

## **ТЕМА 1. ПРИМЕНЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ**

Начало селекционной работы на научной основе связано с широким использованием метода гибридизации, который в настоящее время является основным методом создания популяций для отбора элитных растений. Различают внутривидовую гибридизацию. Когда скрещиваемые между собой особи принадлежат к одному виду. В результате гибридизации происходит рекомбиногенез – перерекомбинация генетического материала родительских форм. В результате возникает огромное количество новых аллельных сочетаний генов, а с учетом кроссинговера (который не поддается количественному учету), то возможности рекомбиногенеза при внутривидовой гибридизации почти безграничны. Но для селекционера представляет интерес только комбинация генов, которые обуславливают хороший хозяйственный эффект.

Научная (синтетическая) селекция делится на комбинационную и трансгрессивную. Комбинационная селекция заключается в объединении хозяйственно-полезных признаков и свойств родителей. Трансгрессивная – в увеличении или уменьшении доли полезного признака или свойства по сравнению с родительскими формами (положительная или отрицательная трансгрессия). В результате гибридизации могут возникать новообразования – свойства или признаки, которых не было ни у одного из родителей. Например, при скрещивании двух «сладких» (безалкалоидных) форм люпина может возникать «горькая» (алкалоидная), среди яровых форм – озимая, что обусловлено особенностями рекомбинации на генетическом уровне.

Успех селекции во многом зависит от правильно подобранной пары для скрещиваний. Удачная гибридная комбинация во многом определяет успех дальнейшей селекционной работы. В такой гибридной комбинации доля ценных в селекционном плане форм значительно выше, чем в менее удачных и в результате отбор из нее будет значительно эффективнее. При подборе родительских пар для скрещиваний руководствуются двумя принципами:

- по взаимному дополнению;
- по генетической дивергенции.

Принцип взаимного дополнения означает взаимную компенсацию недостатков одного из родителей достоинствами другого, т.е. подбор

осуществляется по наименьшему количеству отрицательных признаков. Надежда на удачную рекомбинацию возрастает, если у обоих родителей часть признаков имеет одинаково высокий уровень или хотя бы у одного – средний.

Подбор пар для скрещивания по генетической дивергенции означает скрещивание генетически отдаленных форм одного вида, т.е. наблюдается эколого-географическая отдаленность родителей друг от друга. При таком подборе пар возникает большая вероятность возникновения трансгрессий из-за того, что в одних тех же локусах, отвечающих за количественный признак, окажутся различные аллели.

Сущность гибридологического анализа, предложенного Г. Менделем, состоит в том, что о генотипе организма судят по признакам его потомков, полученных при определенных скрещиваниях. В основе гибридологического анализа лежит способность к рекомбинации, т.е. перераспределению генов при образовании гамет, что приводит к возникновению новых сочетаний генов. По этим сочетаниям, которые проявляются в потомстве гибридной особи с определенной частотой, можно судить о генотипе родительской формы, а по генотипу родительской формы можно предсказать генотип потомства.

Таким образом, с помощью гибридологического анализа можно установить:

- доминантен или рецессивен исследуемый признак (соответствующий ему ген);
- генотип организма;
- взаимодействие генов и характер этого взаимодействия;
- явление сцепления генов;
- расстояние между генами;
- сцепление генов с полом.

Разработанный Г. Менделем гибридологический анализ включал в себя следующие основные правила:

- для скрещиваний берут особи, различающиеся по 1-3 и более альтернативным признакам;
- родительские формы предварительно в течение 2-3 поколений самоопыляют и проверяют на константность наследования исследуемых признаков;
- скрещивания проводят один раз, а затем размножают гибриды при самоопылении, в поколениях производят количественный учет гибридных организмов, различающихся по изучаемым альтернативным признакам.

Суть гибридологического анализа – определение генетической природы признака путем гибридизации родительских форм и анализа расщепления гибридного потомства с целью выявления закономерностей наследования этого признака.

Основным принципом генетического анализа является анализ единичных (отдельных) признаков. На первом этапе анализируются поколения по каждому признаку отдельно, независимо от других признаков. После выяснения характера наследования отдельного признака анализируется расщепление по паре признаков, и наконец, по всем изучаемым признакам.

Закон расщепления у гибридов  $F_2$  (3:1, 9:3:3:1 и т. п.) проявляется лишь при определенных условиях:

- при равновероятном образовании гибридом всех типов гамет;
- при равной вероятности всевозможных сочетаний гамет при оплодотворении;
- при равной жизнеспособности зигот всех генотипов;
- при полном проявлении признака независимо от условий развития организма.

При несоблюдении этих условий характер расщепления может изменяться.

Перечисленные выше условия создают элемент случайности в расщеплении, поэтому при его анализе необходимо применять специальные математические методы, которые позволяют решить:

- является ли отклонение от теоретически ожидаемого расщепления (3:1, 1:1, 9:3:3:1 и т. п.) неслучайным, вызванным закономерным влиянием каких-то факторов, нарушающих расщепление (например, гибель зигот определенного генотипа);
- отклонение от теоретически ожидаемого расщепления случайно и обусловлено, например, малым объемом анализируемого материала (выборки).

Итак, при изучении наследования признаков фактически полученные данные (число растений или семян, полученных в каждом фенотипическом классе) не всегда соответствуют теоретически ожидаемым величинам, так как законы наследования признаков основываются на теории вероятности и случайном расхождении хромосом в мейозе, случайном образовании различных типов гамет, равновероятном соединении гамет при оплодотворении.

В связи с этим может наблюдаться отклонение числа гибридов, полученных в соответствующем фенотипическом классе, от теоретически ожидаемых результатов расщепления.

Одной из главных причин случайного отклонения фактически полученных данных от теоретически ожидаемых является относительно небольшое число анализируемых гибридных растений.

Критерий хи-квадрат («критерий соответствия», «критерий Пирсона») используется для проверки гипотез путем сравнения фактического распределения с теоретическим.

Вычисление критерия соответствия также основано на принципах нулевой гипотезы, которая предполагает, что между сравниваемыми частотами сопоставляемых рядов нет достоверных различий. С помощью этого метода можно оценить, являются ли отклонения, наблюдаемые в опыте, случайными. Если отклонения оказываются неслучайными, эксперимент следует повторить, а также применить другие методы генетического исследования.

Метод  $\chi^2$  не может быть применен, если значения величин в опыте (количество объектов в классах) выражены в процентах или в относительных числах (долях), а также если в выборке число особей в каком-либо из теоретических классов меньше пяти (оптимальным считается число особей не менее 50).

Особенно широко критерий соответствия используется в генетическом анализе, когда необходимо убедиться в том, является ли обнаруженное отклонение от теоретически ожидаемого расщепления (1:1; 1:2:1; 3:1; 9:3:4; 9:3:3:1; 9:7 и т. д.) отклонением закономерным или оно лежит в пределах возможных случайных колебаний. Этот показатель используется при изучении качественных признаков для оценки соответствия эмпирических данных теоретической предпосылке, нулевой гипотезе ( $H_0$ ). Гипотеза отвергается, если  $\chi_{\text{факт}}^2 > \chi_{\text{теор}}^2$ , и не отвергается, если  $\chi_{\text{факт}}^2 < \chi_{\text{теор}}^2$  или когда фактические и теоретические ожидаемые частоты совпадают ( $\chi^2 = 0$ ).

Теоретически ожидаемые частоты обозначают через  $M$ , а опытные, эмпирически полученные, – через  $m$ . Б. А. Доспехов данные частоты обозначает соответственно через  $F$  и  $f$ , что неудобно, так как через  $F$  обозначают в генетике и селекции соответствующее поколение гибрида, а в дисперсионном анализе  $F$  – это критерий Фишера. Общей мерой отклонения фактических данных от теоретических, т. е. критерия соответствия  $\chi^2$ , будет сумма отношений квадратов разностей между

частотами эмпирического и теоретического распределений к частотам теоретического распределения для данной группы:

$$\chi^2 = \frac{(m_1 - M_1)^2}{M_1} + \frac{(m_2 - M_2)^2}{M_2} + \dots + \frac{(m_n - M_n)^2}{M_n} = \sum \frac{(m - M)^2}{M}.$$

Следует помнить, что в формулу для определения  $\chi^2$  должны подставляться только частоты. Величина  $\chi^2$  зависит от числа степеней свободы. В наиболее типичных случаях число степеней свободы  $\nu$  определяется по формуле

$$\nu = (c - 1) \cdot (k - 1),$$

где  $c$  – число строк;

$k$  – число колонок в анализируемой таблице.

**Пример 1.** В результате расщепления во втором поколении гибридов люпина по алкалоидности были получены следующие результаты: алкалоидных семян – 962 шт., безалкалоидных – 780 шт. Необходимо установить, соответствует ли эмпирическое распределение частей ( $m$ ) теоретически ожидаемому наследованию в соотношении 9 : 7.

Результаты анализа представлены в табл. 1.

Таблица 1. Последовательность расчета критерия  $\chi^2$

Показатели	Расщепление в $F_2$		Сумма
	Алкалоидные	Безалкалоидные	
Ожидаемое расщепление $H_0$	9	7	16
Наблюдаемые частоты $m$	962	780	1742
Ожидаемые частоты $M$	980	762	1742
Разность $m - M$	-18	+18	–
Квадрат разности $(m - M)^2$	324	324	–
Соотношение $\frac{(m - M)^2}{M}$	0,33	0,42	$0,75 = \chi^2$

Ожидаемые частоты определяем умножением теоретически ожидаемой доли растений на общее число наблюдений. Так, доля алкалоидных растений должна быть равна 9/16 и, следовательно, составит:

$$M_1 = 9/16 \cdot 1742 = 980.$$

Доля безалкалоидных растений должна быть равна 7/16 и, следовательно, составит:

$$M_2 = 7/16 \cdot 1742 = 762.$$

$$M_1 + M_2 = 980 + 762 = 1742.$$

Подставляя эмпирические и теоретические ожидаемые частоты в формулу для определения  $\chi^2$ , получают:

$$\chi^2 = \sum \frac{(m - M)^2}{M} = \frac{(962 - 980)^2}{980} + \frac{(780 - 762)^2}{762} = 0,75.$$

**Вывод.** При  $k - 1 = 1$  теоретическое значение  $\chi^2 = 3,84$  (приложение 1). Так как  $\chi^2_{\text{факт}} < \chi^2_{\text{теор}}$ , то нулевая гипотеза не отвергается.

**Пример 2.** От скрещивания красноколосых остистых растений мягкой пшеницы с белоколосыми безостыми растениями получено 15 растений  $F_1$ . Все гибриды  $F_1$  оказались красноколосыми безостыми.

В  $F_2$  было получено четыре фенотипических класса: 50 красноколосых безостых растения, 21 – красноколосое остистое, 16 – белоколосых безостых, 7 – белоколосых остистых.

Необходимо доказать, что фактически полученное в опыте расщепление по фенотипу (50:21:16:7) соответствует теоретически ожидаемому (9:3:3:1).

*Решение.*

Пшеница

Окраска колоса;

Наличие остей.

{ A – красный колос;

{ a – белый колос;

{ B – безостость;

{ b – остистость.

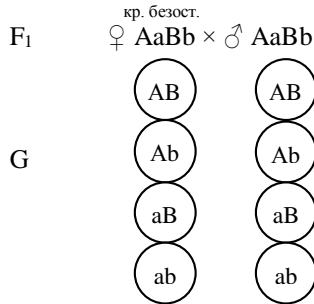
$F_1$  – 15 растения.

$F_2$  – 94 растения.

кр. ост.      бел. безост.

P ♀ AA<sup>кр. ост.</sup>bb × ♂ aaBB

G      (Ab)      (aB)



F<sub>2</sub>

A_B_	красноколосые безостые	9	} 16 частей (94 растения)
A_bb	красноколосые остистые	3	
aaB_	белоколосые безостые	3	
aabb	белоколосые остистые	1	

На 1 часть приходится 5,875 растений (94 растения F<sub>2</sub> : 16 частей).  
Результаты анализа заносим в табл. 2.

Таблица 2. Вычисление критерия  $\chi^2$  при дигибридном скрещивании мягкой озимой пшеницы

Показатели	Расщепление				Сумма
	Красноко лосые безостые	Красноко лосые остистые	Белоколо сые безостые	Белоколо сые остистые	
Ожидаемое расщепление, H <sub>0</sub>	9	3	3	1	16
Наблюдаемые частоты <i>m</i>	50	21	16	7	94
Ожидаемые частоты <i>M</i>	52,875	17,625	17,625	5,875	94
Разность ( <i>m</i> – <i>M</i> )	-2,875	3,375	-1,625	1,125	-
Квадрат разности ( <i>m</i> – <i>M</i> ) <sup>2</sup>	8,27	11,39	2,64	1,27	-
Соотношение $\frac{(m-M)^2}{M}$	0,16	0,65	0,15	0,22	1,18 = $\chi^2$

Ожидаемые частоты определяем умножением теоретически ожидаемой доли растений на общее число наблюдений. Так, доля красноколосых безостых растений пшеницы должна быть равна 9/16 и, следовательно, составит:

$$M_1 = 9/16 \cdot 94 = 52,875.$$

Доля красноколосых остистых растений пшеницы должна быть равна  $3/16$  и, следовательно, составит:

$$M_2 = 3/16 \cdot 94 = 17,625.$$

Доля белоколосых безостых растений пшеницы должна быть равна  $3/16$  и, следовательно, составит:

$$M_3 = 3/16 \cdot 94 = 17,625.$$

Доля белоколосых остистых растений пшеницы должна быть равна  $1/16$  и, следовательно, составит:

$$M_4 = 1/16 \cdot 94 = 5,875.$$

$$M_1 + M_2 + M_3 + M_4 = 52,875 + 17,625 + 17,625 + 5,875 = 94.$$

Подставляя эмпирические и теоретические ожидаемые частоты в формулу для определения  $\chi^2$ , получают:

$$\chi^2 = \sum \frac{(m - M)^2}{M} = \frac{8,27}{52,275} + \frac{11,39}{17,625} + \frac{2,64}{17,625} + \frac{1,27}{5,875} = 1,18.$$

В рассмотренном примере дигибридного скрещивания озимой мягкой пшеницы  $\chi^2$  составит 1,18 (табл. 2).

**Вывод.** Число степеней свободы при четырех фенотипических классах равно 3 ( $n - 1 = 4 - 1 = 3$ ). Стандартное значение  $\chi^2$  для трех степеней свободы составляет 7,81 (приложение 1). Так как  $\chi_{\text{факт}}^2 < \chi_{\text{теор}}^2$ , то нулевая гипотеза не отвергается.

Значение фактического  $\chi^2$  (1,18) оказалось меньше табличного значения  $\chi^2$  (7,81), следовательно, фактически полученное расщепление соответствует теоретически ожидаемому (9:3:3:1).

В соответствии с выданным вариантом рассчитайте критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными и сделайте выводы.

