорганизмов — это конструирование автономно реплицирующейся плазмидной ДНК, содержащей целевой ген с необходимыми регуляторными элементами для его экспрессии, а также ген, обеспечивающий создание селективных условий, при которых данная рекомбинантная конструкция сохраняется в реципиентной клетке в большом количестве копий. Иными словами, проблема интеграции чужеродного гена с хромосомой хозяина в генной инженерии прокариот или вообще не возникает, или она легко решается с помощью специализированных интегративных векторов на основе ДНК-умеренных фагов и транспозонов. Эти бактериофаги и генетические элементы прокариот в процессе эволюции выработали специальные механизмы интеграции, которые в ряде случаев носят сайт-специфический характер, предопределяющий введение трансгена в строго определенное место бактериальной хромосомы.

Иначе обстоит дело с клетками высших эукариот и организмами животных. В принципе, любая чужеродная ДНК, введенная в соматическую клетку, способна встраиваться в клеточные хромосомы, хотя эффективность этого процесса весьма невелика. Использование различного рода корпускулярных векторов от рекомбинантных вирусов до адресованных липосом способно существенно повышать частоты трансформации клеток животных в основном за счет безопасного транспорта ДНК внутрь клеток. Но из многочисленных векторов животных лишь ретровирусные векторы способные с помощью больших концевых повторов (LTR) существенно повышать эффективность интеграции, могут быть использованы для успешной трансформации не только соматических, но и генеративных клеток *in vivo*. В то же время ретровирусные векторы не способны обеспечить сайт-специфическую интеграцию.

При трансгенозе в потомстве могут встречаться организмы, содержащие в своем геноме трансген, но не синтезирующие соответствующих иРНК и белка. Причинами появления таких «молчащих» генов могут быть несколько факторов:



- трансген может оказаться в таких областях хромосомы, которые вообще у зрелого животного не экспрессируются, как, например, области гетерохроматина;
- возможно, в геноме есть специальные «глушители», представляющие собой цис-регуляторные элементы — инактиваторы генной активности. Такие «глушители» служат антагонистами энхансеров, действуя на большие расстояния и подавляя экспрессию генов. Благодаря эффекту положения даже ген с сильным промотором под влиянием такого цис-элемента может не подвергаться транскрипции;
- ингибирующее действие на экспрессию трансгена может оказать метилирование его регуляторных элементов, а также близость трансгена к точке начала репликации ДНК и ряд других обстоятельств.

### 11.8. Тканеспецифические регуляторные элементы

Возможность придавать трансформируемым генам строгую тканеспецифическую экспрессию за счет их подстановки под соответствующий промотор и энхансер имеет решающее значение для получения функционально активных трансгенных животных, обладающих хозяйственно полезными признаками.

Лишь небольшая часть генов в клеточном геноме функционирует постоянно во всех клетках многоклеточного организма. Это так называемые гены «домашнего хозяйства». Большая часть генов функционирует лишь на определенных стадиях развития животного либо в его отдельных органах и тканях.

При трансгенозе, когда трансформированный ген вырывается из своего генетического контекста и подставляется под гетерологические регуляторные элементы, его экспрессия в типичном случае происходит конституционно и оказывается нечувствительной к естественным регуляторам генной активности организма. В результате такой несбалансированной экспрессии во многих органах и тканях могут возникать тяжелые расстройства функций и метаболизма. Поэтому в работах по трансгенозу особое внимание придается поиску и изучению необходимых регулярных элементов. В настоящее время известно уже много регуляторов такого рода.

Одной из первых успешных работ по тканеспецифическим регуляторным элементам, использованным в экспериментах по трансгенозу, была работа (Swift et al., 1984), в которой удалось добиться переноса в геном мыши гена эластазы крысы, выделенного из клеток поджелудочной железы и содержавшего соответствующие регуляторные элементы. Уровень синтеза крысиной эластазы в поджелудочной железе трансгенной мыши оказался высоким, достигая 10 000—120 000 молекул на клетку.

Значительный интерес представляет также использование в генно-инженерных конструкциях таких индуцируемых регуляторных элементов, которые способны включать и выключать экспрессию целевого гена по желанию экспериментатора.

### **11.9. Инъекция рекомбинантных ДНК в зиготы**

Техника введения чужеродной ДНК в ооциты лягушек была разработана давно, но первые успешные эксперименты по трансгенозу в мужской пронуклеус оплодотворенной яйцеклетки мышей и крыс были проведены только в 1981 г. Тогда ученым удалось получить первое жизнеспособное потомство трансгенных животных. Во всех последующих работах с использованием этой техники трансгены вводились на ранних стадиях развития оплодотворенной яйцеклетки, когда в мужском пронуклеусе имела место диссоциация белка и ДНК в хромосомах и проявлялся высокий уровень ДНК-репарирующей активности. Эти условия благоприятствовали интеграции чужеродной ДНК с хромосомами мужского пронуклеуса.

Используя данный подход, удалось добиться включения в хромосому и передачи потомству целого ряда генов: кроличьего и человеческого глобина, различных иммуноглобулинов, ряда вирусных генов, генов гормона роста крысы, человека, крупного рогатого скота.

Из числа трансгенов, перенесенных в генеративные клетки лабораторных животных, наибольший интерес для генной инженерии в животноводстве, конечно, представляют гены гормона роста и других гормонов, так или иначе участвующих в регуляции ростовой функции сельскохозяйственных животных.

Практически вся техническая и методическая основа эмбриологических и генетических манипуляций с оплодотворенными ооцитами, разработанная на лабораторных животных, может быть с небольшими изменениями перенесена также и на ооциты сельскохозяйственных животных. К числу наиболее существенных различий между ооцитами лабораторных и сельскохозяйственных животных следует отнести сильную пигментацию цитоплазмы у сельскохозяйственных животных, делающую ооцит непрозрачным и затрудняющим введение иглы микроманипулятора в пронуклеус. Последнее обстоятельство имеет существенное значение для работы по трансгенозу, т. к. только инъекция в пронуклеус обеспечивает получение 20–30 % химерных животных от общего количества родившихся потомков.

Важное значение для развития работ по трансгенозу сельскохозяйственных животных имеют и другие методические подходы к модификации генеративных клеток, прежде всего использование вирусных векторов, главным образом вектора на основе ретровирусов.



Создание дефектного ретровирусного вектора, несущего чужеродную ДНК, составляет альтернативу метода микроинъекции этой же ДНК в пронуклеус оплодотворенного ооцита.

### **11.10. Мозаицизм трансгенных животных**

Общим недостатком всех методов введения чужеродных генов в генеративные клетки является генетический мозаицизм. Он заключается в том, что трансген присутствует не во всех органах и тканях трансгенных животных. От 15 до 30 % ооцитов, подвергшихся процедуре инъекции, дают мозаичное потомство.

Наиболее распространенное объяснение мозаицизма сводится к тому, что интеграция трансгена в генеративных клетках может запаздывать по отношению к репликации ДНК. Иными словами, после введения рекомбинантной ДНК в мужской пронуклеус у 75–80 % ооцитов сначала происходит интеграция, а затем начинается репликация ДНК и деление клеток эмбриона. У 15–30 % эмбрионов интеграция рекомбинантного гена по каким-то причинам происходит, по-видимому, после первого-второго клеточного деления. Именно поэтому введенная в ооцит рекомбинантная ДНК может неравномерно распределиться между делящимися эмбриональными клетками. Такие клетки служат затем источником формирования органов и тканей, не содержащих трансгенов.