**Задание 1.** У гороха верхушечное расположение цветка доминирует над пазушным. Гомозиготное растение с верхушечными цветками было опылено пыльцой гомозиготного растения с пазушными цветками. Растения  $F_1$  переопылили между собой и получили в  $F_2$  1412 растений с верхушечными цветками и 430 с пазушными цветками.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 2.** У ржи ломкость колоса является доминантным признаком. Гомозиготное растение с ломким колосом было опылено пыльцой растения с нормальным колосом. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 1543 растения с ломким колосом и 482 с нормальным.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 3.** У люпина растрескиваемость бобов доминирует над нерастрескиваемостью. От скрещивания гомозиготного растения с растрескивающимися бобами с растением, имеющим нерастрескивающиеся бобы, получили 25 растений. В результате самоопыления которых, было получено 1404 растения с растрескивающимися бобами и 420 с нерастрескивающимися бобами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 4.** У кормовых бобов плоская форма семян является доминантной. Гомозиготное растение с плоскими семенами было опылено пылью растения с округло-яйцевидными семенами. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 1320 растений с плоскими семенами и 395 с округло-яйцевидными.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 5.** У ячменя пленчатость зерновки доминирует над голозерностью. Скрещивали гомозиготные растения пленчатого сорта с голозерным. От самоопыления растений  $F_1$  получили 652 растения голозерных и 2102 пленчатых в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 6.** У растений дыни оранжевая окраска мякоти доминирует над белой. Гетерозиготное растение, имеющее оранжевую окраску мякоти, при самоопылении дало 1615 растений с оранжевой окраской мякоти и 591 растение с белой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените

**Задание 7.** У гречихи красная окраска растений доминирует над зеленой. Гомозиготное красное растение было опылено пылью гомозиготного зеленого растения. Растения  $F_1$  переопылили между собой и получили в  $F_2$  1975 красных растений и 603 зеленых.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 8.** У растений сои фиолетовая окраска цветков доминирует над белой. Гетерозиготное растение, имеющее фиолетовую окраску цветков, при самоопылении дало 1362 растения с фиолетовой окраски цветка и 409 растений с белой. Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 9.** У клевера красная окраска цветка является доминантной. Гомозиготное растение с красным цветком было опылено пыльцой белоцветкового растения. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 1746 растений с красными цветками и 544 с белыми.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 10.** У примулы красная окраска цветка доминирует над белой. Скрещивали красноцветковые гомозиготные растения с белоцветковыми. От самоопыления растений  $F_1$  получили 2002 растения с красной окраской цветка и 651 белоцветковых в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 11.** У чечевицы растрескиваемость бобов доминирует над нерастрескиваемостью. От скрещивания гомозиготного растения с растрескивающимися бобами с растением, имеющим нерастрескивающиеся бобы, получили в  $F_1$  52 растения. В результате самоопыления которых, было получено 2200 растений с растрескивающимися бобами и 682 с нерастрескивающимися бобами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 12.** У гороха красная окраска цветка доминирует над белой.

Гомозиготное растение с красными цветками было опылено пыльцой гомозиготного растения с белыми цветками. Растения  $F_1$  переопылили между собой и получили в  $F_2$  1724 растения с красными цветками и 593 с белыми цветками.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 13.** У дурмана колючие семенные коробочки доминантный признак по отношению к гладким семенным коробочкам.

Скрещивали гомозиготные растения с колючими семенными коробочками с растением, имеющим гладкие семенные коробочки. От самоопыления растений  $F_1$  получили 954 растения с колючими семенными коробочками и 285 с гладкими в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 14.** У растений овса признак раскидистая метелка доминирует над сжатой. Гетерозиготное растение, имеющее

раскидистую метелку, при самоопылении дало 2275 растений с раскидистой метелкой и 820 растение со сжатой метелкой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 15.** У томата нормальная высота растений доминирует над карликовостью. Скрещивали гомозиготные растения нормальной высоты с карликовыми. От самоопыления растений  $F_1$  получили 813 растений нормальной высоты и 236 карликовых в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 16.** У тыквы белая окраска плода является доминантной.

Гомозиготное растение с белой окраской плода было опылено пыльцой желтоплодного растения. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 1921 растения с белой окраской плода и 615 с желтым плодом.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 17.** У кукурузы устойчивость к ржавчине доминирует над восприимчивостью. Гомозиготное устойчивое растение скрестили с восприимчивым растением. Получили 215 растений  $F_1$ , от самоопыления которых получили 1480 устойчивых растений и 540 восприимчивых растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 18.** У растений сои темно-коричневая окраска боба доминирует над соломенно-желтой. Гетерозиготное растение, имеющее темно-коричневую окраску бобов, при самоопылении дало 1110 растения с темно-коричневую окраску боба и 328 растений с соломенно-желтой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 19.** У фасоли волокнистость створок является рецессивным признаком по отношению к безволокнистости створок.

Гомозиготное растение с безволокнистыми створками боба скрестили с гомозиготным растением, имеющим волокнистые створки боба. Получили 243 растений  $F_1$ , от самоопыления которых получили в  $F_2$  1715 растений с безволокнистыми створками и 543 растений с волокнистыми створками.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 20.** У табака устойчивость к корневым гнилям доминирует над восприимчивостью. От скрещивания устойчивого к корневым гнилям гомозиготного растения с восприимчивым растением. В результате самоопыления которых, было получено 1120 устойчивых растений и 338 восприимчивым.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 21.** У подсолнечника желтая окраска пыльцы доминирует над белой. Скрещивали гомозиготные растения с желтой пыльцой с растением, имеющим белую пыльцу. От самоопыления растений  $F_1$  получили 601 растение с белой пыльцой и 1960 с желтой в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 22.** У арбуза округлая форма плода доминирует над удлинённой. Гомозиготное растение с округлой формой плода скрестили с гомозиготным растением, имеющим удлинённый плод. Получили 100 растений  $F_1$ , от самоопыления которых получили 743 растения с округлой формой плода и 213 растений с удлинённой формой плода.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 23.** У кунжута признак гладкости листа доминирует над морщинистостью листа. Скрещивали гомозиготные растения с гладкими листьями с растением, имеющим морщинистые листья. От самоопыления растений  $F_1$  получили 2014 растений с гладкими листьями и 642 с морщинистыми листьями в  $F_2$ .

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 24.** У моркови желтая окраска плода доминирует над красной. Красноплодное растение было опылено пыльцой гомозиготного желтого растения. Растения  $F_1$  переопылили между собой и получили в  $F_2$  634 красноплодных растений и 1987 желтых.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 25.** У пшеницы белая окраска зерна является рецессивным признаком по отношению к красной окраске. Гомозиготное красное зерно растение скрестили с белозерным растением. Получили 250 растений  $F_1$ , от самоопыления которых получили 1660 растений с красным зерном и 514 растений с белым зерном.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 26.** У сорта пшеницы ген, отвечающий за стекловидную консистенцию зерна доминирует над геном, который обуславливает мучнистую консистенцию зерна, а ген карликовости стебля – над геном нормального роста. Оба признака наследуются независимо.

Гомозиготное растение с стекловидным зерном и карликовым стеблем было опылено пыльцой растения с мучнистым зерном и нормальным ростом. В  $F_1$  получено 162 растения, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 1927 растений со стекловидным зерном и нормальной высотой, 651 растение со стекловидным зерном и карликовым ростом, 620 растений с мучнистой консистенцией и нормальной высотой и 210 растений с мучнистым зерном и карликовым ростом.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 27.** У льна гладкая поверхность лепестков доминирует над гофрированной, а голубая окраска цветка – над белой.

Гетерозиготные по обоим признакам растения были скрещены между собой. В  $F_2$  получено 1784 растения с гладкой поверхностью лепестков и голубой окраской цветка, 598 с гладкой поверхностью лепестков и белой окраской цветка, 548 с гофрированной поверхностью лепестков и голубой окраской цветка и 202 растения с гофрированной поверхностью лепестков и белой окраской цветка.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 28.** У ячменя яровой тип развития доминирует над озимым, а устойчивость к головне – над неустойчивостью.

Проведено скрещивание гомозиготного ярового и устойчивого к головне сорта с озимым и неустойчивым к головне сортом. В  $F_1$  выращено 180 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 2535 растений ярового типа развития и устойчивых к головне, 812 озимого типа и устойчивых, 852 ярового типа и неустойчивых к головне и 281 озимого типа развития и неустойчивого к головне.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 29.** У чечевицы фиолетовая окраска всходов доминирует над зеленой, а раскидистый габитус – над прямостоячим.

Гомозиготное растение с фиолетовыми всходами и раскидистым габитусом было опылено пыльцой растения с зелеными всходами и прямостоячим габитусом. В  $F_1$  получено 211 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 2455 растений с фиолетовыми всходами и раскидистым габитусом, 811 с зелеными всходами и раскидистым габитусом, 862 с фиолетовыми всходами и прямостоячим габитусом, 273 с зелеными всходами и прямостоячим габитусом.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 30.** У арбуза признаки формы плода и его окраски наследуются независимо. Гомозиготное растение с удлинёнными зелеными плодами скрестили с гомозиготным растением, имеющим округлые полосатые плоды. В  $F_1$  получили 120 растений (все имели зеленые плоды округлой формы), а в  $F_2$  – 2831 растение с зеленым и округлым плодом, 961 с зеленой окраской и удлиненной формой плода, 912 с полосатой окраской и округлой формой плода и 315 с полосатой окраской и удлиненной формой плода.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 31.** У ржи лигульность доминирует над безлигульностью, а нормальная форма колоса над ветвистой. Гомозиготные растение с альтернативными признаками скрестили между собой, полученные растения  $F_1$  в результате самоопыления дали следующее потомство: 5054 растения лигульных с нормальной формой колоса, 1701 лигульных с ветвистой формой колоса, 1652 безлигульных с нормальной формой колоса и 563 безлигульных с ветвистой формой колоса.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 32.** У подсолнечника желтая окраска пыльцы доминирует над белой, а полосатая окраска семян – над однотонной.

Гетерозиготные растения  $F_1$  с полосатой окраской цветка и желтой окраской пыльцы были скрещены между собой, в  $F_2$  было получено 1787 растений с полосатой окраской семян и желтой окраской пыльцы, 598 с полосатой окраской семян и белой окраской пыльцы, 562 с однотонной окраской семян и желтой пыльцой и 195 с однотонной окраской семян и белой пыльцой растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 33.** У сорта овса раннеспелость доминирует над позднеспелостью, а раскидистая форма метелки – над сжатой. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное раннеспелое растение со сжатой формой метелки было опылено пыльцой гомозиготного позднеспелого растения с раскидистой метелкой. В  $F_1$  было получено 282 растения, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 2057 растений раннеспелых с раскидистой метелкой, 642 позднеспелых с раскидистой метелкой, 704 раннеспелых со сжатой метелкой и 229 растений позднеспелых со сжатой метелкой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 34.** У тыквы белая окраска плодов является доминантной по отношению к желтой, а дисковидная форма плодов – над сферической. От скрещивания гомозиготного растения, имеющего желтую окраску и дисковидную форму плодов, с гомозиготным растением, имеющим белую окраску и сферическую форму плодов, в  $F_1$  получили 142 растения, в  $F_2$  – 1791 растение с белой окраской плода и дисковидной формой, 601 с желтой окраской плода и дисковидной формой, 552 с белой окраской и сферической формой плода и 198 растений с желтой окраской плода и сферической формой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 35.** У сорта кукурузы устойчивость к ржавчине и гельминтоспориозу доминирует над неустойчивостью к этим болезням. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное растение, устойчивое к ржавчине и гельминтоспориозу, было опылено пыльцой растения, неустойчивого к ржавчине и гельминтоспориозу. В  $F_1$  получено 364 растения. В результате самоопыления полученных гибридов в  $F_2$  было получено 4616 растений устойчивых к обоим болезням, 1491 растений устойчивых к ржавчине и восприимчивых к гельминтоспориозу, 1542 растения восприимчивых к ржавчине и устойчивых к гельминтоспориозу и 521 растение восприимчивых к обоим болезням.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 36.** У свёклы желтая окраска плода доминирует над карминовой, а карминовая окраска гипокотыля над зеленой.

Скрещивали гомозиготные растения свёклы, имеющие желтую окраску корнеплода и карминовую окраску гипокотыля, с растением, имеющим карминовую окраску корнеплода и зеленый гипокотиль. В  $F_1$  получили 120 растений в результате самоопыления которых в  $F_2$  было получено 3972 растений с желтыми корнеплодами и карминовым гипокотилем, 1298 с желтым корнеплодом и зеленым гипокотилем, 1342 с карминовым корнеплодом и карминовым гипокотилем и 445 растений с карминовыми корнеплодами и зеленым гипокотилем.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 37.** У дыни круглая форма плода доминирует над удлиненной, а оранжевая окраска мякоти – над белой. Гетерозиготные по обоим признакам растения были скрещены между собой. В  $F_2$  получено 1291 растение с круглой формой плода и оранжевой окраской мякоти, 452 с удлиненной формой плода и оранжевой окраской мякоти, 411 с круглой формой плода и белой окраской мякоти и 137 растений с удлиненной формой плода и белой окраской мякоти.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 38.** У кунжута гладкость листьев доминирует над морщинистостью, а одинарный плод над тройным. Скрещивали гомозиготные растения, имеющие гладкие листья и одинарный плод с растениями, имеющими морщинистые листья и тройной плод. В  $F_1$  получили 82 растения. От скрещивания растений  $F_1$  между собой было получено в  $F_2$  5591 растение, имеющее гладкие листья и одинарный плод, 1864 растения с гладкими листьями и тройным плодом, 1812 с морщинистыми листьями и одинарным плодом и 622 растения с морщинистыми листьями и тройным плодом.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 39.** У фасоли фиолетовая окраска цветка доминирует над белой, а желтая окраска боба – над зеленой. Гомозиготное растение с фиолетовыми цветками и желтыми бобами было опылено пыльцой растения с белыми цветками и зелеными бобами. В  $F_1$  получено 180 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 3792 растения с фиолетовыми цветками и желтыми бобами, 1213 с белыми цветками и

желтыми бобами, 1301 с фиолетовыми цветками и зелеными бобами, 422 растения с белыми цветками и зелеными бобами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 40.** У кормовых бобов признаки черно-белой окраски цветка и черной окраски рубчика являются доминантными по отношению к белой окраске цветка и светлой окраске рубчика.

Гомозиготное растение с черно-белой окраской цветка и черной окраской рубчика скрестили с растением, имеющим белые семена и светлый рубчик. В  $F_1$  получили 118 растений, а в  $F_2$  – 1715 растений с черно-белыми цветками и черным рубчиком, 530 с черно-белой окраской цветка и светлой окраской рубчика, 586 с белой окраской цветка и черной окраской рубчика и 191 с белой окраской цветка и светлой окраской рубчика.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 41.** У ржи опушенность цветковых чешуй доминирует над неопушенностью, а нормальная форма колоса над ветвистой.

Гомозиготные растение с альтернативными признаками скрестили между собой, полученные растения  $F_1$  в результате самоопыления дали следующее потомство: 3855 растений, имеющих опушенность цветковых чешуй и нормальную форму колоса, 1227 с опушенными цветковыми чешуями и ветвистой формой колоса, 1321 с неопушенными цветковыми чешуями и нормальной формой колоса и 429 растений с неопушенными цветковыми чешуями и ветвистой формой колоса.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 42.** У подсолнечника язычковая форма цветка доминирует над трубчатой, а полосатая окраска семян – над однотонной.

Гетерозиготные растения с язычковой формой цветка и полосатой окраской семян были самоопылены и в  $F_2$  было получено 4001 растение с язычковой формой цветка и полосатыми семенами, 1313 с трубчатой формой цветка и полосатыми семенами, 1391 с язычковой формой цветка и однотонными семенами и 445 с трубчатыми цветками и однотонными семенами растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными

**Задание 43.** У овса нормальная высота доминирует над гигантским, а раскидистая форма метелки – над сжатой. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное нормальной высоты растение со сжатой формой метелки было опылено пыльцой гомозиготного гигантского растения с раскидистой метелкой. В  $F_1$  было получено 181 растение, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 4436 растений нормальной высоты с раскидистой метелкой, 1425 гигантской высоты с раскидистой метелкой, 1511 нормальной высоты со сжатой метелкой и 492 растения гигантской высоты со сжатой метелкой.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 44.** У сои коричневая окраска семян является доминантной по отношению к желтой, а индетерминантный тип роста – над детерминантным. От скрещивания гомозиготного растения, имеющего коричневую окраску семян и индетерминантный рост, с растением, имеющим желтую окраску семян и детерминантный тип роста, в  $F_1$  получили 127 растений, в  $F_2$  – 1911 растений с коричневой окраской семян и индетерминантным типом роста, 621 с коричневой окраской семян и детерминантным типом роста, 662 с желтой окраской семян и индетерминантным типом роста и 198 растений с желтой окраской семян и детерминантным типом роста.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 45.** У дурмана пурпурная окраска цветков доминирует над белой, а колючие семенные коробочки – над гладкими.

От скрещивания гомозиготных родительских форм в  $F_1$  получили 55 растений, в  $F_2$  – 2952 растений пурпурноцветковых с колючими коробочками, 991 белоцветковых с колючими коробочками, 927 пурпурноцветковых с гладкими коробочками и 330 с белыми цветками и гладкими коробочками.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 46.** У люпина серая окраска семян доминирует над черной, а растрескиваемость бобов над нерастрескиваемостью.

Скрещивали гомозиготные растения, имеющие серую окраску семян и растрескивающиеся бобы, с растением, имеющим черную окраску семян и нерастрескивающиеся бобы. В  $F_1$  получили 264 растений в результате самоопыления которых в  $F_2$  было получено 1669 растений с серыми семенами и растрескивающимися бобами, 521 с серыми

семенами и нерастрескивающимися бобами, 582 с черными семенами и растрескивающимися бобами и 187 растений с черными семенами и нерастрескивающимися бобами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 47.** У гороха пурпурная окраска цветков доминирует над белой, а верхушечное расположение цветков – над пазушным. Оба признака наследуются независимо.

Гетерозиготные растения с пурпурными цветками и верхушечным расположением при самоопылении дали 1040 растений с пурпурным цветком и верхушечным расположением, 120 с белыми цветками и пазушным расположением, 320 с пурпурными цветками и пазушным расположением и 360 с белыми цветками и верхушечным расположением.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 48.** У клещевины признак длинных плодоножек и наличие воскового налета на стебле доминирует над признаком коротких плодоножек и отсутствия воскового налета.

Гомозиготное растение, с длинными плодоножками и восковым налетом на стебле, было опылено пыльцой растения, с короткими плодоножками и отсутствием воскового налета. В результате самоопыления полученных гибридов в  $F_2$  было получено 5517 растений с длинными плодоножками и восковым налетом, 1871 с короткими плодоножками и восковым налетом на стебле, 1792 с длинными плодоножками и отсутствием воскового налета и 614 растений с короткими плодоножками и отсутствием воскового налета на стебле.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 49.** У риса округлая форма зерновки доминирует над удлиненной, а низкая кустистость над высокой.

Скрещивали гомозиготные растения, имеющие округлую форму зерновки и высокую кустистость с растениями, имеющими удлиненную форму зерновки и низкую кустистость. От скрещивания растений  $F_1$  между собой было получено в  $F_2$  4514 растений, имеющих округлую форму зерновки и низкую кустистость, 1501 с округлой зерновкой и высокой кустистостью, 1582 с удлиненной зерновкой и низкой кустистостью и 514 с удлиненной зерновкой и высокой кустистостью.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 50.** У томата красная окраска плода доминирует над желтой окраской, а многокамерность плода – над двукамерностью.

Гомозиготное растение с красными многокамерными плодами было опылено пыльцой растения с желтыми двукамерными плодами. В  $F_1$  было получено 15 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 828 растений с красными многокамерными плодами, 251 желтых многокамерных, 93 двукамерных желтых и 287 красных двукамерных.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 51.** У овса безостость, отсутствие подковки, раннеспелость являются доминантными признаками по отношению к остистости, наличию подковки и позднеспелости. От скрещивания гомозиготного растения безостого, раннеспелого и без подковки с растением остистым, позднеспелым и с подковкой в  $F_1$  было получено 125 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 723 растения безостых, без подковки и раннеспелых, 213 растений остистых, без подковки и раннеспелых, 202 растения безостых, без подковки и позднеспелых, 221 безостых, с подковкой и раннеспелых, 72 растения остистых, с подковкой и раннеспелых, 81 безостых, с подковкой и позднеспелых, 68 остистых, без подковки и позднеспелых, 22 остистых, с подковкой и позднеспелых. Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 52.** У ячменя зазубренность остей доминирует над гладкостью, двурядный тип колоса – над многорядным, а антоциановая окраска междоузлий – над зеленой.

Гомозиготное растение с зазубренными остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий было скрещено с растением, имеющим гладкие ости, многорядный колос и зеленую окраску междоузлий. В  $F_1$  было получено 41 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 2021 растений с зазубренными остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 668 с зазубренными остями, двурядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 643 с гладкими остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 680 с зазубренными остями, многорядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 225 с зазубренными остями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 248 с гладкими остями, двурядным колосом и зеленой

окраской междоузлий, 212 с гладкими остями, многорядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 75 с гладкими остями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 53.** Скрестили между собой две формы фасоли, различающиеся по трем парам альтернативных признаков. Одна форма белоцветковая с зелеными бобами и черными семенами, другая – с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами.

Получили 115 растений  $F_1$ . Все они оказались с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами. От самоопыления их получили 2151 растение с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 713 с белыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 652 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 741 с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 230 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами, 196 с белыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 243 с белыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 77 белыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 54.** У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннеспелость – над позднеспелостью, а устойчивость к ржавчине – над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо.

Гомозиготное растение со сжатой метелкой, раннеспелое и устойчивое к ржавчине было опылено пылью растения, имеющего альтернативные признаки. В  $F_1$  было получено 211 растений, от самоопыления которых получено 1715 растений с раскидистой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине, 571 с сжатой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине, 581 с раскидистой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 553 с раскидистой метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 191 с сжатой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 173 с сжатой метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 159 с раскидистой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине, 63 с сжатой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 55.** У риса округлая форма зерновки доминирует над удлинённой, а низкая кустистость над высокой, а наличие лигулы над ее отсутствием. Скрещивали гомозиготные растения, имеющие округлую форму зерновки, высокую кустистость и лигулу с растениями с удлинённой формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульными. От скрещивания растений  $F_1$  между собой было получено в  $F_2$  567 растений, имеющих округлую форму зерновки, низкую кустистость и наличие лигулы, 190 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и лигульных, 187 с удлинённой зерновкой, низкой кустистостью и лигульных, 202 с округлой зерновкой, низкой кустистостью и безлигульных, 74 с удлинённой формой зерновки, высокой кустистостью и лигульных, 68 с удлинённой формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульных, 72 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных, 21 растение с удлинённой зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 56.** У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян – над однотонной, желтая окраска пыльцы – над белой. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные по трем признакам растения были переопылены между собой. В результате такого опыления получено 2614 растений с панцирными, полосатыми семянками и желтой окраской пыльцы, 372 с панцирными, полосатыми семянками и белой окраской пыльцы, 351 с беспанцирными, полосатыми семянками и желтой окраской пыльцы, 369 с панцирными, однотонными семянками и желтой окраской пыльцы, 125 с беспанцирными, полосатыми семянками и белой окраской пыльцы, 112 с беспанцирными, однотонными семянками и желтой окраской пыльцы, 131 с панцирными, однотонными семянками и белой окраской пыльцы, 42 с беспанцирными, однотонными семянками и белой окраской пыльцы растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 57.** У ячменя зазубренность остей доминирует над гладкостью, двурядный тип колоса – над многорядным, а антоциановая окраска междоузлий – над зеленой.

Гомозиготное растение с зазубренными остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий было скрещено с растением, имеющим гладкие ости, многорядный колос и зеленую окраску

междоузлий. В  $F_1$  было получено 18 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 1212 растений с зазубренными остями, двурядным типом колоса и антоциановой окраской междоузлий, 411 с зазубренными остями, двурядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 397 с гладкими остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 405 с зазубренными остями, многорядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 152 с зазубренными остями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 121 с гладкими остями, двурядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 112 с гладкими остями, многорядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 37 растений с гладкими остями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 58.** У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса – над геном остистости, а ген красной окраски колоса – над геном белой окраски. Признаки наследуются независимо.

В результате самоопыления гетерозиготного растения, имеющего все три признака в доминантном состоянии, было получено 845 растений с опушенным, безостым колосом красной окраски, 250 с опушенным, безостым колосом белой окраски, 261 с неопушенным, безостым колосом красной окраски, 301 с опушенным, остистым колосом красной окраски, 100 с неопушенным, остистым колосом красной окраски, 87 с неопушенным, безостым колосом белой окраски, 89 с опушенным, остистым колосом белой окраски, 31 с неопушенным, остистым колосом белой окраски.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 59.** У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян – над однотонной, желтая окраска пыльцы – над белой. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные по трем признакам растения были переопылены между собой. В результате такого опыления получено 987 растений с панцирными, полосатыми семянками и желтой окраской пыльцы, 314 с панцирными, полосатыми семянками и белой окраской пыльцы, 298 с беспанцирными, полосатыми семянками и желтой окраской пыльцы, 351 с панцирными, однотонными семянками и желтой окраской пыльцы, 96 с беспанцирными, полосатыми семянками и белой окраской

пыльцы, 98 с беспанцирными, однотонными семянками и желтой окраской пыльцы, 112 с панцирными, однотонными семянками и белой окраской пыльцы, 31 с беспанцирными, однотонными семянками и белой окраской пыльцы растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 60.** У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннеспелость – над позднеспелостью, а устойчивость к ржавчине – над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо.

Гомозиготное растение со сжатой метелкой, раннеспелое и устойчивое к ржавчине было опылено пылью растения, имеющего альтернативные признаки. В  $F_1$  было получено 17 растений, от самоопыления которых получено 1352 растения с раскидистой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине растения, 450 с сжатой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине, 470 с раскидистой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 420 с раскидистой метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 152 с сжатой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 138 с сжатой метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 164 с раскидистой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине, 42 с сжатой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 61.** У сортов гороха верхушечное расположение цветков доминирует над пазушным, высокий рост стебля – над низким, а пергаментный слой в створках боба – над беспергаментным. Признаки наследуются независимо.

Гетерозиготные растения с верхушечными цветками, высоким стеблем и бобами с пергаментным слоем были переопылены между собой. В результате получили 1246 растений с верхушечными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 411 с пазушными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 428 с верхушечными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 396 с верхушечными цветками, высоким ростом и беспергаментным слоем в створках, 140 с пазушными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 126 с пазушными цветками, высоким ростом и беспергаментным слоем в створках, 164 с верхушечными цветками, низким ростом и

беспергаментным слоем в створках, 42 с пазушными цветками, низким ростом и беспергаментным слоем в створках,

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 62.** Скрестили между собой две формы фасоли, различающиеся по трем парам альтернативных признаков. Одна форма белоцветковая с зелеными бобами и черными семенами, другая – с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами. Получили 128 растений  $F_1$ . Все они оказались с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами. От самоопыления их получили 1674 растения с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 562 с белыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 548 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 520 с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 187 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами, 165 с белыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 191 с белыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 64 белыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 63.** У риса округлая форма зерновки доминирует над удлиненной, а низкая кустистость над высокой, наличие лигулы над ее отсутствием. Скрещивали гомозиготные растения, имеющие округлую форму зерновки и высокую кустистость и лигулу с растениями с удлиненной формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульными. В  $F_1$  получили 19 растений. От скрещивания растений  $F_1$  между собой было получено в  $F_2$  1566 растений имеющих округлую форму зерновки, низкую кустистость и наличие лигулы, 537 с округлой зерновкой, низкой кустистостью и безлигульных, 512 с удлиненной зерновкой и низкой кустистостью и лигульных, 522 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и лигульных, 178 с удлиненной формой зерновки, высокой кустистостью и лигульных, 167 с удлиненной формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульных, 182 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных, 59 с удлиненной зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 64.** У овса безостость, отсутствие подковки, раннеспелость являются доминантными признаками по отношению к остистости,

наличие подковки и позднеспелости. От скрещивания гомозиготного растения безостого, раннеспелого и без подковки с растением позднеспелым, остистым и с подковкой в  $F_1$  было получено 113 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 679 растений безостых, без подковки и раннеспелых, 226 растений остистых, без подковки и раннеспелых, 241 растение безостых, без подковки и позднеспелых, 212 безостых, с подковкой и раннеспелых, 81 растение остистых, с подковкой и раннеспелых, 69 безостых, с подковкой и позднеспелых, 76 остистых, без подковки и позднеспелых, 27 остистых, с подковкой и позднеспелых.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 65.** У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса – над геном остистости, а ген красной окраски колоса – над геном белой окраски. Признаки наследуются независимо.

В результате самоопыления гетерозиготного растения, имеющего все три признака в доминантном состоянии, было получено 972 растения с опушенным, безостым колосом красной окраски, 328 с опушенным, безостым колосом белой окраски, 313 с неопушенным, безостым колосом красной окраски, 336 с опушенным, остистым колосом красной окраски, 112 с неопушенным, остистым колосом красной окраски, 121 с неопушенным, безостым колосом белой окраски, 98 с опушенным, остистым колосом белой окраски, 35 с неопушенным, остистым колосом белой окраски.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 66.** У сортов гороха верхушечное расположение цветков доминирует над пазушным, высокий рост стебля – над низким, а пергаментный слой в створках боба – над беспергаментным. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные растения с верхушечными цветками, высоким стеблем и бобами с пергаментным слоем были переопылены между собой. В результате получили 1920 растений с верхушечными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 661 с пазушными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 637 с верхушечными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 682 с верхушечными цветками, высоким ростом и беспергаментным слоем в створках, 220 с пазушными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 238 с

пазушными цветками, высоким ростом и безпергаментным слоем в створках, 197 с верхушечными цветками, низким ростом и безпергаментным слоем в створках, 74 с пазушными цветками, низким ростом и безпергаментным слоем в створках,

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 67.** Скрестили между собой две формы фасоли, различающиеся по трем парам альтернативных признаков. Одна форма белоцветковая с зелеными бобами и черными семенами, другая – с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами.

Получили 142 растений  $F_1$ . Все они оказались с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами. От самоопыления их получили 2232 растения с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 731 с белыми цветками, желтыми бобами и черными семенами, 759 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 713 с фиолетовыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 245 с фиолетовыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами, 263 с белыми цветками, желтыми бобами и белыми семенами, 221 с белыми цветками, зелеными бобами и черными семенами, 83 белыми цветками, зелеными бобами и белыми семенами.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 68.** У ячменя зазубренность остей доминирует над гладкостью, двурядный тип колоса – над многорядным, а антоциановая окраска междоузлий – над зеленой.

Гомозиготное растение с зазубренными остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий было скрещено с растением, имеющим гладкие ости, многорядный колос и зеленую окраску междоузлий. В  $F_1$  было получено 120 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 1280 растений с зазубренными остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 423 с зазубренными остями, двурядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 404 с гладкими остями, двурядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 448 с зазубренными остями, многорядным колосом и антоциановой окраской междоузлий, 147 с зазубренными остями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 161 с гладкими остями, двурядным колосом и зеленой окраской междоузлий, 114 с гладкими остями, многорядным колосом и

антоциановой окраской междоузлий, 49 с гладкими осями, многорядным колосом и зеленой окраской междоузлий.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 69.** У риса округлая форма зерновки доминирует над удлинённой, низкая кустистость над высокой, а наличие лигулы над ее отсутствием.

Скрещивали гомозиготные растения, имеющие округлую форму зерновки, высокую кустистость и лигулу с растениями с удлинённой формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульными. В  $F_1$  получили 32 растения. От скрещивания растений  $F_1$  между собой было получено 1572 растения имеющих округлую форму зерновки, низкую кустистость и наличие лигулы, 537 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и лигульных, 552 с удлинённой зерновкой и низкой кустистостью и лигульных, 497 с округлой зерновкой, низкой кустистостью и безлигульных, 182 с удлинённой формой зерновки, высокой кустистостью и лигульных, 169 с удлинённой формой зерновки, низкой кустистостью и безлигульных, 191 с округлой зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных, 61 с удлинённой зерновкой, высокой кустистостью и безлигульных растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 70.** У овса безостость, отсутствие подковки и раннеспелость являются доминантными признаками по отношению к остистости, наличию подковки и позднеспелости.