### **11.11. Клонирование животных**

Клонирование — это точное воспроизведение того или иного живого объекта в каком-то количестве копий. Все копии должны обладать идентичной наследственной информацией, т. е. нести идентичный набор генов. Такие клоны можно получить путем партеногенеза, например, у шелкопрядов. Получают клоны и в экспериментальной эмбриологии. Если зародыш морского ежа на стадии раннего дробления искусственно разделить на составляющие его клетки — бластомеры, то из каждого разовьется целый организм. У многих объектов можно также использовать ядра стволовых эмбриональных клеток от какого-нибудь конкретного раннего эмбриона, которые еще не являются очень специализированными. Эти ядра пересаживают в яйцеклетки, из которых удалено собственное ядро, и такие яйцеклетки, развиваясь в новые организмы, опять-таки могут образовать клон генетически идентичных животных. Известны случаи естественного клонирования — однойцевые близнецы.

Однако в настоящее время речь идет о клонировании другого рода, а именно о получении точных копий того или иного взрослого животного, отличающегося какими-то выдающимися качествами (например, рекордными надоями молока, высоким настригом шерсти и т.д.). В принципе теоретически задача получения клонированных животных решена, однако основной вопрос заключается в том, насколько точно эти животные будут копировать соответствующий прототип. На пути создания таких животных природа поставила множество преград, связанных с возникновением разнообразных нарушений, возникающих в результате вмешательства в генотип организма.

### 11.12. Перенос генов животных

Из генов животных первыми были введены в бактерию гены шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. Эти гены хорошо изучены и легко поддаются идентификации. Их ввели в клетки штамма *E. coli*, устойчивого к тетрациклину, и они здесь реплицировались. У полученных клонов состав ДНК соединял в себе характеристики *X. laevis* и *E. coli*.

Возможен перенос генов от одного животного к другому и от животного к растениям. Получены «трансгенные» мыши, свиньи, овцы, коровы и рыбы. ДНК прямо инъецируют в оплодотворенное яйцо вида-реципиента, используют в качестве переносчика вирус, который, проникнув в клетку, внесет с собой и нужный ген, используют неспециализированные стволовые клетки эмбриона.

Среди большого разнообразия способов внедрения экзогенной ДНК в геном индивидуумов есть и метод микроинъекции, и опосредованный ретровирусами перенос генов, и перенос трансформированных ядер генеративных и соматических клеток, и использование спермиев и сперматогониев как переносчиков ДНК.

В животноводстве чаще всего используют метод микроинъекции, суть которого заключается во введении раствора генных конструкций в мужской пронуклеус зигот. Степень интеграции, т. е. число трансгенных животных от общего числа родившихся животных, при использовании метода микроинъекции в зависимости от вида животных колеблется в незначительных пределах. У мышей этот показатель в среднем составляет 15%, у свиней — 10–15%, у кроликов — 10%, у овец, коз и коров — 5–10% (Брем и др., 1995). Показатель общей эффективности трансгеноза рассчитывается как отношение числа полученных трансгенных животных к общему числу пересаженных эмбрионов, выраженное в процентах. Величина этого показателя также относительно постоянна и составляет в среднем у мышей — 2%, у кроликов — 1%, у овец и коз — 0,5–1,0%, у свиней и коров — 0,5% (Брем и др., 1995).



Используют в животноводстве и способ переноса ДНК в эмбриональные линии животных с помощью *ретровирусных векторов*. Ретровирусы поражают эукариотические клетки, а генетический материал ретровирусов представлен одноцепочечной РНК.

Наиболее часто используемыми ретровирусными векторами являются векторы на основе ретровирусов мыши. Такие векторные системы состоят из двух компонентов: векторной конструкции и линии клеток-упаковщиц.

Успехи в получении трансгенного крупного рогатого скота с помощью ретровирусных векторов (Haskell, Bowen, 1995; Chan et al., 1998) показали, что ретровирусные векторы можно использовать для эффективного транспорта генов у сельскохозяйственных животных.

Преимуществом использования ретровирусных векторов для получения трансгенных животных является то, что до 100% обработанных эмбрионов могут быть успешно инфицированы ретровирусами. Недостатком применения ретровирусных векторов является их ограниченная емкость (размер вставки не должен превышать 8 тысяч пар нуклеотидов). Кроме того, в результате сплайсинга из ретровирусов вырезаются интронные последовательности, которые наряду с дистальными и проксимальными регионами играют важную роль в эффективной экспрессии генов у трансгенных животных. К недостаткам использования ретровирусных векторов следует также отнести подавление экспрессии трансгенов *in vivo* вследствие инактивации вирусных промоторов в клетках. К недостаткам использования ретровирусов относится также возможность активации клеточных онкогенов посредством вирусных транскрипционных последовательностей.

Еще одним способом получения трансгенных млекопитающих является использование *трансформированных генными конструкциями клеточных линий*. С этой целью могут быть использованы как полипотентные стволовые клеточные линии, так и соматические клетки, культивируемые *in vitro*.

Преимущества получения трансгенных животных с помощью стволовых клеток нами уже обсуждались. Они связаны в том числе и с возможностью тестирования интеграции трансгена в культуре клеток. Тестирование экспрессии в культуре делает возможным использование для пересадки ядер, а следовательно и для получения трансгенных животных только тех клеточных линий, в которых трансгены являются транскрипционно и трансляционно активными. Кроме того, в отличие от метода пронуклеарной инъекции, использование эмбриональных стволовых клеток позволяет целенаправленно воздействовать на геном посредством генного таргетинга.

В качестве природного вектора, доставляющего ДНК в клетки, могут быть использованы сперматозоиды (Gandolfi, 1998). В 1971 г. была по-

казана возможность переноса ДНК SV40 в яйцеклетки кроликов после искусственного осеменения спермой, предварительно инкубируемой с ДНК (Brackett et al., 1971), а в опытах Lavitrano и соавт. (1989) 30% мышей, полученных после оплодотворения обработанной ДНК спермой, оказались трансгенными и передавали трансген по наследству. Но многочисленные эксперименты показали, что при применении метода переноса ДНК посредством сперматозоидов в одной и той же лаборатории даже при использовании одинаковой схемы исследований могут быть получены противоречивые результаты (Maiore et al., 1998). Вероятно, встраивание ДНК происходит только на определенной стадии клеточного цикла, но пока не изучен механизм интеграции экзогенной ДНК в геном сперматозоидов.

Большое внимание в последнее время привлекают манипуляции со стволовыми клетками семенников — сперматогониями (Brinster, Nagano, 1998). Была продемонстрирована возможность переноса сперматогониев от одного самца другому как у животных одного вида (мышь) (Brinster, Avarbock., 1994; Brinster и Zimmermann, 1994), так и между двумя различными видами животных (мышь — крыса) (Clouthiers et al., 1996). Кроме того, была показана возможность успешного протекания сперматогенеза после пересадки криоконсервированных клеток семенников мышей, а также после их культивирования более 3 месяцев (Nagano, Brinster, 1998).

Успешное длительное культивирование половых клеток животных *in vitro* делает возможным проведение трансформации сперматогониев экзогенной ДНК с последующей селекцией. Nagano et al. (2000) сообщили об успешном введении экзогенной ДНК в сперматогонии *in vitro* и *in vivo* посредством ретровирусной системы доставки. Экспрессия ретровирусной генной конструкции, включающей *lacZ*, наблюдалась в семенниках более 6 месяцев. Анализ показал, что по крайней мере 1 из 300 стволовых клеток семенников содержала трансген.

В сочетании с пересадкой трансформированных половых клеток в семенники реципиентов и успешным протеканием сперматогенеза данный подход может быть использован для получения трансгенного потомства. Не исключена возможность его успешного использования для получения трансгенных сельскохозяйственных животных. Но несмотря на хорошие результаты в использовании сперматозоидов для получения трансгенных мышей, а также отдельные успешные попытки получения трансгенных свиней, значительных успехов в получении трансгенных сельскохозяйственных животных с помощью трансформированных сперматогониев и спермиев до настоящего времени достигнуто не было.