От скрещивания гомозиготного растения безостого, раннеспелого и без подковки с растением позднеспелым, остистым и с подковкой в  $F_1$  было получено 113 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 1060 растений безостых, без подковки и раннеспелых, 381 растение остистое, без подковки и раннеспелых, 341 растение безостое, без подковки и позднеспелое, 315 безостых, с подковкой и раннеспелых, 121 растение остистое, с подковкой и раннеспелых, 109 безостых, с подковкой и позднеспелых, 137 остистых, без подковки и позднеспелых, 40 остистых, с подковкой и позднеспелых.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 71.** У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса –

над геном остистости, а ген красной окраски колоса – над геном белой окраски. Признаки наследуются независимо.

В результате самоопыления гетерозиготного растения, имеющего все три признака в доминантном состоянии, было получено 1980 растений с опушенным, безостым колосом красной окраски, 631 с опушенным, безостым колосом белой окраски, 680 с неопушенным, безостым колосом красной окраски, 671 с опушенным, остистым колосом красной окраски, 220 с неопушенным, остистым колосом красной окраски, 243 с неопушенным, безостым колосом белой окраски, 198 с опушенным, остистым колосом белой окраски, 74 с неопушенным, остистым колосом белой окраски.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 72.** У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян – над однотонной, желтая окраска пыльцы – над белой. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные по трем признакам растения были переопылены между собой. В результате такого опыления получено 2225 растений с панцирными, полосатыми сеянками и желтой окраской пыльцы, 741 с панцирными, полосатыми сеянками и белой окраской пыльцы, 702 с беспанцирными, полосатыми сеянками и желтой окраской пыльцы, 781 с панцирными, однотонными сеянками и желтой окраской пыльцы, 250 с беспанцирными, полосатыми сеянками и белой окраской пыльцы, 212 с беспанцирными, однотонными сеянками и желтой окраской пыльцы, 261 с панцирными, однотонными сеянками и белой окраской пыльцы, 83 с беспанцирными, однотонными сеянками и белой окраской пыльцы растений.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 73.** У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннеспелость – над позднеспелостью, а устойчивость к ржавчине – над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо.

Гомозиготное растение со сжатой метелкой, раннеспелое и устойчивое к ржавчине было опылено пыльцой растения, имеющего альтернативные признаки. В  $F_1$  было получено 112 растений, от самоопыления которых получено 2459 растений с раскидистой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине, 812 с сжатой метелкой, раннеспелых и устойчивых к ржавчине, 843 с раскидистой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 851 с раскидистой

метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 280 с сжатой метелкой, позднеспелых и устойчивых к ржавчине, 224 с сжатой метелкой, раннеспелых и неустойчивых к ржавчине, 261 с раскидистой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине, 92 с сжатой метелкой, позднеспелых и неустойчивых к ржавчине.

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 74.** У сортов гороха верхушечное расположение цветков доминирует над пазушным, высокий рост стебля – над низким, а пергаментный слой в створках боба – над беспергаментным. Признаки наследуются независимо.

Гетерозиготные растения с верхушечными цветками, высоким стеблем и бобами с пергаментным слоем были переопылены между собой. В результате получили 2060 растений с верхушечными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 691 с пазушными цветками, высоким ростом и пергаментным слоем в створках, 652 с верхушечными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 624 с верхушечными цветками, высоким ростом и беспергаментным слоем в створках, 220 с пазушными цветками, низким ростом и пергаментным слоем в створках, 198 с пазушными цветками, высоким ростом и беспергаментным слоем в створках, 243 с верхушечными цветками, низким ростом и беспергаментным слоем в створках, 77 с пазушными цветками, низким ростом и беспергаментным слоем в створках,

Вычислите критерий  $\chi^2$  и оцените соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

## ТЕМА 2. ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

Отдаленным гибридам  $F_1$ , свойствен *промежуточный тип* наследования признаков. Если же в скрещивание вовлечены дикие формы растений, то в  $F_1$ , чаще всего доминируют их признаки.

По фенотипу часть гибридов бывает похожа на одну родительскую форму, часть на другую, у некоторых же из них развиваются совершенно новые признаки.

Например, у гибридов  $F_1$  от скрещивания подсолнечника с топинамбуром проявляется полный иммунитет к заболеваниям, около 96% их оказываются многолетними формами. У пшенично-пырейных гибридов  $F_1$  доминируют признаки пырея: многолетний образ жизни, высокая морозостойкость, устойчивость к грибным болезням, длинный рыхлый колос, прочная соломина. При скрещивании культурных видов картофеля с дикими гибриды обычно имеют длинные столоны, мелкие клубни и отличаются очень небольшой продуктивностью. Для их окультуривания проводят до пяти – восьми повторных скрещиваний с культурными сортами. У растений первого поколения межвидовых гибридов проявляется гетерозис.

В  $F_2$  (при условии завязывания жизнеспособных семян) наблюдается широкий спектр формообразовательных процессов.

Г. К. Мейстер, изучая формообразование пшенично-ржаных гибридов, обнаружил среди них много редких разновидностей и форм, совершенно не встречающихся среди распространенных видов пшеницы.

Особенности формообразовательного процесса при отдаленной гибридизации растений лучше всего изучены Н. В. Цициным и Г. Д. Лапченко в скрещивании пшеницы с пыреем. Гибриды от скрещивания пшеницы мягкой ( $2n = 42$ ) с пыреем сизым ( $2n = 42$ ) при повторном опылении пшеницей в  $F_2$ – $F_3$  и старших поколениях дают большое разнообразие констатных форм.

Это определяется:

- случайным перераспределением хромосом в мейозе и образованием анеуплоидов;

- различиями в экспрессии генов, находящихся в гемизиготном состоянии (одна доза);
- спонтанными мутационными процессами (например, отдельные хромосомы эгилопса и пырея могут вызывать мутации);
- существование генетических систем, контролирующих передачу унивалентных хромосом;
- преимущественное участие в процессах оплодотворения гамет со сбалансированными наборами хромосом;
- летальность гамет, зигот и семян с несбалансированными наборами хромосом.

При отдаленной гибридизации часто встречаются с фактором нескрещиваемости (несовместимости) растений. Причиной этого является систематическая отдаленность и связанное с этим биологическое несоответствие:

- пыльца сорта-опылителя не прорастает на рыльце опыляемого растения;
- пыльца прорастает, но пыльцевые трубки растут очень медленно, и в результате старения яйцеклетки оплодотворения не происходит. Чаще всего причиной является разная длина столбика пестика у родительских форм, при этом отмечаются разрывы пыльцевых трубок в столбике;
- оплодотворение происходит, но зародыш гибнет на разных этапах онтогенеза.

Основная причина нескрещиваемости или затруднений при отдаленной гибридизации заключается в генетическом, физиологическом и структурном несоответствии гамет генетически отдаленных форм.

Степень такого несоответствия (несовместимости родительских форм) при гибридизации бывает различной. В этой связи скрещивания, не обнаруживающие несовместимости (вне зависимости от ботанического таксона, которому принадлежат родительские формы), принято называть конгруэнтными, а скрещивания, при которых несовместимость присутствует – инконгруэнтными.

Для преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации

применяют следующие методы:

- использование смеси пыльцы;
- повторное или многократное опыление с нанесением достаточного количества пыльцы;
- нанесение на рыльце физиологически активных веществ или воздействие физическими факторами;
- нанесение на рыльце опыляемых цветков кусочков или секрета рылец отцовского компонента;
- укорачивание столбика завязи;
- использование метода посредника (при скрещивании двух видов растений растений вводится третий вид, скрещивающийся хотя бы с одним из намеченных видов);
- предварительное вегетативное сближение скрещиваемых видов;
- изменение уровня пloidности родительских форм.

### Задания для самостоятельной работы

**Задание 1.** Провести анализ гибридных плодов и семян от реципрокных скрещиваний *R. nigrum* × *Gr. reclinata* и определить характер наследования признаков (табл. 2.1.).

Таблица 2.1. Анализ гибридных плодов и семян от реципрокных скрещиваний *R. nigrum* × *Gr. Reclinate*

Признак	Комбинация скрещивания			
	<i>R. nigrum</i> × <i>Gr. reclinata</i>	<i>Gr. reclinata</i> × <i>R. nigrum</i>	Смородина	Крыжовник
<b>Плод</b>				
Масса, г	1,4-1,7	3,5-4,5	1,2-1,9	2,3-2,6
Форма	округлая	Округло-овальная	округлая	округлая
Диаметр, мм	8-10	21-23	4-7	10-13
Окраска	черная	темно-бордовая	черная	зеленая
Поверхность	не опушенная	опушенная	не опушенная	опушенная
<b>Семена</b>				
Количество, шт.	8-34	6-19	28-46	16-25
Масса, мг	2,2-2,5	4,5-6,0	1,8-2,3	4,2-5,6
Поверхность	гладкая	ребристая	гладкая	ребристая
Всхожесть, %	25,6-29,6	7,9-8,3	73-78	51-55

**Задание 2.** Проанализировать межродовые гибриды по морфологическим, биологическим и хозяйственным признакам, найти

отличия от исходных родительских форм, установить новообразования и характер наследования (табл. 2.2.).

Таблица 2.2. Морфо-анатомические и биологические особенности родительских форм смородины черной и крыжовника и межродовых гибридов от реципрокных скрещиваний

Признак	Смородина	Крыжовник	R. nigrum × Gr. reclinata	Gr. reclinata × R. nigrum
<b>Куст</b>	высокий	среднерослый	гетерозиготный	гетерозиготный
<b>Побег окраска</b>	темно-коричневая	темно-буро-серая	буровато-коричневая	буро-серая
поверхность	гладкая	шелушащаяся	сильно шелушащаяся	слабо шелушащаяся
<b>Почки форма</b>	заостренная	овально-заостренная	удлиненно-коническая	удлиненно-заостренная
окраска	светло-коричневая	темно-коричневая	буро-коричневая	зеленовато-коричневая
положение	сильно отклонены	отклонены	сильно отклонены	отклонены
количество в пазухах листа	1	1	1-2	1
<b>Лист</b>				
длина, см	6,42	3,96	4,26	5,64
ширина, см	6,78	4,52	4,38	5,12
форма	5-лопастная	3-5-лопастная	3-5-лопастная	3-5-лопастная
окраска	светло-зеленая	темно-зеленая	темно-зеленая	темно-зеленая
край	мелко-зубчатый	крупно-городчатый	крупно-зубчатый	двояко-зубчатый
эфирные железки	есть	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Черешок</b>				
длина, см	4,51	1,95	2,27	2,67
<b>Цветочная кисть</b>				
длина, см	5,34	1,8	3,97	3,81
количество цветков, шт	8,45	1-2	9,4	1-5
<b>Цветок</b>				
длина, мм	7,54	9,38	7,22	8,32
диаметр, мм	8,03	4,32	9,21	12,4
завязь	средняя	крупная	крупная	крупная
<b>Ягода</b>				
форма	округлая	овальная	округлая	-
масса, г	1,2	3,7	1,6	-
окраска	черная	желто-зеленая	черная	-
<b>Плодовитость</b>	хорошая	хорошая	одиночные плоды	устойчивая стерильность

### ТЕМА 3. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Мутагенез принципиально отличается от гибридизации. Гибридизация приводит к рекомбинации генов родительских форм, возникают новые комбинации родительских аллелей. При мутагенезе может изменяться ген или небольшая часть генов.

Генетически стойкие изменения в генах и хромосомах называют мутациями, а измененные гены – мутировавшими. В природе возникновение мутационных форм – один из основных факторов эволюционного процесса и в то же время это один из способов создания популяций для отбора в селекции.

Мутантные формы по способу возникновения делятся на спонтанные (естественные) и индуцированные (искусственные). Мутации могут происходить на разном уровне организации генома. В зависимости от этого они подразделяются на точковые (мутации отдельного гена), хромосомные и геномные (мутация всего генома в целом). Наибольший интерес представляют точковые мутации (микромутации), вызывающие отдельные физиологические изменения, например, проявление раннеспелости, изменение количественных признаков – увеличение размера зерна, или содержание биополимеров (белка, жира, углеводов), повышение устойчивости к полеганию, болезням и вредителям, короткостебельности и др.

Если возникает доминантная мутация, то ее можно обнаружить уже в первый год ( $M_1$ ), например, в виде измененного колоса. В  $M_2$  будет наблюдаться расщепление по этой мутации. Рецессивная мутация проявляется лишь в  $M_2$ , когда измененный ген окажется в гомозиготном состоянии. Такая гомозиготная по мутантному гену форма не будет давать расщепления в последующих поколениях. Следует отметить, что большинство получаемых мутаций являются рецессивными.

Спонтанные мутации возникают слишком редко, поэтому применяют индуцированный мутагенез, который в зависимости от характера используемых мутагенов делится на физический и химический. Физические мутагены – ионизирующие излучения, температура, ультразвук, механическое воздействие, лазерные и ультрафиолетовые лучи, а химические мутагены – химические вещества различной природы.

Физическими мутагенами можно обрабатывать как целое растение, так и отдельные его части. В селекции предпочитают облучение сухих

семян, а также органов, которые служат для вегетативного размножения растений. У многолетних плодовых растений облучают черенки, поскольку размножение осуществляется вегетативно и генетическая природа семян неизвестна. Облучение может быть однократным, многократным и хроническим. Оптимальные дозы ионизирующего облучения устанавливаются эмпирически. Экспериментально доказано, что наиболее приемлемыми при обработке семян являются дозы в половину критической, что обеспечивает достаточно большой выход мутаций. Критической дозой радиации называется доза, при которой наблюдается сильное угнетение и гибель примерно половины организмов, но значительная часть их (30-40 %) доживает до плодоношения.

Химический мутагенез стали применять позднее после открытия супермутагенов – веществ, обеспечивающих стопроцентный выход мутаций. Между физическим и химическим мутагенезом имеются существенные различия. Так химические мутагены действуют более мягко, дают больший выход микромутаций и меньший выход хромосомных, но химические мутагены – это высокотоксичные вещества, многие из которых быстро разлагаются.

При воздействии мутагена мутации могут произойти только в части клеток. В результате могут появиться растения, у которых часть тканей мутантна, а часть – не мутантна. Такие формы называют химерами, которые могут изменить форму, окраску плодов, побега, листа.

Мутагенез используется в селекции большей частью на самоопыляющихся и вегетативно размножаемых растениях. Часто мутагенез сочетают с гибридизацией, что расширяет формообразовательный процесс в селекции растений.

### **Задания для самостоятельной работы**

**Задание 1.** Установить характер мутаций морфологических признаков растений люпина, выращенных из обработанных семян  $^{60}\text{Co}$  в дозе 250-500 Гр.

**Материал и оборудование:** ящики с растениями люпина белого или желтого, выращенные из семян, обработанных  $^{60}\text{Co}$  в дозе 250-500 Гр.

За растениями на протяжении вегетационного периода ведутся наблюдения по фазам развития растений и отмечаются видимые изменения. Контролем служат растения данного сорта, которые не

обрабатывались радиоактивным кобальтом. Результаты наблюдений заносятся в таблицу 3.1.

Проанализируйте полученные результаты.

Таблица 3.1. Степень выраженности морфологических признаков у растений люпина, выращенных из обработанных и необработанных семян <sup>60</sup>Со.

Признаки	Степень выраженности	Индекс	Без обработки (контроль)	Обработанные семена
1	2	3	4	5
<b>Зерно:</b> горькое вещество	отсутствует	1		
	имеется	9		
<b>Растение:</b> высота (вегетативная стадия)	низкая	3		
	средняя	5		
	высокая	7		
<b>Лист:</b> интенсивность зеленой окраски до периода бутонизации	светлая	3		
	средняя	5		
	темная	7		
<b>Стебель:</b> антоциановая окраска до бутонизации	отсутствует	1		
	слабая	3		
	средняя	5		
	сильная	7		
<b>Время цветения:</b> по отношению к контролю	ранее	3		
	среднее	5		
	позднее	7		
<b>Растение:</b> высота в начале цветения	низкая	3		
	средняя	5		
	высокая	7		
<b>Центральный листочек:</b> длина	короткая	3		
	средняя	5		
	длинная	7		
<b>Центральный листочек:</b> ширина	узкая	3		
	средняя	5		
	широкая	7		
<b>Цветок:</b> окраска крыльев	белая	1		
	синева-белая	2		
	синяя	3		
	фиолетовая	4		
	розовая	5		
	светло-желтая	6		
	темно-желтая	7		
<b>Цветок:</b> окраска кончика лодочки	желтая	1		
	сине-черная	2		
<b>Растение:</b> тип роста	детерминантный	1		
	индетерминантный	2		

Продолжение табл.3.1.

1	2	3	4	5
<b>Время зеленой спелости</b>	ранее среднее позднее	3 5 7		
<b>Высота заложения первого соцветия при зеленой спелости</b>	очень низкая низкая средняя высокая	1 3 5 7		
<b>Растение:</b> высота на стадии зеленой спелости	низкая средняя высокая	3 5 7		
<b>Боб:</b> длина	короткая средняя длинная	3 5 7		
<b>Время полной спелости</b>	раннее среднее позднее	3 5 7		
<b>Зерно:</b> орнамент	отсутствует имеется	1 9		
<b>Зерно:</b> окраска орнамента	бежевая коричневая серая черная многоцветная	1 2 3 4 5		
<b>Зерно:</b> распределение орнамента	полное полное, без брови спинное брюшное только бровь	1 2 3 4 5		
<b>Зерно:</b> плотность орнамента	редкая средняя плотная очень плотная	3 5 7 9		
<b>Зерно:</b> масса 1000 зерен	низкая средняя высокая	3 5 7		

**Задание 2.** Установить характер мутаций морфологических признаков растений клевера, выращенных из обработанных семян радиоактивным кобальтом.

**Материал и оборудование:** ящики с растениями клевера, выращенные из семян, обработанных  $^{60}\text{Co}$ .

За растениями на протяжении вегетационного периода первого года жизни ведутся наблюдения по фазам развития растений и отмечаются видимые изменения. Контролем служат растения данного

сорта, которые не обрабатывались радиоактивным кобальтом. Результаты наблюдений заносятся в таблицу 3.2.

Проанализируйте полученные результаты.

Таблица 3.2. Степень выраженности морфологических признаков у растений клевера, выращенных из обработанных и необработанных семян <sup>60</sup>Со.

Признаки	Степень выраженности	Индекс	Без обработки (контроль)	Обработанные семена
1	2	3	4	5
<b>Куст:</b> форма	развалистый	3		
	полуразвалистый	5		
	полупрямостоячий	7		
	прямостоячий	9		
<b>Лист:</b> окраска	светло-зеленая	3		
	зеленая	5		
	темно-зеленая	7		
<b>Лист:</b> форма центрального листочка	удлиненная	3		
	яйцевидная	5		
	овальная	7		
	округлая	9		
<b>Лист:</b> длина центрального листочка	короткая	3		
	средняя	5		
	длинная	7		
<b>Лист:</b> ширина центрального листочка	узкая	3		
	средняя	5		
	широкая	7		
<b>Лист:</b> интенсивность белой метки	отсутствует	1		
	слабая	3		
	средняя	5		
	сильная	7		
	очень сильная	9		
<b>Стебель:</b> длина	очень короткая	1		
	короткая	3		
	средняя	5		
	длинная	7		
	очень длинная	9		
<b>Стебель:</b> количество междоузлий	мало	3		
	среднее	5		
	много	7		
<b>Стебель:</b> опушение	отсутствует	3		
	слабое	5		
	среднее	7		
<b>Прилистники:</b> размер	мелкие	3		
	средние	5		
	крупные	7		

Продолжение таблицы 3.2.				
1	2	3	4	5
<b>Прилистники:</b> опушение	отсутствует	1		
	слабое	3		
	среднее	5		
	сильное	7		
<b>Прилистники:</b> окраска	светло-зеленая	1		
	зеленая	3		
	зеленая с антоцианом	5		
	темно-зеленая	7		
<b>Время цветения</b>	очень раннее	1		
	раннее	3		
	среднее	5		
	позднее	7		
	очень позднее	9		
<b>Соцветие:</b> форма	удлиненная	3		
	удлиненно- шаровидная	5		
	шаровидная	7		
<b>Соцветие:</b> степень рыхлости	рыхлая	3		
	средняя	5		
	плотная	7		
<b>Соцветие:</b> окраска	светло-фиолетовая	3		
	бледно-розовая	5		
	розовая	7		
	красная	9		

## ТЕМА 4. ПОЛИПЛОИДИЯ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Полиплоидия – это геномная мутация, которая затрагивает всю систему генотипа, приводящая чаще всего к кратному увеличению числа хромосом. В селекции и генетике полиплоидия решает следующие задачи:

- повышение продуктивности растений;
- преодоление несовместимости;
- преодоление межвидовой и межродовой нескрещиваемости;
- восстановление плодовитости у отдельных гибридов;
- закрепление гетерозиса;
- проведение синтеза и ресинтеза видов;
- установление групп сцепления при проведении генетического анализа.

В селекции используется кратное увеличение модального (основного) числа хромосом внутри вида – автополиплоидия, некратное изменение их числа – анеуплоидия (или гетероплоидия), и объединение геномов различных видов – аллоплоидия, получение и использование растений с одинарным ( $n$ ) числом хромосом – гаплоидия. Полиплоиды широко распространены в природе, которые в процессе эволюции возникали спонтанно, образуя в пределах рода целые ряды видов (пшеница, овес, просо, картофель, яблоня, земляника и др.). полиплоидные виды, имеющие большее число хромосом по сравнению с видами с меньшим их числом, имеют повышенную урожайность и крупность плодов. Полиплоидные виды одного рода составляют полиплоидный ряд. Среди полиплоидных видов выделяются виды с оптимальным уровнем плоидности, отличающиеся ценными хозяйственно-полезными признаками.

По способу возникновения полиплоиды могут быть митотическими и мейотическими (образование нередуцированных гамет).

Для получения полиплоидов применяют физические, генетические и химические методы получения.

Физические методы получения полиплоидов:

- температурное воздействие (шоки);
- облучение  $x$ - и  $\gamma$ -лучами;
- механические воздействия (метод декапитации – срезают точку роста, прививки, пасынкование).

Генетические методы получения полиплоидов:

- получение полиплоидов в результате межвидовых и

межродовых скрещиваний, приводящих к аномальному прохождению мейоза у гибридов, при этом возникают следующие аномалии:

- до конца не осуществляется I и II деление мейоза (возникает при отставании хромосом в мейозе у гибрида);
- хромосомы делятся дважды (это наблюдается при полном отсутствии спаривания хромосом);
- возникает «синдиплоидия» или образование двухядерных клеток пыльцы или зародышевого мешка;
- первое деление мейоза подавляется и образуются диады спор с увеличенным набором хромосом;
  - получение полиплоидов в результате полиспермии, когда яйцеклетка оплодотворяется двумя или более спермиями.

Химические методы получения полиплоидов:

- применяют химические вещества, вызывающие полиплоидизацию (эфир, хлороформ, закись азота, наркотики и др.). Однако наиболее эффективен алкалоид колхицин, который гарантированно обеспечивает удвоение числа хромосом.

В селекции в основном создают тетраплоиды и триплоиды, более высокая степень пloidности обычно менее успешна.

Автополиплоиды с нечетным числом геномов создаются путем гибридизации. Так, триплоиды получают от скрещивания диплоидов и тетраплоидов.

Для получения тетраплоидов наиболее часто обрабатывают колхицином проростки семян или точки роста молодых растений.

Перспективный способ современной селекции – гаплоидия. У полученных гаплоидов одинарный набор хромосом и нормальный мейоз невозможен, так как отсутствуют гомологи в хромосомном наборе, следовательно, мейоз протекает с нарушениями: биваленты в метафазе не образуются, а значит, не могут возникнуть и нормальные гаметы. Поэтому гаплоиды не образуют семян. Удвоение гаплоидного набора хромосом воздействием колхицина приводит к восстановлению диплоидного набора хромосом, при этом все локусы у них гомологичны. Таким образом можно быстро получать полностью самоопыленные линии при селекции гетерозисных гибридов.

При отборе полиплоидных форм пользуются следующими методами:

- прямой подсчет хромосом (возникают трудности на первых этапах из-за химерности тканей, клетки которых содержат различное число

хромосом);

- отбор растений с видимыми изменениями (крупные темно-зеленые семядоли с утолщенным подсемядольным коленом или укороченный колеоптиль у однодольных, гофрированные с нарушенным жилкованием, утолщенные темно-зеленые листовые пластинки первых настоящих листьев);

- отбор позднеспелых цветоносных побегов, колосьев или метелок (диплоидные растения зацветают раньше);

- у двулетних растений побеги отрастают быстрее у диплоидных форм (клевер, злаки, свекла и др.);

- использование косвенных признаков, относящихся к репродуктивным органам (по размеру цветков, бутонов, колосьев, пыльников, пыльцевых зерен, числу микроспор на энзиме пыльце и др.);

- отбор форм по размерам семян в первом семенном поколении (капустные, маревые, злаковые, гречиха, клевер).

**Задание 1.** Провести отбор полиплоидных форм растений клевера или галеги восточной по косвенным признакам в различные фазы развития растений.

**Материал и оборудование:** посадочные ящики с растениями клевера или галеги восточной, семена которых были обработаны колхицином или закисью азота в разные фазы вегетационного периода.

За растениями на протяжении вегетационного периода ведутся наблюдения. После всходов растения нумеруются и отмечаются видимые изменения в фазе всходов растения с крупными темно-зелеными семядолями с утолщенным подсемядольным коленом. При появлении первого настоящего листа фиксируют растения, имеющие гофрированные с нарушенным жилкованием, утолщенные темно-зеленые листовые пластинки листа. В фазу бутонизации и цветения отмечаются растения, имеющие более крупные бутоны и цветки, а в фазу созревания определяется размер семян и масса 1000 семян. Результаты наблюдений заносятся в табл. 7. Контролем являются диплоидные растения.

В фазу цветения отбираются пыльники для выполнения задания 2.

Таблица 7. Результаты выделения тетраплоидных форм растений клевера или галеги восточной по видимым морфологическим изменениям по фазам развития растений

Признак	Всходы		Бутонизация		Цветение		Созревание				
	без изменений	с изменениями	без изменений	с изменениями	размер цветка		размер семян		масса 1000 семян		
					диплоидных	обработанных	диплоидных	обработанных	диплоидных	обработанных	
Диплоидные растения											
1											
2											
...											
<i>n</i>											
В среднем											
Обработанные растения											
1											
2											
...											
<i>n</i>											
В среднем											

**Задание 2.** Выделить тетраплоидные формы растений по размеру пыльцевых зерен среди обработанных растений клевера лугового или галеги восточной колхицином.

**Материал и оборудование:** пыльники растений, обработанные колхицином, микроскопы с окуляр-микрометрами и всеми принадлежностями для микроскопирования, концентрированная серная кислота, вода.

В фазу цветения из цветка вычлняют созревший пыльник, раздавливают его на предметном стекле в капле воды и просматривают пыльцевые зерна под микроскопом, оборудованным окуляр-микрометром. Определяют размер пыльцевых зерен у растений, обработанных колхицином и диплоидных растений. Результаты анализа заносят в табл. 4.2., а затем определяют число микропор на экзине пыльцы для чего пыльцевые зерна помещают в каплю концентрированной серной кислоты. Результаты заносят в таблицу.

Таблица 4.2. Результаты выделения тетраплоидных форм растений клевера лугового или галеги восточной по размерам пыльцевых зерен и числу микропор на экзине пыльцы

Признак	Размер пыльцевых зерен	Число микропор на экзине пыльцы
Диплоидные растения		
1		
2		
3		
...		
<i>n</i>		
В среднем		
Обработанные растения		
1		
2		
3		
...		
<i>n</i>		
В среднем		

**Задание 3.** Провести цитологический анализ выделенных косвенными методами тетраплоидных форм клевера лугового или галеги восточной.

**Материал и оборудование:** зафиксированные корешки растений, ацетокармин, 45% уксусная кислота, микроскопы с принадлежностями для микроскопирования, скальпели, спиртовки, препаровальные иглы,

фильтровальная бумага, фарфоровые чашки.

На дно фарфоровой чашки налить раствор ацетокармина и перенести в него корешки клевера лугового или галеги восточной. С целью лучшего окрашивания объекта и одновременной мацерации раствор ацетокармина с корешками нагревать над пламенем спиртовки до появления паров. Затем краситель слить из чашки и корешки 2-3 раза промыть 45% уксусной кислотой.

На предметное стекло нанести каплю 45% уксусной кислоты и поместить в нее окрашенный корешок. Скальпелем отделить кончик корешка (конус нарастания) и накрыть его покровным стеклом. Кончиком спички или деревянной палочки легкими ударами по покровному стеклу осторожно раздавить препарат и распределить клетки равномерно в один слой. При этом нужно следить чтобы покровное стекло не смещалось. Избыток уксусной кислоты необходимо удалить фильтровальной бумагой. Препарат поместить на предметный столик микроскопа и произвести подсчет хромосом в растительной клетке.

**Задание 4.** Какие фенотипы и в каком соотношении могут возникнуть при реципрокных скрещиваниях двух трисомиков Ааа и ААа при условии полного доминирования, Установлено, что у отцовских растений жизнеспособны только гаплоидные гаметы.

**Задание 5.** Какое соотношение генотипов и фенотипов можно ожидать получить от скрещивания автотетраплоидов с генотипом ААаа, если имеет место полное доминирование и случайное хромосомное расщепление?

## ТЕМА 5. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕХРОМОСОМНОЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ В СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС

Уникальным свойством растений является наличие генома ядра, внеядерных геномов в хлоропластах и митохондриях. Взаимодействие ядра (генома ядра) и цитоплазмы (генома пластид, митохондрий) растительного организма абсолютно необходимо для полноценного развития растений, адаптации (пластичности) к факторам окружающей среды. Геном хлоропластов относительно невелик – 100-120 генов, которые кодируют менее 5% всех необходимых для функционирования пластид белков.

У более чем 150 видов растений из 20 различных семейств обнаружено явление цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), которая проявляется в недоразвитии тычинок и пыльников или в образовании неполноценной, abortивной пыльцы либо в ее полном отсутствии. Признак ЦМС наследуется по женской линии, при скрещивании с мужским растением определенных генотипов происходит восстановление фертильности потомства. Явление ЦМС обнаружено у таких экономически важных видов растений, как кукуруза, пшеница, рожь, сорго, сахарная свекла, подсолнечник, бобы, морковь, лук.

ЦМС проявляется во взаимодействии ядерного генома с митохондрионом. Причиной полной или частичной стерильности андроеца высших растений является наличие особой мутации в митохондрионе. Фертильность растений восстанавливается полностью или частично при наличии доминантного аллеля ядерного гена-восстановителя фертильности.

Генотипы с диким типом митохондрий обозначаются N либо Цит<sup>N</sup> (т.е. нормальный тип цитоплазмы), генотипы с мутантным митохондрионом обозначаются как S либо Цит<sup>S</sup> (т.е. стерильная цитоплазма). В ядерном геноме клетки растений также имеются особые гены-восстановители фертильности (англ. restorer of fertility или Rf-гены), доминантные аллели, которые полностью или частично восстанавливают фертильность андроеца. Только генотипы, имеющие мутантный митохондрион и являющиеся рецессивными гомозиготами по Rf-генам, являются стерильными (Цит<sup>S</sup> rfrf), все остальные генотипы являются фертильными.

У кукурузы известны несколько типов ЦМС, наиболее изученными являются так называемые T-тип ЦМС (называемый техасским), S-тип

ЦМС (чарруа тип, называемый также парагвайским и колумбийским) и S-тип ЦМС (называемый молдавским или M-типом ЦМС). Каждый тип ЦМС определяется своей специфической мутацией в митохондрии и восстанавливается своими генами-восстановителями фертильности.

Практическая ценность ЦМС заключается в переводе линии на стерильную основу с восстановлением мужской фертильности. Это предполагает создание стерильного аналога материнского отца и аналога восстановителя фертильности.