Наиболее важные теоретические и экспериментальные достижения науки в создании генетически модифицированных животных:



1971 г.	Доставка чужеродной ДНК в ооциты кролика сперматозоидами
1985 г.	Получение трансгенных сельскохозяйственных животных методом микроинъекции
1986 г.	Эмбриональные химеры с использованием ЭСК Получение овец посредством пересадки ядер
1987 г.	Получение КРС методом пересадки ядер
1988 г.	Получение кроликов методом пересадки ядер
1989 г.	Получение трансгенных мышей и свиней с помощью спермиев в качестве векторов Получение трансгенного КРС методом микроинъекции Получение свиней методом пересадки ядер
1995 г.	Получение трансгенного КРС с помощью спермиев
1996 г.	Получение овец методом пересадки ядер культивируемых эмбриональных клеток Получение ЭСК приматов
1997 г.	Получение овец методом пересадки ядер фетальных и соматических клеток Трансгенные овцы, полученные с помощью метода пересадки ядер трансформированных культивируемых клеток Химерные трансгенные свиньи с использованием ПЗК
1998 г.	Получение трансгенного КРС посредством — пересадки ядер фетальных фибробластов — псевдотипных ретровирусных векторов — пересадки ядер дифференцированных клеток
2000 г.	Получение свиней методом пересадки ядер соматических клеток (клетки гранулезы)

### 11.13. Перспективы использования трансгенных животных

Дальнейшее развитие трансгенных технологий способствует появлению совершенно новых отраслей их использования. Возможно создание трансгенных животных, у которых одни гены нокаутированы, а другие, наоборот, введены в состав генома, а также получение модифицированного молока. Первый вариант — создание животных, продуцирующих молоко, по своему составу максимально приближенное к материнскому молоку человека. Для этого надо исключить несколько генов коровы и ввести в ее геном некоторое количество генов человека. При работе с эмбриональными стволовыми клетками это выглядит вполне выполнимым — возможно, первые такие животные появятся через 10—15 лет. Возможно создание трансгенных животных решит проблему ис-

точников органов для пересадки человеку. Так, например, органы свиньи подходят человеку по своему строению, размеру и многим биохимическим показателям. Но такие пересадки невозможны, так как эти органы будут немедленно отторгнуты иммунной системой пациента. Для того чтобы избежать этого, надо сконструировать трансгенную свинью, у которой нокаутированы собственные гены гистосовместимости и вместо них введены гены гистосовместимости человека. Эти гены располагаются компактно в локусах гистосовместимости, и при проведении генного нокаута можно выключить сразу несколько генов. Первые такие животные, скорее всего, тоже будут получены к концу первого десятилетия XXI в. Возможно клонирование трансгенных животных.

Создание трансгенных животных — очень трудоемкий процесс. Так, по статистике одно трансгенное животное удается получить на 40 инъектированных зигот мыши, или на 100 зигот овцы или козы, или на 1500 зигот коровы. Из этих трансгенных животных не более 50% экспрессируют трансгенный белок. При получении животных — продуцентов белков человека только у некоторых особей уровень экспрессии трансгена в клетках эпителия молочной железы достаточно высок. Возможен и такой вариант — ген экспрессируется, но трансгенный белок по каким-либо причинам не выделяется в молоко. Если даже удастся получить трансгенное животное, идеальное по всем параметрам, то его потомки далеко не всегда наследуют его качества.

Возможно, для трансгенных животных будут найдены и другие области применения, но уже сейчас ясно одно: в XXI в. использование трансгенных животных будет весьма распространенной технологией.

### **Вопросы для повторения**

1. Какую роль в животноводстве сыграл синтез гормона роста?
2. Какие животные называются трансгенными? Что такое трансген?
4. Что такое трансгеноз?
3. Как используют эмбриональные стволовые клетки для получения трансгенных животных?
4. Что такое генный нокаут или генный таргетинг? В каких случаях его используют?
5. Расскажите о создании трансгенных животных, которые являются моделями наследственных заболеваний человека.
6. Какие проблемы возникают перед исследователями при проведении экспериментального трансгеноза?
7. Что вы знаете о тканеспецифических регуляторных элементах?
8. Как осуществляется инъекция рекомбинантных ДНК в зиготы?
9. Что вы знаете о мозаицизме трансгенных животных?
10. Что вы знаете о достижениях науки в создании генетически модифицированных животных?



# Глава 12

## КЛЕТОЧНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПРАКТИКЕ

### 12.1. Клеточная инженерия в растениеводстве

Клеточная инженерия занимается конструированием с помощью специальных методов клеток нового типа. Клеточная инженерия включает:

- реконструкцию жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток;
- объединение целых клеток, принадлежащих различным видам (и даже относящихся к разным царствам — растениям и животным) с образованием клетки, несущей генетический материал обеих клеток.

Методы клеточной инженерии используются для решения теоретических проблем в биотехнологии, для создания новых форм растений, обладающих полезными признаками и одновременно устойчивых к болезням и т. п.

В узком смысле слова под термином «клеточная инженерия» понимают гибридизацию протопластов или животных клеток, в широком — различные манипуляции с ними, направленные на решение научных и практических задач. Клеточная инженерия является одним из основных методов биотехнологии.

Широкое практическое применение получило другое важнейшее направление современной биотехнологии — *клеточная селекция* — метод создания новых форм растений путем выделения мутантных клеток и соматоклональных вариаций в селективных условиях. Клеточная селекция реализуется на уровне единичных клеток с использованием техники *in vitro* (выращивание живого материала «в стекле», на искусственных питательных средах, в асептических условиях), что придает ей, с одной стороны, более широкие возможности, а с другой — создает значительные трудности из-за необходимости регенерации из отдельных клеток полноценных растений.

Преимущества клеточной селекции перед традиционными методами селекции состоят в отсутствии сезонности в работе, возможности использования миллионов клеток при отборе, направленности селекции путем применения селективных сред и выполнении работ в лабораторных условиях.

Клеточная инженерия в случае эукариотических организмов и в зависимости от объекта генетических манипуляций может подразделяться на:

- *хромосомную инженерию* (перенос больших групп генов или хромосом);

— *геномную инженерию* (полный перенос генома).

Базовым методом клеточной инженерии служит *гибридизация клеток* микроорганизмов или соматических клеток животных и растений. Слияние клеток осуществляется несколькими способами с использованием так называемых фузогенных (т.е. сливающихся) агентов различного происхождения:

- физического (переменное электрическое или магнитное поле);
- химического (катионы, полиэтиленгликоль и др.);
- биологического (вирусы).

Растительные и бактериальные клетки перед слиянием превращают в протопласты (т.е. клетки, лишенные внешней жесткой клеточной стенки). Последующий отбор (скрининг) полученных гибридных клеток позволяет отобрать те из них, которые объединили геномы или фрагменты ДНК родительских клеток.

Клеточная инженерия позволяет получать гибридные штаммы, клетки или даже целые растения, скрещивая между собой филогенетически отдаленные организмы. Создан ряд межвидовых и межродовых гибридов табака, картофеля, томата. Использование достижений клеточной инженерии позволило разработать технологии получения безвирусных растений (например, картофеля) путем регенерации целого растения из одной соматической клетки.

Отдельным направлением клеточной инженерии, имеющим огромное практическое значение, является получение гибридов, т.е. клеток, возникающих при слиянии родительских клеток из одного организма, но с разными программами дифференциации и развития. Это могут быть клетки из разных типов ткани или опухолевые клетки. Наибольшее развитие гибридная технология нашла в получении моноклональных антител (МкАТ).