**Задание 1.** При скрещивании растения со стерильной пылью с растением, у которого нормальная пыльца, получено потомство, состоящее на 50% из фертильных и на 50% из стерильных растений. Определите генетическую систему отцовского родителя.

**Задание 2.** При скрещивании растений со стерильной пылью с растением, имеющим стерильную цитоплазму, получено потомство целиком состоящее из фертильных растений. Определите генетическую систему отцовского родителя.

**Задание 3.** У кукурузы фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы (Цит<sup>N</sup>), а наследственная стерильность пыльцы обусловлена наличием стерильной цитоплазмы (Цит<sup>S</sup>). Доминантный ген Rf восстанавливает фертильность, а стерильная цитоплазма подавляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена (rfrf).

Определите соотношение фертильных и стерильных растений в следующем скрещивании Цит<sup>S</sup> rfrf × Цит<sup>N</sup> Rfrf.

**Задание 4.** Определите соотношение фертильных и стерильных растений в следующем скрещивании Цит<sup>S</sup> rfrf × Цит<sup>S</sup> RfRf.

**Задание 5.** Определите соотношение фертильных и стерильных растений в следующем скрещивании Цит<sup>S</sup> Rfrf × Цит<sup>N</sup> Rfrf.

**Задание 6.** Определите соотношение фертильных и стерильных растений в следующем скрещивании Цит<sup>S</sup> rfrf × Цит<sup>N</sup> rfrf

**Задание 7.** Какая генетическая система фертильной отцовской линии будет закреплять стерильность линии Цит<sup>S</sup> rfrf?

## **ТЕМА 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПАСПОРТИЗАЦИЯ СОРТОВ И ГИБРИДОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Эффективность растениеводства в большой степени обусловлена потенциалом использования современных сортов, который реализуется с учетом факторов сортовой принадлежности и генетической чистоты.

Сорта растений относятся к объектам интеллектуальной собственности и охраняются патентами, если являются оригинальными, не имеют аналогов и успешно проходят испытания на отличимость, однородность и стабильность (ООС-тест). Традиционные методы сортовой идентификации на основе морфологических и биохимических признаков значительно уступают современным подходам, основанным на молекулярных ДНК-маркерах, по точности, разрешающей способности и воспроизводимости результатов анализа. Система ДНК-идентификации в настоящее время успешно применяется на практике для ряда культур. Не исключено, что в ближайшее время она будет принята и одобрена Международным союзом по защите новых сортов растений (UPOV) в качестве обязательного элемента тестирования при регистрации нового селекционного достижения.

Молекулярные методы оценки генетического разнообразия, так называемый ДНК-фингерпринтинг, предполагают изучение полиморфизма с разработкой надежного способа записи спектров ДНК, полученных в результате полимеразной цепной реакции (ПЦР). На их основе для каждого сорта можно составить генетический паспорт, который позволит определить уникальность сорта, провести анализ однородности семенного и посадочного материала. Генетическая паспортизация сортов, линий и гибридов может значительно повысить эффективность регистрации и авторской защиты селекционных достижений. Она востребована в семеноводстве при сертификации и коммерческом распространении семян и в селекционном процессе – при подборе родительских пар для скрещиваний и выявления генетических маркеров ценных признаков.

Для ДНК-идентификации необходимо предварительное создание эталонных генетических паспортов районированных сортов. Путем сличения с ними тестируемого образца можно установить подлинность сорта, гибридность, наличие примесей и т. д. Внедрение методов ДНК-фингерпринтинга в практику требует комплексного научного подхода,

включающего выбор оптимальной системы молекулярного маркирования и создание эффективных технологий генотипирования с учетом особенностей растений конкретного вида.

**Задание 1.** Ознакомиться с методикой генетической паспортизации сортов сельскохозяйственных растений на примере клевера или галеги восточной.

**Материал и оборудование:** амплификатор, ПЦР-бокс, спектрофотометрический анализатор нуклеиновых кислот, элетрофорезная камера, универсальный источник питания, система гельдокументирования, мини центрифуга, система получения деионизированной стерильной воды, миниавтоклав, весы лабораторные, морозильная камера, холодильник, рН-метр, набор автоматических пипеток-дозаторов, одноразовые полипропиленовые микропробирки на 0,2 и 1,5 мл, одноразовые наконечники для микропипеток (10, 200мкл и 0,2 мл), штативы для микропробирок и наконечников, термостойкие ступки и пестики для гомогенизации растительного материала, стеклянная химическая посуда, одноразовые резиновые перчатки, проростки клевера или галеги восточной.

Наиболее распространенным и доступным методом выявления генетического полиморфизма и установления филогенетических связей между растениями является метод фрагментного анализа генома с использованием различных маркерных техник на основе полимеразной цепной реакции (ПЦР). ПЦР – это метод амплификации *in vitro* заданных фрагментов ДНК с полностью или частично известной последовательностью в процессе чередования определенных температурных циклов. Каждый цикл состоит из трех этапов: денатурация – разрыв двухцепочечной структуры ДНК; отжиг – присоединение праймеров к одноцепочечной ДНК-мишени и элонгация, заключающаяся в достраивании и удлинении с помощью Taq-полимеразы второй цепи ДНК с 3'-конца праймера.

Для проведения ПЦР необходимо наличие в реакционной смеси ряда основных компонентов:

**праймеры** – играют ключевую роль в образовании продуктов амплификации, т. к. идентичны соответствующим участкам ДНК-мишени;

**Taq-полимераза** – термостабильный фермент, катализирующий полимеризацию ДНК;

**смесь дезоксинуклеотидтрифосфатов (дНТФ)** – используется Taq-полимеразой для синтеза второй цепи ДНК;

**буферный раствор (10X-буфер)** – обеспечивает необходимые условия реакции (рН, ионную силу раствора);

**ДНК-матрица** – геномная ДНК растения, которую необходимо проанализировать.

Все работы выполняют с использованием одноразовых расходных материалов, наконечников для автоматических пипеток, пробирок, одноразовых резиновых перчаток и т. д. При отборе материала, а также при подготовке проб для исследования необходимо соблюдать меры, предупреждающие загрязнение образцов объектами внешней среды.

Первым этапом молекулярно-генетического анализа является формирование репрезентативной выборки. Для перекрестноопыляющихся видов, к которым относится большинство кормовых трав, выборка должна включать не менее 30-50 растений от сорта или популяции. Однако масштабный анализ индивидуальных генотипов является сложным, трудоемким и дорогостоящим процессом. Существенно сократить издержки позволяет метод «балк-анализа» (использование суммарной навески части растительной ткани нескольких генотипов в одном образце).

Для ДНК-идентификации клевера лугового или галеги восточной от каждого сорта случайным образом отбирают по 100 штук семян, стерилизуют в 1,5%-ном растворе перманганата калия ( $\text{KMnO}_4$ ) и скарифицируют механическим способом для ускорения прорастания зародыша. Проращивают семена на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри в течение 7-10 дней в зависимости от всхожести конкретного образца. Проростки с семядольными листочками, достигшие размера 1,5 см, отделяют от семенной оболочки и используют для выделения ДНК.

Экстракция ДНК из растений – исходная точка для молекулярно-генетического анализа. Методика включает несколько последовательных процедур, обеспечивающих:

1) лизис клеток, для чего растительную ткань гомогенизируют с добавлением лизирующего раствора;

2) освобождение образца от РНК путем внесения в пробирки с образцами фермента РНКазы;

3) осаждение белков и полисахаридов с помощью осаждающего солевого раствора;

4) осаждение ДНК;

5) промывку ДНК в этаноле и растворение в элюирующем растворе (низкосолевого буфер).

Для анализа внутрисортного полиморфизма выделяют ДНК из индивидуальных проростков семян (не менее 10 генотипов от сорта). Для межсортовой дифференциации – из суммарной навески, содержащей не менее 30 проростков.

Оптимальным по качеству и выходу ДНК при использовании как единичного проростка, так и общей навески является методика на основе SDS-лизирующего буфера. Для этого необходимы следующие растворы и реактивы для ДНК-экстракции: SDS-экстракционный буфер (200 mM трис HCl pH 7,5; 250 mM NaCl; 25 mM ЭДТА; 0,5 % SDS); фермент РНКаза; 5M ацетат аммония; изопропанол; ЭДТА; этиловый спирт 70 %, охлажденный до  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; ТЕ буфер (0,1 M Трис-HCl, 1 mM ЭДТА, pH 8,0).

Методика выделения ДНК с использованием SDS-лизирующего буфера из «балк-образца» проростков семян выполняется в следующей последовательности:

1. Подготовить для каждого сорта суммарную навеску растительной ткани из 30 проростков семян, отделенных от семенной оболочки;

2. Определить объем лизирующего (SDS) буфера на один образец из расчета 300 мкл на 30 мг растительной ткани с учетом общего веса проростков в выборке. Поместить навеску проростков в предварительно промаркированную керамическую ступку;

3. Добавить небольшое количество SDS-буфера из объема, рассчитанного на конкретный образец, быстро и энергично растереть ткань в ступке с помощью пестика;

4. Продолжить гомогенизацию с оставшимся объемом SDS-буфера до получения однородной суспензии;

5. Перенести 300 мкл лизата в 1,5 мл пробирки;

6. Добавить в каждую пробирку по 3 мкл РНКазы и перемешать на вортексе;

7. Инкубировать смесь 1 час в термостате при температуре  $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ ;

8. Охладить пробирки на льду в течение одной минуты;

9. Добавить по 100 мкл 5M ацетата аммония в каждую пробирку, перемешать на вортексе в течение 20 секунд;

10. Центрифугировать смесь пять минут при 13000 оборотах. Если образовался недостаточный плотный осадок, повторить центрифугирование;

11. Супернатант в полном объеме перенести в чистые 1,5 мл пробирки (не задевая осадок);

12. Добавить 300 мкл изопропанола и несколько раз осторожно

перемешать переворачиванием;

13. Центрифугировать смесь при 13000 оборотах в течение пяти минут;

14. Аккуратно слить супернатант и промокнуть пробирки на фильтровальной бумаге;

15. Добавить 300 мкл 70%-ного этилового спирта и перемешать несколько раз переворачиванием;

16. Центрифугировать две минуты при 13000 оборотах. Осторожно удалить супернатант и промокнуть пробирки на фильтровальной бумаге;

17. Открытые пробирки с промытым осадком подсушить при 37 °С в течение 15 минут до полного испарения спирта;

18. Высушенный осадок растворить в 50 мкл ТЕ буфера, перемешать на вортексе и прогреть в термостате при 65 °С в течение пяти минут.

Методика выделения ДНК *из индивидуальных генотипов сорта* для оценки внутрисортного полиморфизма отличается от представленной выше методики по пунктам 1-5. В этом случае в подготовленные полипропиленовые пробирки емкостью 1,5 мл помещают по одному случайным образом выбранному проростку без семенной оболочки (анализируют не менее 10 проростков от каждого сорта). Добавляют 300 мкл экстракционного SDS-буфера (порционно, в два приема), быстро растирают растительную ткань в пробирке с помощью тefлонового пестика и продолжают процедуру в соответствии с пунктами 6-18 основного протокола ДНК-экстракции.

Качество и количество выделенной ДНК оценивают путем электрофореза в агарозном геле (1,4%-ный раствор S-агарозы или 1%-ный раствор агарозы типа LE2) и измерением концентрации с помощью спектрофотометра. Если соотношение оптической плотности раствора ДНК (260/280 нм) ниже 1,7-2,0, следует провести дополнительную очистку или повторную ДНК-экстракцию.

Затем проводят **микросателлитный (SSR) анализ для молекулярно-генетической паспортизации.**

Микросателлиты (*SSR – simple sequence repeats*) – это тандемные повторы простых последовательностей в структуре ДНК. На их основе создают информативные молекулярные маркеры, которые позволяют получить индивидуальную характеристику сорта или генотипа – ДНК-профиль.

Параметры амплификации в значительной степени зависят от ДНК-матрицы, праймеров и типа используемого амплификатора, поэтому

условия фрагментного анализа оптимизируют для каждой конкретной лаборатории. Состав реакционной смеси для генотипирования на основе SSR-маркеров представлен в таблице 6.1.

Таблица 6.1. Состав компонентов реакционной смеси для SSR-анализа

Наименование реагента	На 1 образец (мкл)
H <sub>2</sub> O (деионизированная)	9,6
10x ПЦР-буфер (Taq Turbo Buffer)	3,0
50x дНТФ (dNTP mix 10 mM each)	1,0
100 мкМ праймер (прямой-F)	0,1
100 мкМ праймер (обратный-R)	0,1
Полимераза (Taq DNA Polymerase) 5 ед./мкл	0,2
Образец ДНК 20 нг/мкл	1,0
<b>Объем реакционной смеси на 1 пробирку</b>	<b>15</b>

Вносят по 15 мкл реакционной смеси в стерильные пробирки объемом 0,2 мл, тщательно перемешивают и центрифугируют в течение нескольких секунд для удаления пузырьков воздуха. Помещают пробирки с подготовленной реакционной смесью в амплификатор (термоциклер) и задают необходимую программу. Для праймеров к панели SSR-маркеров рекомендуется программа амплификации с высокой начальной температурой отжига для повышения специфичности реакции, а затем снижение температуры через каждые три цикла до оптимальной (+55 °C), так называемая «Touchdown» ПЦР (табл. 6.2.).

По завершении реакции (переход на этап с  $t +4$  °C) пробирки с анализируемыми образцами можно извлекать из термоциклера и хранить в холодильнике при +4 °C – кратковременно или сразу использовать для электрофоретического разделения.

Продукты амплификации разделяют методом горизонтального или вертикального электрофореза. Различия в размере ПЦР-продуктов, а следовательно, в скорости перемещения фрагментов ДНК в электрофорезном геле, указывают на разное количество tandemных повторов в исследуемом участке генома.

Предварительный отбор информативных праймеров проводят с помощью горизонтального электрофореза в агарозном геле (1,6%-ный раствор агарозы типа LE2 или 4 % MetaPhorR Agarose). Праймеры, генерирующие отчетливые, воспроизводимые и полиморфные ампликоны, анализируют с применением высокоразрешающего акриламидного геля (10 % ПААГ). Такой электрофорез позволяет обнаружить разницу в длине фрагментов амплификации с точностью до одного нуклеотида

и повышает достоверность статистической обработки результатов.

Таблица 6.2. **Режим амплификации для ПЦР-анализа с использованием SSR-праймеров**

Температурные параметры (С °)	Время (мин)	Этапы амплификации			Количество циклов реакции
		денатурация белка	отжиг праймера	элонгация	
94	3				1
94	0,5	+			3
68	0,5		+		
94	0,5	+			3
66	0,5		+		
94	0,5	+			3
64	0,5		+		
94	0,5	+			3
62	0,5		+		
72	0,5			+	
94	0,5	+			3
60	0,5		+		
72	0,5			+	
94	0,5	+			3
58	0,5		+		
72	0,5			+	
94	0,5	+			30
55	0,5		+		
72	0,5			+	
72	10			+	1
4		∞			

### **Методика разделения продуктов ПЦР методом горизонтального электрофореза в агарозном геле:**

1. Растворить агарозу в 1X рабочем растворе ТАЕ;
2. Нагревать смесь в микроволновой печи медленно, с интервалами, до полного и равномерного расплавления агарозы;
3. Охладить гель до 60 °С и добавить раствор бромистого этидия;
4. В подготовленную кювету с гребенками для создания стартовых лунок залить гель и оставить для застывания;
5. После полимеризации агарозы аккуратно извлечь гребенки, стараясь не повредить образовавшиеся лунки, и переместить гель в емкость аппарата для электрофореза, заполненную 1X ТАЕ;
6. Анализируемые продукты ПЦР смешать с загрузочным буфером в соотношении 5 : 1, затем внести в лунки геля с помощью дозатора и одноразовых наконечников;

7. Подключить электрофорезную камеру к источнику питания и проводить электрофорез в течение двух часов при 50 V.

По окончании электрофореза гель окрашивают в растворе бромистого этидия в течение 15 минут, промывают в дистиллированной воде и фотографируют для сохранения результатов и последующей интерпретации.

Вычисление размера молекул ДНК каждой зоны спектра проводят путем сравнения электрофоретической подвижности данной зоны относительно маркера молекулярного веса. Маркер может представлять собой смесь молекул ДНК с известным размером для каждой фракции. Для SSR-анализа рекомендуется использовать в качестве маркера-стандарта 20 bp DNA Ladder или 100 bp DNA Ladder («Bio-Rad», США).

Полиморфными считают фрагменты амплификации, присутствующие на электрофореграммах отдельных сортов или образцов. Анализ и расчет размера фрагментов проводят с помощью специального программного обеспечения.

#### **Оценка внутрисортного и межсортного ДНК-полиморфизма с использованием панели SSR-маркеров**

Важным элементом технологии генетической паспортизации является анализ внутрисортного ДНК-полиморфизма. На основании его результатов можно сделать заключение об однородности генотипов сорта и обоснованности использования «балк-образца» для оценки межсортного ДНК-полиморфизма. С этой целью проводят генотипирование 10 индивидуальных проростков семян каждого сорта с использованием трех-пяти наиболее полиморфных микросателлитных маркеров. Если ДНК-спектры индивидуальных образцов идентичны по трем SSR-локусам, можно сделать вывод, что сортовой материал однородный. В этом случае продолжают анализ по остальным маркерам с использованием образца ДНК из общей навески проростков («балк-образец»). Если ДНК-спектры индивидуальных генотипов различаются, сорт гетерогенен. При наличии пяти и большего количества биотипов с различным аллельным составом (анализ частоты встречаемости аллелей), идентификацию или регистрацию сорта (образца) проводить нецелесообразно.

Отсутствие выраженного полиморфизма между 10 образцами ДНК из отдельных генотипов указывает на генетическую однородность сорта и возможность продолжения SSR-анализа с расширенной выборкой праймеров на «балк-образце», аккумулирующем специфические маркеры, характерные для всей анализируемой популяции.

Для определения размеров фрагментов амплификации, полученных с каждым SSR-маркером из набора, используют программы «Gel Analyzer» или «Image Lab».

Учет проводится по наличию или отсутствию в образце аллелей определенной длины в конкретном локусе. Разные образцы одного и того же сорта должны соответствовать друг другу по длине аллелей.

Составляют бинарную матрицу данных, в которой присутствие фрагмента отмечают как «1», а отсутствие – «0». По матрице данных выбирают праймеры, обеспечивающие стабильную амплификацию и выявляющие полиморфизм фрагментов ДНК изучаемых видов. С помощью «MStools» – надстройки к программе «Excel» – вычисляют показатели генетического разнообразия исследуемого материала:

- общее количество аллелей на популяцию;
- частоту встречаемости аллеля;
- гетерозиготность ожидаемую и наблюдаемую;
- индекс информативности маркера (PIC).

Полученный банк полиморфных ДНК-маркеров можно использовать для молекулярного маркирования хозяйственно ценных признаков и при создании генетического паспорта сорта.

По ДНК-профилю, характерному для каждого сорта, определяют минимальное количество маркеров для его надежной идентификации, буквами латинского алфавита обозначают исследуемые локусы (код локуса), а нижним индексом справа указывают размер выявленных аллелей в парах нуклеотидов. Составленные таким образом молекулярно-генетические формулы служат основой генетического паспорта, где, наряду с информацией по происхождению сорта, регионам возделывания и основным морфобиологическим свойствам, приведены данные по составу аллелей в отдельных локусах генома. Например, молекулярно-генетическая формула клевера лугового сорта Марс следующая  $A_{216/226}B_{252/252}C_{180/180}D_{155/169}E_{189/194}F_{192/208}G_{155/155}H_{165/177}$

ДНК-секвенирование (методы изучения последовательностей фрагментов амплификации, полученных в ПЦР) является наиболее достоверным способом оценки разнообразия, т. к. позволяет обнаружить изменчивость даже на уровне нуклеотидов (полиморфизмы внутри блоков ДНК).

Продукты SSR-генотипирования, используемые для последующей паспортизации, целесообразно отсекувенировать для определения точных размеров выявленных генетических дескрипторов. Секвенирование проводится путем постепенного добавления флуоресцентно-

меченных нуклеотидов к целевой ПЦР-матрице. В случае добавления комплементарного нуклеотида детектируется увеличение фонового свечения, что выглядит как пик того или иного цвета.

С помощью программного обеспечения «OligoCalc» или «Ugene, VectorNTI, AlignX» осуществляют, так называемое «выравнивание» текстового файла с анализируемой последовательностью нуклеотидов относительно последовательности, взятой из базы данных. Анализ данных секвенирования проводится в поисковой системе BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), которая позволяет выявлять как идентичные, так и близкородственные гомологичные последовательности.

## ТЕМА 7. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Большинство видов растений и животных в популяциях размножаются половым путем при свободном скрещивании, обеспечивающем равновероятную встречаемость гамет, и такая популяция называется панмиктической.

Популяция является основной единицей эволюции благодаря следующим особенностям:

- самовоспроизводящаяся система (в основе воспроизводства популяцией лежит процесс размножения составляющих ее особей);
- способная к длительному существованию во времени и пространстве, в отличие от индивидуума, жизнь которого ограничена узкими временными рамками и который может не оставить потомства;
- является полномочным представителем вида, т.к. ее генофонд включает все гены вида и в то же время в ней «испытываются» новые аллели и их комбинации, за счет чего происходит обогащение видового генофонда. В популяции в результате скрещиваний появляются особи с новыми комбинациями аллелей, что может изменить генетическую структуру популяции, позволяя ей адекватно реагировать на разнообразные воздействия.

Популяция складывается под влиянием условий существования на основе взаимодействия эволюционных факторов: наследственности, изменчивости и отбора.

Совокупность генов, которыми обладают особи популяции, называется генофондом популяции. Чем более разнообразен и богат генофонд популяции, тем выше ее экологическая пластичность. Особи, входящие в состав популяции, неравноценны по своим функциям, генетическому вкладу и соответственно по своим индивидуальным свойствам. В этом заключается одна из особенностей функционального структурирования популяции.

Генетическая структура популяции, определяемая частотой распределения генотипов, подчиняется закону Харди-Вайнберга, который позволяет рассчитать частоты аллелей и генотипов в каждой конкретной панмиктической популяции.

Частоту встречаемости гамет с доминантным аллелем принято обозначать  $p$ -рА, частоту встречаемости рецессивного аллеля данного гена  $q$ -qа. Таким образом, частоты данных аллелей в популяции выражаются формулой

$pA=q a =1$  (или 100 %).

Зная частоту только одного аллеля в популяции, по этой формуле можно определить частоту другого аллеля. Учитывая возможные комбинации гамет в популяции при свободном скрещивании можно определить частоты генотипов в панмиктической популяции по формуле:

$$p^2AA+2pqAa+q^2aa$$

Равновесие в популяции может нарушаться под влиянием мутаций, целенаправленного отбора, изменения численности популяции, избирательности оплодотворения и др. Поэтому о достоинствах генотипа или сорта по исследуемому количественному признаку селекционер часто судит по генотипической ценности его потомства, полученного от скрещивания и в результате отбора. Для чего рассчитывают сдвиг (R), наблюдаемый при отборе, селекционный дифференциал (S) и на основании их определяют величину реализуемой наследуемости ( $h^2$ ).

**Задание 1.** Рассчитать селекционный дифференциал (S), сдвиг при отборе (R) и величину реализуемой наследственности ( $h^2$ ) по признаку число зерен в колосе у гибридов ячменя.

Год отбора	Число зерен в колосе	% к контролю	Год отбора	Число зерен в колосе	% к контролю	Величина реализуемой наследуемости
Контроль	25,6		Контроль	19,6		
F <sub>2</sub> (до отбора)	26,5		F <sub>3</sub> (пересев F <sub>2</sub> )	20,1		
F <sub>2</sub> (отобранной группы)	29,6		F <sub>3</sub> (отобранной группы)	21,8		
S			R			$h^2$

**Задание 2.** Рассчитать селекционный дифференциал ( $S$ ), сдвиг при отборе ( $R$ ) и величину реализуемой наследственности ( $h^2$ ) по признаку высота растений у гибридов овса.

Год отбора	Высота растений	% к контролю	Год отбора	Высота растений	% к контролю	Величина реализуемой наследуемости
Контроль	77,3		Контроль	73,7		
F <sub>2</sub> (до отбора)	75,2		F <sub>3</sub> (пересев F <sub>2</sub> )	71,6		
F <sub>2</sub> (отобранной группы)	71,4		F <sub>3</sub> (отобранной группы)	69,0		
S			R			$h^2$

**Задание 3.** Рассчитать селекционный дифференциал ( $S$ ), сдвиг при отборе ( $R$ ) и величину реализуемой наследственности ( $h^2$ ) по признаку число зерен в метелке у гибридов овса.

Год отбора	Число зерен в метелке	% к контролю	Год отбора	Число зерен в метелке	% к контролю	Величина реализуемой наследуемости
Контроль	70,6		Контроль	56,2		
F <sub>2</sub> (до отбора)	71,2		F <sub>3</sub> (пересев F <sub>2</sub> )	61,4		
F <sub>2</sub> (отобранной группы)	78,2		F <sub>3</sub> (отобранной группы)	63,6		
S			R			$h^2$

**Задание 4.** Рассчитать селекционный дифференциал ( $S$ ), сдвиг при отборе ( $R$ ) и величину реализуемой наследственности ( $h^2$ ) по признаку число семян на растении у гибридов люпина белого.

Год отбора	Число семян	% к контролю	Год отбора	Число семян	% к контролю	Величина реализуемой наследуемости
Контроль	42,0		Контроль	37,9		
F <sub>2</sub> (до отбора)	49,1		F <sub>3</sub> (пересев F <sub>2</sub> )	45,6		
F <sub>2</sub> (отобранной группы)	53,9		F <sub>3</sub> (отобранной группы)	49,1		

S			R			$h^2$
---	--	--	---	--	--	-------

**Задание 5.** Рассчитать селекционный дифференциал (S), сдвиг при отборе (R) и величину реализуемой наследственности ( $h^2$ ) по признаку число бобов на растении у гибридов люпина белого.

Год отбора	Число бобов	% к контролю	Год отбора	Число бобов	% к контро-лю	Величина реализуемой наследуемости
Контроль	4,0		Контроль	5,7		
F <sub>2</sub> (до отбора)	6,0		F <sub>3</sub> (пересев F <sub>2</sub> )	6,1		
F <sub>2</sub> (отобранной группы)	7,4		F <sub>3</sub> (отобранной группы)	7,1		
S			R			$h^2$

## ТЕМА 8. БИОМЕТРИКО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ

### 8.1. Двухфакторный дисперсионный анализ

Дисперсионный анализ (дословно: анализ дисперсий) основан на разложении общей изменчивости статистического комплекса на составляющие его компоненты, сравнивая которые, можно определить значимость влияния отдельных факторов, а также долю общей вариации учитываемого признака, обусловленную действием на него организованных в опыте и неорганизованных факторов.

Чаще всего на практике встречаются однофакторные и двухфакторные комплексы, равномерные и неравномерные, сопряженные и несопряженные.

Дисперсионный анализ – наиболее часто применяемый в исследовательской работе в области сельского хозяйства метод, но возможности его используются обычно не в полной мере по той причине, что многие исследователи ограничиваются лишь сравнением средних по наименьшей существенной разности (НСР).

Методы, позволяющие оценивать статистическую значимость различий между выборками, *называют тестами*. В ходе реализации того или иного теста обычно рассчитывается некая величина, называемая *статистическим критерием*.

На основе критерия судят о величине разницы между сравниваемыми группами. Существуют две большие группы статистических критериев:

1.) *параметрические*: их расчет основан на параметрах, характеризующих распределение выборочных, которые представляют собой функции от этих параметров. Применимы в тех случаях, когда генеральные совокупности, из которых взяты анализируемые выборки, распределяются по нормальному закону.

2.) *непараметрические*: указанных выше ограничений не имеют, т.е. они не требуют, чтобы анализируемые данные подчинялись нормальному закону распределения (закон Гаусса).

Нормальный закон распределения занимает центральное место в теории вероятностей. Это обусловлено тем, что этот закон проявляется во всех случаях, когда случайная величина является результатом действия большого числа различных факторов. К нормальному закону приближаются все остальные законы распределения.

В связи с этим подчеркнем, что главное в дисперсионном анализе – анализ дисперсий (о чем говорит его название). Примером использования однофакторного дисперсионного анализа может служить *сортоиспытание*. Объективное сортоиспытание предполагает такую организацию опыта, при которой фенотипические различия между сортами можно связать с их генотипами. В частности, закладка опытного участка, например, плодовых должна производиться в один и тот же год одновозрастными саженцами, полученными путем прививки на один и тот же стандартный для данной культуры и зоны подвой в одних и тех же условиях. Соблюдение принципа единственности различий – обязательное условие проведения сортоиспытания. По этой причине при расположении деревьев на опытном участке должен применяться принцип рендомизации.

Случайное расположение позволяет считать, что все сорта будут выращиваться при одинаковых внешних условиях (снимается эффект положения). Использование принципа рендомизации обеспечивает возможность применения дисперсионного метода анализа.

Дисперсионный анализ многофакторного полевого опыта позволяет статистически оценить действие и взаимодействие изучаемых факторов на изменчивость результативного признака.

*Трехфакторные* и еще более сложные *дисперсионные комплексы* обычно не встречаются в практике *биометрических исследований*. Если число факторов три (А, В, С) и более, то возрастает не только число взаимодействий первого порядка А – В, А – С, В – С, но и появляются взаимодействия более высоких порядков. Ничего такого в *двухфакторном анализе* не бывает, там есть лишь взаимодействие А – В. Из-за взаимодействий высоких порядков возникает плохо разработанная проблема интерпретации результатов многофакторного дисперсионного анализа.

В полевом опыте эффект от совместного применения изучаемых факторов может быть больше (синергизм) или меньше (антагонизм) суммы эффектов от отдельного применения каждого из них. В первом случае такое взаимодействие является положительным, во втором – отрицательным. Когда факторы не взаимодействуют, то прибавка от совместного применения равна сумме прибавок от отдельного воздействия (аддитивизм).

Поэтому задачей многофакторного полевого опыта является изучение влияния факторов в отдельности и их взаимодействия на результативный признак.

Таким образом, общую изменчивость в многофакторном опыте можно представить в следующем виде:

$$C_y = (C_A + C_B + C_{AB}) + C_p + C_Z - \text{для двухфакторного опыта};$$

$$C_y = (C_A + C_B + C_C + C_{AB} + C_{AC} + C_{BC} + C_{ABC}) + C_p + C_Z - \text{для трехфакторного опыта.}$$

Рассмотрим пример статистической обработки урожайных данных полевого двухфакторного опыта, поставленного в четырехкратной повторности ( $n = 4$ ), где фактор  $A$  – сорта ( $l_A = 3$ ), фактор  $B$  – дозы удобрений ( $l_B = 4$ ).

Исходные данные вносим в табл. 8.1. и определяем суммы и средние. Проверяем правильность вычислений по соотношению:

$$\sum P = \sum V = \sum X.$$

Определим суммы квадратов отклонений, для чего вначале необходимо все цифры таблицы 8.1. за исключением средних возведем в квадрат и занесем в соответствующие графы таблицы 8.2.