Клеточные технологии, основанные на культивировании *in vitro* органов, тканей, клеток и изолированных протопластов высших растений, могут значительно облегчить и ускорить традиционный селекционный процесс. Существуют разные клеточные технологии:

- оплодотворение *in vitro*;
- культура незрелых гибридных семян и зародышей;
- регенерация растений из тканей летальных гибридов;
- экспериментальная гаплоидия;
- клональное микроразмножение новых сортов, гибридов, линий (включая создание искусственных семян);
- криосохранение генофонда.

Клеточные технологии предлагают принципиально новые пути для создания генетического разнообразия и отбора форм с хозяйственно-ценными признаками:

- использование соматоклональных вариантов и получение индуцированных мутантов на клеточном уровне;



- использование клеточной селекции;
- использование гибридизации соматических клеток;
- использование переноса чужеродных цитоплазматических генов;
- использование переноса чужеродной генетической информации в виде бактериальных клеток, вирусов и макромолекул.

Клеточные технологии эффективны в создании тестированного на отсутствие вирусов и других патогенов посадочного материала вегетативно размножаемых растений. Важным вкладом в практику сельского хозяйства может стать и сохранение пула генов вегетативно размножающихся сельскохозяйственных растений и близких диких видов в криобанках.

Еще одна задача, в решении которой могут помочь клеточные технологии, — создание форм с множественной толерантностью к ряду болезней и неблагоприятных факторов среды, а также увеличение количества белка и обогащение его незаменимыми аминокислотами у зерновых культур (рис, пшеница, кукуруза).

В перспективе возможно появление технологий, которые позволят увеличить продуктивность фотосинтеза, создать формы злаков, способных к симбиотической азотфиксации, а также растений, усваивающих элементы почвенного питания в оптимальных количествах.

## 12.2. История культивирования тканей и клеток высших растений

История культивирования клеток и тканей растений начинается в XIX в., когда немецкие ученые Vochting (1892), Recharging (1893) и Haberlandt (1902) попытались выращивать изолированные из растений кусочки тканей, группы клеток, волоски на растворах сахарозы. Растущих *in vitro* тканей они не получили, но высказали ряд идей и гипотез, подтвердившихся позднее. Vochting, изучавший полярность, пришел к выводу, что она свойственна не только органам растения, но и отдельной клетке. Haberlandt выдвинул гипотезу о тотипотентности любой живой клетки растения.

Долгое время исследователи терпели неудачи, поскольку использовали в экспериментах малоподходящие для проявления ростовой активности ткани и клетки растений. В 1922 г. американский исследователь Роббинс и независимо от него немецкий ученый Kotte показали возможность культивирования на синтетической питательной среде меристемы кончиков корня томатов и кукурузы. Но начало успешному развитию метода культуры тканей и клеток высших растений положили работы французского исследователя Gautheret и американского White (1932, 1934). Они начали с анализа и повторения опытов Robbins и Kotte и показали, что если кончики культивируемых корней периодически пересаживать на свежую питательную среду, то они могут расти и культивироваться неограниченно долго.

Gautheret (1934) ввел в культуру новые объекты — каллусные ткани древесных растений камбиального происхождения и каллусные ткани запасающей паренхимы. Каллусом называют массу недифференцированных клеток, образующуюся при повреждении растения. Каллус может образовываться из единичных клеток при их культивировании на искусственных средах.

В период 1940–1960 гг. появилось множество видов растений, ткани которых стали выращивать *in vitro*. Было разработано достаточное разнообразие сред, на которых выращивали клетки и ткани, изучено значение макро- и микроэлементов для поддержания ростовой активности каллусной ткани, выявлена потребность тканевых культур в витаминах и стимуляторах роста, открыт новый класс стимуляторов роста растений — цитокинины, оценено значение натуральных экстрактов типа эндосперма кокосового ореха, каштана, кукурузы и других растений для поддержания неорганизованного клеточного роста и стимуляции процессов органогенеза и соматического эмбриогенеза в культуре каллусных тканей и клеточных суспензий. Был разработан метод получения и выращивания больших количеств клеточных суспензий, а также метод культивирования отдельной, выделенной из суспензии клетки, деление которой индуцируется с помощью ткани-«няньки».

Наиболее важным событием в истории культивирования клеток и тканей растений была разработка профессором Ноттингемского университета (Англия) Cocking (1960 г.) метода получения изолированных протопластов из тканей корня и плодов томатов путем обработки их смесью пектолитических и целлюлитических ферментов, выделенных из культуральной жидкости грибов. Были найдены условия культивирования изолированных протопластов, при которых они образуют новую клеточную стенку, обособляются и дают начало клеточным линиям, способным в ряде случаев к морфогенезу.

Изолированные протопласты, еще не образовавшие клеточную стенку, использовались для разработки методов гибридизации соматических клеток путем слияния протопластов с помощью полиэтиленгликоля и введения в них вирусных РНК, клеточных органелл, клеток бактерий.

Первые соматические гибриды послужили моделями для изучения поведения ядерного и цитоплазматических геномов.

Был разработан метод культуры меристем и показано, что растения, полученные из меристем, в ряде случаев свободны от вирусных инфекций. Тестирование их на отсутствие вирусов и клональное размножение позволило получать оздоровленный посадочный материал растений.

Начиная с 1970-х гг. шло быстрое развитие техники *in vitro*, изучение биологии культивируемых объектов и создание новых технологий на их основе. Разработка методов электрослияния изолированных протопластов (Zimmerman et al., 1984) и разнообразных методов селекции гиб-



ридных клеток значительно облегчила гибридизацию соматических клеток растений. Методы мутагенеза и клеточной селекции, получения соматоклональных вариантов и экспериментальных гаплоидов использовались для создания новых форм и сортов важных сельскохозяйственных растений.

### **12.3. Каллусогенез как основа создания клеточных культур**

Основным типом культивируемой растительной клетки является каллусная клетка, реже культивируют клетки опухолей растений различного происхождения. Культуры опухолевых клеток мало отличаются внешне и на уровне морфологии клеток от культур каллусных клеток, но значительным физиологическим различием между ними служит гормоннезависимость опухолевых клеток, позволяющая им делиться и расти на питательных средах без добавок стимуляторов роста. Кроме того, опухолевые клетки лишены способности давать начало корням или побегам в процессе органогенеза и эмбриоидам в процессе соматического эмбриогенеза.

Каллусная клетка, в результате деления которой возникает каллусная ткань или каллус, представляет собой один из типов клеточной дифференцировки, присущей высшему растению. Для растения каллус является тканью, возникающей в исключительных случаях (обычно при травмах) и функционирующей непродолжительное время. Эта ткань защищает место повреждения, накапливает питательные вещества для регенерации анатомических структур или утраченного органа.

Для получения культивируемых каллусных клеток фрагменты тканей разных органов высших растений (экспланты) помещают на искусственную питательную среду в пробирки, колбы, чашки Петри. Процесс получения первичного каллуса и поддержание пересадочной культуры требуют абсолютной асептики. Стерилизуют посуду, инструменты, материалы, необходимые для работы. Манипуляции с культурами проводят в боксах микробиологического типа, облучаемых перед работой ультрафиолетом или в ламинар-боксах, где асептика достигается постоянной подачей стерильного воздуха в рабочий объем.

Особенности дедифференцировки клеток экспланта и каллусогенеза зависят от эпигенетических характеристик составляющих его тканей. Клетки тканей запасающей паренхимы, корня и стебля, мезофилла листа и других специализированных тканей, эксплантированных на питательную среду, должны дедифференцироваться, т. е. потерять структуры, характерные для их специфических функций в растении, и вернуться к состоянию делящейся клетки.

Различное тканевое происхождение первичных каллусных клеток является одной из причин гетерогенности культуры каллусной ткани.

Каллусогенез при эксплантировании фрагмента ткани в условиях *in vitro* свойствен не только покрытосеменным, но и голосеменным растениям, папоротникам, мхам, печеночникам.

Первичный каллус, образовавшийся на эксплантах (переносимых кусочках), через 4–6 недель, в зависимости от темпов роста, переносится на свежую питательную среду (субкультивируется). Масса транспланта при культивировании на агаризованной питательной среде обычно колеблется от 60 до 100 мг ткани на 20–40 мл питательной среды.

В настоящее время техника культивирования тканей растений позволяет получить длительную пересадочную каллусную культуру из любых живых тканевых клеток интактного растения.

Культура каллусных тканей выращивается поверхностным способом либо на полутвердой агаризованной среде или среде с применением других желирующих полимеров, либо другими способами.

Каллусная ткань, выращиваемая поверхностным способом, представляет собой аморфную массу тонкостенных паренхимных клеток, не имеющую строго определенной анатомической структуры. Цвет массы каллусной ткани может быть белым, желтоватым, зеленым, красноватым, бурым, пигментированным полностью или зонально присутствием хлорофилла и антоцианов. В зависимости от происхождения и условий выращивания каллусные ткани бывают:

- 1) рыхлыми, сильно обводненными, легко распадающимися на отдельные клетки;
- 2) средней плотности, с хорошо выраженными меристематическими очагами;
- 3) плотными, с зонами редуцированного камбия и сосудов (в основном трахеидоподобных элементов).

В цикле выращивания каллусные клетки после ряда делений проходят обычный для клетки растения онтогенез, они приступают к росту растяжением, затем дифференцируются как зрелые каллусные клетки и, наконец, деградируют.

Культуры клеток растений, выращиваемые в жидкой питательной среде, называют суспензионными культурами. Обычным способом получения клеточной суспензии является перенос каллусной ткани в жидкую питательную среду. Получение суспензии, обогащенной отдельными клетками и их небольшими группами, облегчает выделение линий, маркированных по определенным признакам, а также отбор мутантов и вариантов на селективных средах.

Существует также техника культивирования отдельных (одинокых) клеток.

Источниками отдельных клеток являются:

- клеточные суспензии, растущие в жидкой питательной среде;
- мацерация тканей растения (например, мезофилла листа);



— изолированные протопласты после восстановления ими клеточной стенки.

Культивирование отдельных клеток позволяет получать клоны и исследовать генетическую и физиологическую стабильность или изменчивость при выращивании клонового материала. Выращивать отдельные клетки можно с помощью каллусной культуры-«няньки» или «кормящего слоя».

Для создания «кормящего слоя» используют суспензию клеток того же вида растения, что и одиночная клетка, или близкого вида. Каллусная культура, служащая тканью-«нянькой», должна быть в состоянии активного роста.

#### 12.4. Оплодотворение *in vitro*

Физиологическая несовместимость партнеров при отдаленном скрещивании, проявляющаяся на этапе до оплодотворения, может зависеть от следующих причин:

- 1) генетически детерминированного несоответствия или отсутствия секрета рыльца пестика материнского растения и пылыцы отцовского, что тормозит рост пыльцевых трубок на рыльце пестика;
- 2) различия партнеров по длине столбика пестика и пыльцевой трубки (гетеростилия);
- 3) блокирование роста трубки на разных этапах ее пути от рыльца пестика до микропиле семязпочки вследствие тканевой несовместимости партнеров (гаметофитный тип несовместимости).

Перечисленные явления напоминают тканевую несовместимость при пересадках тканей и органов животных.

Способом преодоления такой несовместимости партнеров является оплодотворение *in vitro*. При этом столбик пестика материнского растения, кастрированного за 2–3 дня до цветения, в асептических условиях укорачивается или срезается полностью, а завязь помещается на питательную среду, или завязь вскрывается и на питательную среду переносятся кусочки плаценты с семязпочками, готовыми к оплодотворению. В день цветения бутоны отцовского растения стерилизуют поверхностно, пыльники асептически извлекают, переносят в чашку Петри, подсушивают до состояния высыпания пыльцы. Готовую пыльцу в первом варианте в стерильных условиях наносят на срез завязи, во втором — переносят на питательную среду вблизи плаценты с семязпочками или прямо на ткани плаценты. Оплодотворенные семязпочки, в отличие от неоплодотворенных, быстро увеличиваются в размерах.

Часто при плацентарном оплодотворении зародыш не переходит в состояние покоя, и проростки появляются здесь же *in vitro*, что ускоряет процесс получения гибридного растения.

Плацентарное оплодотворение *in vitro* позволило преодолеть несовместимость в скрещивании сортов культурного табака *N. tabacum* с дикими видами *N. rosulata* и *N. debneyi*.

Есть другие варианты несовместимости. Несовместимость таксономически отдаленных партнеров проявляется на разных этапах получения гибридов, она может быть физиологической или генетической по природе. Несоответствие партнеров в этом случае наблюдается уже после оплодотворения, поэтому такая несовместимость называется *постгамной*.

Остановки в развитии и росте гибридных зародышей часто имеют физиологические причины и связаны либо с несоответствием в темпах развития зародыша и эндосперма, либо с непригодностью (токсичностью) метаболитов тканей материнского растения для питания зародыша. В таких случаях культура изолированных семяпочек и зародышей на искусственной среде может исправить положение.

Сложнее, если несовместимость определяется генетическими причинами и обнаруживается как летальный признак, приводящий к аномалиям в развитии органов зародыша или молодого проростка. Глубокие аномалии, например, блокирование роста первичного корня или почечки зародыша, приводят молодой гибридный организм к гибели. В подобных случаях используют шунтирование (обход) нормального развития, заменив его получением гибридной каллусной ткани из живых тканей зародыша или проростка и регенерацией растений из каллусных клеток.

Поскольку условия, оптимальные для дифференцировки и роста зародыша, могут быть различны, то исследователи прибегают к переносу изолированных зародышей со среды, обогащенной веществами, содержащими стимуляторы дифференцировки, на более простую по составу среду.

При гибридизации плодовых растений используется культура изолированных зародышей. Ее применяли в межвидовой гибридизации хлопчатника, лука, томатов, при межродовых скрещиваниях ячменя с рожью и пшеницей. В некоторых случаях метод модифицируют введением промежуточного этапа получения гибридного каллуса и растений-регенерантов на его основе.

Культура *in vitro* изолированных семяпочек и потерявших всхожесть семян является полезным методом сохранения важного для селекции материала при повреждении растений неблагоприятными условиями.

Вероятно, весь цикл роста и развития растений, используемых в селекционном процессе, будет выгодно осуществлять *in vitro*, ускоряя различными способами получение и первичную оценку потомства.

Методами *in vitro* можно также создавать гаплоиды и дигаплоидные линии. Гаплоидные клетки и растения позволяют легче обнаружить ре-



цессивные мутации, редкие рекомбинации, экспрессию введенного извне генетического материала. Протопласты, полученные из гаплоидных клеток, после слияния образуют гибридные клетки и растения с диплоидным числом хромосом, что в ряде случаев является важным. Удвоение числа хромосом превращает гаплоид в фертильное гомозиготное диплоидное растение. Изогенные линии для получения гетерозисных гибридов на основе удвоенных гаплоидов можно создать в течение года, тогда как метод инбридинга требует для этого 4–6 лет.

Источником получения гаплоидных каллусных тканей или эмбриоидов являются либо микроспоры, либо клетки зародышевого мешка при культивировании соответственно пыльников или семяпочек на питательных средах. Процессы изолирования пыльника или семяпочки, культивирование этих органов в условиях *in vitro* приводят к блокированию развития части спор по нормальному гаметофитному пути и переходу их к аномальному развитию, в результате которого из каллусов или эмбриоидов возникают растения.

Методы *in vitro* помогают сохранять генофонд растений для селекции. Существуют различные технологии сохранения в культуре *in vitro* генофонда:

- в виде растущих коллекций (периодически субклонироваемых пробирочных растений, оздоровленных методом культуры меристем);
- в виде клеточных и меристемных коллекций, хранящихся после глубокого замораживания в криобанках, в жидком азоте (температура  $-196^{\circ}\text{C}$ ).

Цель коллекций и банков — обеспечить селекционера необходимым генетическим материалом. Растущие коллекции видов и сортов, в том числе и старых селекционных сортов, применяют для сохранения генофонда не только растений, размножаемых вегетативно, но и размножаемых семенами.

Дополнительное достоинство сохранения генотипов в виде коллекций *in vitro* — возможность разместить на  $1\text{ м}^2$  площади в камере для культивирования более тысячи пробирок с растениями.

Криосохранение генофонда растительного материала в жидком азоте гарантирует стабильное сохранение генетических характеристик объектов практически в течение любого срока. Его можно применять для сохранения генофонда более широкого диапазона объектов — от изолированных протопластов до зародышей и семян. Грамотно организованная работа криобанка менее трудоемка, чем поддержание и депонирование растущих коллекций. Метод позволяет сохранять без изменений мутантные, гибридные, трансформированные, способные к морфогенезу клетки разных видов растений, меристемы и кончики побегов, зиготические и соматические зародыши, пыльцу, семена.

При криоконсервировании используют криопротекторы — вещества, которые на этапе замораживания должны уменьшить повреждения клеток от осмотического и механического стресса. Их подбирают по принципу наименьшей токсичности и оптимального эффекта. Это либо проникающие в клетки вещества — диметилсульфоксид и глицерин, либо непроникающие высокомолекулярные — поливинилпирролидон, декстран, полиэтиленгликоль. Технологии, связанные с криосохранением растительных объектов, быстро развиваются и совершенствуются.

## 12.5. Клеточная инженерия в животноводстве

Разработка метода искусственного осеменения сельскохозяйственных животных и его широкое практическое применение обеспечили селекционерам успех в генетическом улучшении животных. Но низкий уровень воспроизводства у самок и длительный интервал времени между поколениями, в среднем 6—7 лет у крупного рогатого скота, ограничивают генетический прогресс в животноводстве, поэтому активно внедряются новые методы разведения животных, в частности *метод трансплантации эмбрионов*.

Генетически ценные самки освобождаются от необходимости плодотворения и выращивания потомства в постнатальный период. Проводится стимуляция этих самок с целью увеличения выхода яйцеклеток, которые затем извлекают на стадии ранних зародышей и пересаживают менее ценным в генетическом отношении реципиентам.

История трансплантации эмбрионов началась еще в 1890 г., когда было получено потомство от крольчихи в результате пересадки оплодотворенных яйцеклеток. Однако многие годы идея пересадки эмбрионов в целях совершенствования воспроизводства сельскохозяйственных животных оставалась в тени. Только после того как исследованиями Г. Пинкуса, М.Г. Чанга (США) и Д.Ф. Даулинга (Англия) на крольчихах было показано, что около 80 % трансплантированных эмбрионов способны развиваться, появилось множество работ в этом направлении.

В 1949 г. была проведена пересадка эмбрионов овцам и козам. Затем прошли успешные пересадки эмбрионов кролика, овцы, свиньи, крупного рогатого скота, хотя приживляемость эмбрионов в этих экспериментах была еще очень низкой. К семидесятым годам процент приживляемости эмбрионов крупного рогатого скота составлял уже 91%.

Трансплантация эмбрионов включает следующие технологии:

- вызывание суперовуляции;
- искусственное осеменение донора;
- хирургическое или нехирургическое извлечение и пересадку эмбрионов;
- кратковременное или длительное их хранение.



Суперовуляцию млекопитающих вызывают путем обработки самок гонадотропинами в фолликулярную фазу полового цикла. Установлено, что при вызывании суперовуляции можно получить в 10 раз больше беременностей на одного донора по сравнению с извлечением эмбрионов у необработанного животного.

До середины 1970-х гг. эмбрионы у коров извлекали хирургическим методом: методом лапаротомии по белой линии живота с использованием общей анестезии. Несмотря на то что хирургическое извлечение эмбрионов у крупного рогатого скота дало хорошие результаты, эта техника была неприемлемой для производства по целому ряду причин (техника довольно дорогая, неудобная в условиях производства и с послеоперационными осложнениями у животных). Возможность нехирургического извлечения эмбрионов у коров была показана в начале 1950-х гг., но техника ее была разработана только в конце 1970-х гг.

Пересаживают эмбрионы тоже двумя способами — хирургическим и нехирургическим. Для нехирургической пересадки эмбрионов используют инструменты и технику, аналогичные тем, которые применяют при искусственном осеменении. Эффективность нехирургической пересадки зависит от квалификации техника по пересадке эмбрионов.

Метод трансплантации эмбрионов потребовал и разработки эффективных методов их хранения. Эмбрионы обычно извлекают утром, а пересаживают в конце дня. Хранят эмбрионы в этот период в фосфатном буфере (*PBS*) при добавлении в него эмбриональной сыворотки крупного рогатого скота при комнатной температуре или при 37 °C. Эмбрионы крупного рогатого скота можно культивировать *in vitro* до 24 ч без заметного снижения их последующей приживляемости.

Выживаемость эмбрионов в определенной степени может быть увеличена путем охлаждения их ниже температуры тела. Чувствительность эмбрионов к охлаждению в значительной степени зависит от вида животного.

Особый интерес для селекционеров представляет получение однояйцевых близнецов, поскольку это увеличивает выход телят от одного донора и позволяет получать генетически идентичные двойни. Двойни у сельскохозяйственных животных встречаются довольно часто.

Willadsen (1979) впервые описал получение однояйцевых двоен у овец путем разделения 2-клеточных эмбрионов. Последующие эксперименты показали, что одинаковые двойни могут быть также получены из 4- и 8-клеточных эмбрионов путем разделения бластомеров на 2 группы (Willadsen, 1980). «Половинки» из 2-, 4- и 8-клеточных эмбрионов являются одинаково жизнеспособными как нормальные эмбрионы овец. Их можно хранить в замороженном состоянии. Для получения

одноййцовых близнецов была применена техника заключения в агар разделенных на бластомеры эмбрионов крупного рогатого скота (Willadsen et al., 1981).

Принято считать, что успешная пересадка эмбрионов может быть осуществлена только между самками одного вида. Но есть эксперименты и по межвидовым пересадкам эмбрионов и получению, таким образом, химерных животных.

Осуществляется также пересадка ядер эмбриональных клеток в энуклеированные половые клетки. Использование этого приема особенно возросло в связи с разработкой нехирургического метода извлечения эмбрионов у коров. Получение от высокоценной коровы-донора пяти 32-клеточных эмбрионов и пересадка каждого ядра (бластомера) в энуклеированную яйцеклетку позволяет получать от донора одновременно 160 эмбрионов. При повторной пересадке ядер из полученных «вторичных» эмбрионов открываются возможности получения неограниченного числа потомков от выдающихся самок. Возможно, с повышением эффективности техники пересадки ядер эмбриональных клеток в энуклеированные яйцеклетки исследователи смогут получать множественные копии из единичного эмбриона.

Разработаны техники оплодотворения вне организма животного, которые были необходимы для проведения исследований по клеточной и генной инженерии на сельскохозяйственных животных.

С разработкой техники нехирургического извлечения эмбрионов у крупного рогатого скота появилась возможность многократно получать эмбрионы без хирургического вмешательства или убоя животного. Однако эффективность современных методов нехирургического извлечения эмбрионов у коров сравнительно низка (3–4 эмбриона за одно извлечение) и к тому же этот прием позволяет получать эмбрионы, поступившие в матку на стадии морулы и бластоцисты. Для генной инженерии необходимы зародыши на стадии зиготы — одноклеточные эмбрионы, которые можно извлечь из яйцеводов только хирургическими методами. Аналогичные требования предъявляются к стадии развития зародышей и при решении ряда задач клеточной инженерии, например, в случае микроманипуляции с пронуклеусами. При всех микроманипуляциях с зародышами на стадии зиготы важно не пропустить не только эту стадию развития, но и отдельные этапы образования пронуклеусов.

Использование техники оплодотворения *in vitro* играет важную роль в животноводстве. Метод оплодотворения *in vitro* может быть использован для эффективной оценки оплодотворяющей способности сперматозоидов и яйцеклеток. В отличие от оплодотворения *in vivo* этот метод намного быстрее и требует для анализа значительно меньше спермы.



Оплодотворение вне организма открывает большие возможности в преодолении многих форм бесплодия и решении других проблем, возникающих в практике животноводства. С помощью этого метода можно одновременно получать много однояйцовых двоен, максимально повышать эффективность использования семени от высокоценных быков, поскольку для оплодотворения *in vitro* требуется ничтожно мало спермы по сравнению с оплодотворением *in vivo*.

Техника культивирования *in vitro* открывает также широкие возможности изучения эмбрионов млекопитающих в контролируемых условиях. Исследования в области оплодотворения *in vitro* у сельскохозяйственных животных, составляющего важный раздел биотехнологии, ведутся во многих странах с развитым животноводством.

### Вопросы для повторения

1. Какую роль играют клеточные технологии в сельскохозяйственной практике?
2. Что изучает клеточная инженерия? Что изучает хромосомная и геномная инженерия?
3. Какие клеточные технологии вы знаете?
4. Что вы знаете о культивировании клеток и тканей высших растений?
5. Какими бывают каллусные ткани?
6. Что вы знаете о технике культивирования отдельных клеток?
7. Какую роль в селекции растений играет оплодотворение *in vitro*?
8. Какими методами можно сохранять в культуре *in vitro* генофонд растений?
9. Как используется клеточная инженерия в животноводстве?
10. Что вы знаете о методе трансплантации эмбрионов?

## ЛИТЕРАТУРА

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3 т./Пер. с англ. — М.: Мир, 1987—1988.
2. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика: Учеб. для студ. биол. спец. ун-тов. — М.: Высш. шк., 1985.
3. Аэсли Дж. Ф. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. — М.: Колос, 1982.
4. Борович С. Принципы и методы селекции растений. — М.: Колос, 1984.
5. Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции растений. — М.: Наука, 1987.
6. Глеба Ю.Ю. Биотехнология растений// Соросовский Образовательный Журнал. — 1998. — №6. — С. 3–8.
7. Гудилин И.И., Петухов В.Л., Дементьева Т.А. Интерьер и продуктивность свиней. — Новосибирск: ИЦ Агро, 2000. — 253 с.
8. Гужов Ю., Фукс А., Валичек П. Селекция и семеноводство культурных растений. — М.: Агропромиздат, 1991.
9. Гуляев Г.В., Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство полевых культур. — М.: Агропромиздат, 1987.
10. Жученко А.А. Идентифицированный генофонд растений и селекция. Роль мейотической рекомбинации в эволюции и селекции растений. — СПб: ВИР, 2005. — С.102–179.
11. Ильев Ф.В. Инбридинг и гетерозис сельскохозяйственных животных. — Кишинев: Картя молдовеняске, 1987.
12. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции: Учеб. для биол. спец. ун-тов. — М.: Высш. шк., 1989.
13. Иогансен И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. — М.: Колос, 1970.
14. Кайданов Л.З. Генетика популяций: Учеб. для биол., мед. и с-х. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1996.
15. Конарев В.Г. Н.И. Вавилов и проблемы вида в прикладной ботанике, генетике и селекции. — М.: Агропромиздат, 1991. — 46 с.
16. Корочкин Л.И. Клонирование животных // Соросовский Образовательный Журнал. — 1999. — №4. — С. 10–16.
17. Корочкин Л.И., Васильева Л.А. и др. Дрозофила в экспериментальной генетике. — Новосибирск, 1978. — 286 с.
18. Лещинская И.Б. Генетическая инженерия // Соросовский Образовательный Журнал. — 1996. — №1. — С. 32–39.
19. Лутова Л.А. Генетическая инженерия растений: свершения и надежды // Соросовский Образовательный Журнал. — 2000. — № 10. С. 10–17.



20. *Майо О.* Теоретические основы селекции растений. — М.: Колос, 1984.
21. *Маркель А.Л.* Современные концепции эволюционной генетики/ Под ред. В.К. Шумного. — Новосибирск: Ициг СО РАН, 2000.
22. *Мацеевский Я., Земба Ю.* Генетика и методы разведения животных. — М.: Высш. шк. 1988.
23. *Меркурьева Е.К.* Генетические основы селекции в скотоводстве. — М.: Колос, 1977.
24. Основы сельскохозяйственной биотехнологии/ Г.С. Муромцев, Р.Г. Бутенко, Т.И. Тихоненко и др. — М.: Агропромиздат, 1990.
25. *Панов Б.Л., Петухов В. Л.* и др. Проблемы селекции сельскохозяйственных животных. — Новосибирск: Наука, Сиб. предприятие РАН, 1997.—283 с.
26. *Петухов В.Л.* и др. Ветеринарная генетика. — М.: Колос, 1996.— 384 с.
27. *Петухов В.Л., Незавитин А.Г., Куликова С.Г., Князев С.П.* и др. Ветеринарная генетика и селекция сельскохозяйственных животных. — Новосибирск: Новосибирский госагроуниверситет, 1994.— 116 с.
28. *Петухов В.Л., Тихонов В.Н., Желтиков А.И.* и др. Генофонд скороспелой мясной породы свиней. — Новосибирск: ИПЦ Юпитер, 2005.—631 с.
29. *Петухов В.Л., Эрнст Л.К., Гудилин И.И.* и др. Генетические основы селекции животных. — М.: Агропромиздат, 1989.—448 с.
30. Разведение сельскохозяйственных животных /В.Ф. Красота, В.Т. Лобанов, Т.Г. Джапаридзе. — М.: Агропромиздат, 1990.
31. *Рыбчин В.Н.* Основы генетической инженерии. — СПб.: Изд. СПбГУ, 1999.
32. *Семенова М.Л.* Зачем нужны трансгенные животные? //Соросовский Образовательный Журнал. — 2001. — №4. — С.13—17.
33. *Серебровский А.С.* Селекция растений и животных.—М.: Колос, 1969.
34. *Тоцький В.М.* Генетика: 2-ге вид. — Одеса: Астропринт, 2002.
35. Частная селекция полевых культур/Под ред. Ю.Б.Коновалова. — М.: Колос, 1994.
36. *Шалер Д.Р.* Популяционная генетика для животноводов-селекционеров. — М.: Колос, 1973.
37. *Шахбазов В.Г., Чешко В.Ф., Шерешевская Ц.М.* Механизмы гетерозиса: история и современное состояние проблемы. — Х.: Основа, 1990.

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>Глава 1. Введение в селекцию</b>	3
1.1. Почему необходимо развивать селекцию	3
1.2. Селекция как наука, искусство и отрасль сельскохозяйственного производства	4
1.3. Понятие формообразовательного процесса	7
1.4. Продолжительность селекционного процесса и пути его ускорения	7
1.5. История формирования селекции как науки	8
1.6. Развитие селекции в Украине и за рубежом	11
Вопросы для повторения	15
<b>Глава 2. Признаки в селекции.</b>	
<b>Основные направления селекционной работы</b>	16
2.1. Понятие признака. Качественные и количественные признаки в селекции	16
2.2. Типы взаимодействия генов	18
2.3. Полигенное наследование и закономерности наследования полигенных признаков	19
2.4. Основные направления селекции растений	23
2.5. Основные направления селекции животных	26
Вопросы для повторения	32
<b>Глава 3. Учение о сорте и исходном материале в селекции растений</b>	33
3.1. Эколого-географическая систематика культурных растений	33
3.2. Понятие о сорте. Классификация сортов. Требования, предъявляемые к сорту	35
3.3. Источники исходного материала в селекции растений. Интродукция растений	36
3.4. Н.И. Вавилов о центрах происхождения и формообразования культурных растений	38
3.5. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и его значение в селекции	41
3.6. Роль мировой коллекции сельскохозяйственных растений как источника генетического материала. Проблема сохранения генофонда культурных растений	43
Вопросы для повторения	44
<b>Глава 4. Учение о породе</b>	46
4.1. Одомашнивание и приручение животных	46
4.2. Изменения животных в процессе одомашнивания	60
4.3. Понятие о породе и ее характерные признаки. Распространение пород	62
4.4. Основные факторы пороодообразования	63
4.5. Классификация пород	64
4.6. Структура породы	66
4.7. Акклиматизация пород	67
4.8. Проблема сохранения генофонда редких и исчезающих пород	68
Вопросы для повторения	69
<b>Глава 5. Биология размножения растений</b>	70
5.1. Типы размножения растений	70
5.2. Спорогенез, гаметогенез и оплодотворение растений	72
5.3. Основные системы опыления растений	75



5.4. Генетика эндогамных растений .....	76
5.5. Генетика экзогамных растений.....	79
5.6. Особенности развития сельскохозяйственных растений .....	81
Вопросы для повторения .....	82
<b>Глава 6. Биология размножения и развития животных .....</b>	<b>83</b>
6.1. Гаметогенез и оплодотворение у животных .....	83
6.2. Тотипотентность ядра соматической клетки .....	86
6.3. Детерминированное и недетерминированное дробление .....	88
6.4. Компенсация дозы генов и определение пола как модели генетики развития. ....	92
6.5. Особенности онтогенеза сельскохозяйственных животных.....	94
6.6. Недоразвитие сельскохозяйственных животных и его причины .....	99
Вопросы для повторения .....	100
<b>Глава 7. Источники изменчивости для отбора .....</b>	<b>101</b>
7.1. Типы изменчивости, используемые в селекции. ....	101
7.2. Характеристика модификационной изменчивости и ее значение в селекции .....	102
7.3. Мутационная изменчивость и ее значение в селекции.....	103
7.4. Цитоплазматическая изменчивость и ее роль в селекции .....	109
7.5. Значение в селекции комбинативной изменчивости. Типы скрещиваний .....	110
7.6. Гетерозис: механизмы и значение в селекции .....	114
Вопросы для повторения .....	119
<b>Глава 8. Методы отбора и оценки селекционного материала у растений.....</b>	<b>120</b>
8.1. Теоретические предпосылки отбора в эндогамных и экзогамных популяциях.....	120
8.2. Массовый отбор: его эффективность и недостатки .....	122
8.3. Методы индивидуального отбора у эндогамных растений в местных популяциях и после гибридизации.....	123
8.4. Методы индивидуального отбора у экзогамных растений в популяциях и после гибридизации.....	126
8.5. Методика и техника гибридизации.....	128
8.6. Понятие о методах оценки селекционного материала.....	129
8.7. Методы оценки основных показателей селекционного материала .....	131
8.8. Типы устойчивости, используемые в селекции .....	140
8.9. Теоретические представления о механизмах устойчивости .....	141
Вопросы для повторения .....	142
<b>Глава 9. Методы подбора и отбора селекционного материала у животных .....</b>	<b>143</b>
9.1. Отбор и подбор родительских пар в селекции животных .....	143
9.2. Особенности отбора в животноводстве .....	144
9.3. Интенсивность отбора.....	145
9.4. Скорость селекционного процесса .....	146
9.5. Методы отбора и оценки животных.....	147
9.6. Понятие «препотентности» и его значение в селекции .....	156
9.7. Организационные мероприятия по отбору .....	156

9.8. Учение о подборе .....	157
9.9. Методы разведения в селекции животных .....	158
Вопросы для повторения .....	167
<b>Глава 10. Основы сельскохозяйственной биотехнологии.</b>	
<b>Генная инженерия в растениеводстве</b> .....	168
10.1. Основы сельскохозяйственной биотехнологии .....	168
10.2. Генная инженерия в растениеводстве .....	171
10.3. Генная инженерия и фиксация азота .....	175
10.4. Генная инженерия и фотосинтез .....	179
10.5. Создание методами генной инженерии устойчивых к гербицидам растений .....	180
10.6. Улучшение аминокислотного состава белков злаковых культур методами генной инженерии .....	181
10.7. Генная инженерия и повышение устойчивости растений к ранним заморозкам .....	183
10.8. Генная инженерия и защита растений от фитопатогенов .....	184
10.9. Генная инженерия и создание растений, устойчивых к насекомым .....	186
Вопросы для повторения .....	187
<b>Глава 11. Генная инженерия в животноводстве и ветеринарии</b> .....	188
11.1. Использование гормона роста .....	188
11.2. Трансгенные животные .....	190
11.3. Трансгенные животные, несущие чужеродный ген гормона роста .....	194
11.4. Трансгенные животные — биореакторы .....	194
11.5. Создание трансгенных животных — генетических моделей наследственных заболеваний человека .....	195
11.6. Получение трансгенных животных с ускоренным ростом .....	196
11.7. Интеграция трансгенов с хромосомами соматических и генеративных клеток .....	197
11.8. Тканеспецифические регуляторные элементы .....	198
11.9. Инъекция рекомбинантных ДНК в зиготы .....	199
11.10. Мозаицизм трансгенных животных .....	200
11.11. Клонирование животных .....	200
11.12. Перенос генов животных .....	201
11.13. Перспективы использования трансгенных животных .....	204
Вопросы для повторения .....	205
<b>Глава 12. Клеточные технологии в сельскохозяйственной практике</b> .....	206
12.1. Клеточная инженерия в растениеводстве .....	206
12.2. История культивирования тканей и клеток высших растений .....	208
12.3. Каллусогенез как основа создания клеточных культур .....	210
12.4. Оплодотворение <i>in vitro</i> .....	212
12.5. Клеточная инженерия в животноводстве .....	215
Вопросы для повторения .....	218
<b>Литература</b> .....	219



*Навчальне видання*

**Воробйова Людмила Іванівна**  
**Тагліна Ольга Валентинівна**

**ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ**  
**РОСЛИН І ТВАРИН**  
*(російською мовою)*

Редактор *С.А. Пашинська*  
Дизайн обкладинки *О.С. Юхтмана*  
Комп'ютерна верстка *С.В. Конобієвського*  
Коректор *Л.П. Піпенко*

Підписано до друку 9.08.2006 р. Формат 60×90/16. Папір офсетний.  
Гарнітура NewtonC. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 14,0.  
Обл.-вид. арк. 13,52. Тираж 1000 прим.  
Вид. № 12. Зам. № 444.

Видавництво «Колорит».  
Україна, 61072, м. Харків, вул. 23-го Серпня, 56.  
Тел.: (057) 757-99-47, 717-51-95, (0572) 54-65-65.  
E-mail: [edit@colorit.com.ua](mailto:edit@colorit.com.ua)  
Свідоцтво про держреєстрацію ДК № 1490 від 10.09.2003 р.

Віддруковано у ТОВ «Колорит».  
Україна, 61072, м. Харків, вул. 23-го Серпня, 56.  
Тел. (057) 717-51-95, факс (057) 717-54-55.