Таблица 8.1. Влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой

А	В	Повторение				Суммы V	Средние
		I	II	III	IV		
Элегия (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	32	29	25	21	107	26,8
	Фон + N <sub>60</sub>	48	46	44	42	177	44,3
	Фон + N <sub>90</sub>	58	54	52	50	214	53,5
	Фон + N <sub>120</sub>	61	55	58	52	226	56,5
Тотем	Без удобрений	30	31	27	21	109	27,3
	Фон + N <sub>60</sub>	46	50	47	36	179	44,8
	Фон + N <sub>90</sub>	60	62	55	49	226	56,5
	Фон + N <sub>120</sub>	68	70	64	50	252	63,0
Асима	Без удобрений	36	30	28	22	116	29,0
	Фон + N <sub>60</sub>	50	46	45	34	175	43,8
	Фон + N <sub>90</sub>	52	50	47	42	191	47,8
	Фон + N <sub>120</sub>	64	60	57	50	231	57,8
Суммы P		605	583	546	469	$\sum X = 2203$	$\bar{x}_0 = 45,9$

Таблица 8.2. Таблица квадратов

А	В	Повторность				V <sup>2</sup>
		I	II	III	IV	
Элегия (контроль)	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	1024	841	625	441	11 449
	Фон + N <sub>60</sub>	2304	2116	1681	1764	31 329
	Фон + N <sub>90</sub>	3364	2916	2704	2500	45 796
	Фон + N <sub>120</sub>	3721	3025	3364	2704	51 076
Тотем	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	900	961	729	441	11881
	Фон + N <sub>60</sub>	2116	2500	2209	1296	32041
	Фон + N <sub>90</sub>	3600	3844	3025	2401	51076
	Фон + N <sub>120</sub>	4624	4900	4096	2500	63504
Асима	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	1296	900	784	484	13456
	Фон + N <sub>60</sub>	2500	2116	2025	1156	30625
	Фон + N <sub>90</sub>	2704	2500	2209	1764	36481
	Фон + N <sub>120</sub>	4096	3600	3249	2500	53361
P <sup>2</sup>		366 025	339 889	298 116	219 961	(∑X) <sup>2</sup> = 4 853 209

Число наблюдений составит:

$$N = l_A \cdot l_B \cdot n = 3 \cdot 4 \cdot 4 = 48, \text{ где}$$

$N$  – число наблюдений;

$l_A$  – число наблюдений фактора А;

$l_B$  – число наблюдений фактора В;

$n$  – число повторений.

Корректирующий фактор

$$C = (\sum X)^2 : N = (2203)^2 : 48 = 101108,5.$$

Определяем виды варьирования:

$$C_y = \sum X^2 - C = (1024 + 841 + \dots + 2500) - 101\,108 = 109\,119 - 101\,108,5 = 8010,5.$$

$$C_p = \sum P^2 : l_A \cdot l_B - C = (366\,025 + 339\,889 + 298\,116 + 219\,961) : (3 \cdot 4) - 101\,108,5 = 1\,223\,991,0 : 12 - 101\,108,5 = 890,8.$$

$$C_v = \sum V^2 : n - C = (11\,449 + 31\,329 + \dots + 53\,361) : 4 - 101\,108,5 = 432\,075 : 4 - 101\,108,5 = 6910,3.$$

$$C_z = C_y - C_p - C_v = 8010,5 - 890,8 - 6910,3 = 209,4.$$

Следующим этапом дисперсионного анализа многофакторного опыта является определение сумм квадратов для факторов  $A$ ,  $B$  и их взаимодействия  $AB$ . Для этого составляем вспомогательную таблицу  $3 \times 4$ , в которую заносим результаты суммы урожаев по вариантам из табл. 8.1. и находим необходимые для расчета главных эффектов суммы  $A$  и  $B$  (табл. 8.3.).

Таблица 8.3. **Определение главных эффектов и взаимодействия**

Сорт (фактор $A$ )	Удобрения (фактор $B$ )				Суммы $A$
	Фон (P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	Фон + N <sub>60</sub>	Фон + N <sub>90</sub>	Фон + N <sub>120</sub>	
Элегия (контроль)	107	177	214	226	724
Тотем	109	179	226	252	766
Асима	116	175	191	231	713
Сумма $B$	332	531	631	709	$\sum X = 2203$

$$C_A = \sum A^2: (l_b \cdot n) - C = (724^2 + 766^2 + 713^2) : (4 \cdot 4) - 101108,5 = 1619301 : 16 - 101108,5 = 97,8$$

при  $(l_A - 1) = (3 - 1) = 2$  степенях свободы;

$$C_B = \sum B^2: (l_A \cdot n) - C = (332^2 + 531^2 + 631^2 + 709^2) : (3 \cdot 4) - 101108,5 = 1293027 : 12 - 101108,5 = 6643,8$$

при  $(l_B - 1) = (4 - 1) = 3$  степенях свободы;

$$C_{AB} = C_V - C_A - C_B = 6910,3 - 97,8 - 6643,8 = 168,7$$

при  $(l_A - 1)(l_B - 1) = (3 - 1)(4 - 1) = 6$  степенях свободы.

Затем составляем таблицу дисперсионного анализа и определяем значимость действия и взаимодействия изучаемых факторов по критерию Фишера (табл. 8.4.).

Таблица 8.4. Результаты дисперсионного анализа двухфакторного опыта (3×4)

Дисперсия	Суммы квадратов	Доля вариации, %	Степени свободы	Средний квадрат ( $S^2$ )	Критерий F	
					факт.	теор.
Общая $C_y$	8010,5	100	$N - 1 = 47$	-	-	-
Повторений $C_p$	890,8	11,1	$n - 1 = 3$	-	-	-
Фактор $C_A$	97,8	1,2	$l_A - 1 = 2$	49,35	7,77	4,17
Фактор $C_B$	6643,8	82,9	$l_B - 1 = 3$	2214,6	348,76	3,32
Взаимодействия $C_{AB}$	168,7	2,1	$(l_A - 1)(l_B - 1) = 6$	28,1	4,43	2,53
Остаток (ошибка) $C_Z$	209,4	2,7	33	6,35	-	-

Таким образом, разложение межгрупповой дисперсии на составляющие позволяет определить доли влияния на результативный показатель каждого из факторов и их взаимодействия в отдельности.

Значение  $F_{05}$  находим по прил. 1, исходя из степеней свободы для дисперсии главных эффектов  $A$ ,  $B$  и взаимодействия  $AB$  (числитель) и 33 степеней свободы дисперсии остатка (знаменатель). Так как  $F_{\phi} > F_{05}$ , эффект и их взаимодействия значимы на 5%-ном уровне.

Для оценки существенности частных различий определяем:

$$S_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{S_Z^2}{n}} = \sqrt{\frac{6,35}{4}} = 1,26 \text{ ц/га};$$

$$S_d = \sqrt{\frac{2 \cdot S_Z^2}{n}} = \sqrt{\frac{2 \cdot 1,26}{4}} = 1,78 \text{ ц/га};$$

$$НСР_{05} = t_{05} \cdot S_d = 2,04 \cdot 1,78 = 3,63 \text{ ц/га}.$$

Определяем оценку существенности главных эффектов и взаимодействия по  $НСР_{05}$ , при этом частные средние опираются на  $n = 4$ , а средние для главного эффекта  $A$  – на  $n \cdot l_B = 4 \cdot 4 = 16$  и средние для главного эффекта  $B$  – на  $n \cdot l_A = 4 \cdot 3 = 12$  наблюдений. Вычисляем  $S_d$  и  $НСР_{05}$  для главных эффектов:

Для фактора  $A$

$$S_d = \sqrt{\frac{2S_Z^2}{n \cdot l_B}} = \sqrt{\frac{2 \cdot 6,35}{4 \cdot 4}} = 0,89 \text{ ц/га};$$

$$HCP_{05(A)} = t_{05} \cdot S_d = 2,04 \cdot 0,89 = 1,82 \text{ ц/га.}$$

Для фактора  $B$  и взаимодействия  $AB$

$$S_d = \sqrt{\frac{2S_Z^2}{n \cdot l_A}} = \sqrt{\frac{2 \cdot 6,35}{4 \cdot 3}} = 1,03 \text{ ц/га};$$

$$HCP_{05(B)} = t_{05} \cdot S_d = 2,04 \cdot 1,03 = 2,1 \text{ ц/га.}$$

Затем составляем итоговую таблицу (табл. 8.5.).

Таблица 8.5. **Итоговая таблица дисперсионного анализа**

Фактор $A$ (сорт)	Фактор $B$ (удобрения)	Средняя урожайность, ц/га	Разность по факторам		HCP <sub>05</sub>
			$A$	$B$	
Элегия (контроль)	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	26,8	–	–	3,63
	Фон + N <sub>60</sub>	44,3	–	17,5	
	Фон + N <sub>90</sub>	53,5	–	26,7	
	Фон + N <sub>120</sub>	56,5	–	29,7	
Тотем	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	27,3	0,5	–	
	Фон + N <sub>60</sub>	44,8	0,5	17,5	
	Фон + N <sub>90</sub>	56,5	3,0	29,2	
	Фон + N <sub>120</sub>	63,0	6,5	35,7	
Асима	(Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	29	2,2	–	
	Фон + N <sub>60</sub>	43,8	0,5	14,8	
	Фон + N <sub>90</sub>	47,8	-5,7	18,8	
	Фон + N <sub>120</sub>	57,8	1,3	28,8	
HCP <sub>05</sub>			1,82	2,1	

В таблице 8.5. показываем три значения HCP<sub>05</sub>: одно для оценки существенности частных различий между средними (HCP<sub>05</sub> = 3,63 ц/га), а два других для оценки существенности разности средних по фактору  $A$  (HCP<sub>05</sub> = 1,82 ц/га) и фактору  $B$  (HCP<sub>05</sub> = 2,1 ц/га).

Итоговые данные можно представить графически (рис. 1.)

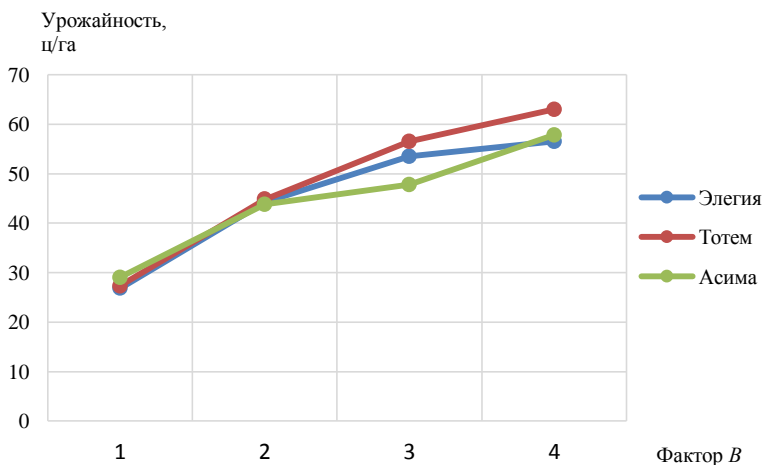


Рис. 1. Урожайность сортов озимой пшеницы в зависимости от доз азотных удобрений

**Выводы.** Поскольку фактические критерии Фишера  $F_A$  и  $F_B$  составляют соответственно 7,77 и 348,76, что значительно больше теоретических критериев (4,17 и 3,32), то влияние сорта и удобрений достоверно. Критерий Фишера для взаимодействия факторов  $F_{AB}$  составляет 4,43, что также больше теоретического значения (2,53), следовательно, взаимодействие сорта и удобрений существенно.

Достоверная прибавка от применения удобрений ( $B$ ) получена по всем дозам. Сорт Тотем (фактор  $A$ ) достоверно увеличивал урожайность при дозах  $N_{90}$  и  $N_{120}$ , по сравнению с другими сортами, где эти различия были недостоверны или существенно уступали.

### Задания для самостоятельной работы

**Задание 1.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Элегия (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	50,5	46,3	45,4	48,1
	Фон + N <sub>60</sub>	57,6	57,8	56,3	55,4
	Фон + N <sub>90</sub>	70,9	62,1	66,4	72,2
	Фон + N <sub>120</sub>	77,7	82,2	78,2	77,3
Велена	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	51,4	43,5	50,2	52,4
	Фон + N <sub>60</sub>	57,8	45,8	54,3	56,3
	Фон + N <sub>90</sub>	62,1	58,4	59,4	61,3
	Фон + N <sub>120</sub>	72,2	62,3	68,3	71,2

**Задание 2.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность двух сортов пшеницы мягкой озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Мроя (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	41,3	46,3	45,2	42,3
	Фон + N <sub>60</sub>	51,1	55,8	54,2	49,8
	Фон + N <sub>90</sub>	57,4	62,1	59,6	55,4
	Фон + N <sub>120</sub>	60,8	68,2	68,4	65,4
Тотем	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	44,6	48,3	47,5	45,6
	Фон + N <sub>60</sub>	52,4	57,2	56,4	57,2
	Фон + N <sub>90</sub>	65,3	68,2	67,3	68,1
	Фон + N <sub>120</sub>	72,3	74,1	73,2	74,8

**Задание 3.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Гирлянда (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	52,2	50,4	53,4	51,6
	Фон + N <sub>60</sub>	56,8	54,2	58,1	56,2
	Фон + N <sub>90</sub>	59,8	58,2	64,2	62,3
	Фон + N <sub>120</sub>	65,4	64,3	70,2	68,9
Малия	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	55,4	58,1	56,2	54,2
	Фон + N <sub>60</sub>	57,3	62,3	60,3	59,2
	Фон + N <sub>90</sub>	66,7	69,3	70,2	68,5
	Фон + N <sub>120</sub>	75,4	77,2	79,3	76,4

**Задание 4.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Элегия (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	56,1	54,2	52,1	50,4
	Фон + N <sub>60</sub>	58,2	56,4	54,8	53,1
	Фон + N <sub>90</sub>	64,3	62,3	60,4	61,2
	Фон + N <sub>120</sub>	69,1	68,3	66,4	65,2
Велена	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	50,4	56,2	52,3	58,3
	Фон + N <sub>60</sub>	53,4	59,1	55,5	59,3
	Фон + N <sub>90</sub>	66,4	68,4	66,2	69,1
	Фон + N <sub>120</sub>	72,4	76,2	72,4	75,6

**Задание 5.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Ядвися (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	45,2	47,8	49,2	50,4
	Фон + N <sub>60</sub>	51,3	54,1	56,8	58,2
	Фон + N <sub>90</sub>	55,4	58,3	60,1	62,4
	Фон + N <sub>120</sub>	60,1	64,2	68,3	70,4
Влади	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	48,2	50,3	54,1	55,2
	Фон + N <sub>60</sub>	52,3	54,2	58,3	60,1
	Фон + N <sub>90</sub>	56,3	58,2	62,1	64,3
	Фон + N <sub>120</sub>	60,2	62,5	66,4	68,4

**Задание 6.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы мягкой озимой гибридной

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Хайгардо (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	50,1	48,6	46,3	52,4
	Фон + N <sub>60</sub>	52,4	50,1	48,7	54,2
	Фон + N <sub>90</sub>	55,8	53,3	52,6	57,1
	Фон + N <sub>120</sub>	60,2	59,3	58,2	62,3
Гималая	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	56,5	58,1	60,3	62,1
	Фон + N <sub>60</sub>	57,6	61,1	63,3	65,1
	Фон + N <sub>90</sub>	65,4	68,2	70,6	72,3
	Фон + N <sub>120</sub>	72,5	73,1	76,4	78,7

Вариант 7

**Задание 7.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов тритикале озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Динамо (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	52,6	54,1	50,8	56,2
	Фон + N <sub>60</sub>	55,1	58,1	53,2	60,1
	Фон + N <sub>90</sub>	58,4	62,3	56,4	65,4
	Фон + N <sub>120</sub>	62,1	65,6	60,2	69,2
Атлет 17	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	48,3	51,6	52,4	54,3
	Фон + N <sub>60</sub>	52,1	53,6	55,4	56,2
	Фон + N <sub>90</sub>	58,4	60,2	62,1	64,1
	Фон + N <sub>120</sub>	64,2	67,3	68,3	70,1

Вариант 8

**Задание 8.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов тритикале озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Динамо (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	55,1	53,6	52,1	50,4
	Фон + N <sub>60</sub>	57,6	56,8	54,8	53,1
	Фон + N <sub>90</sub>	63,6	62,3	60,4	61,2
	Фон + N <sub>120</sub>	68,7	68,3	66,4	65,2
Тихон	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	51,4	56,2	52,3	58,3
	Фон + N <sub>60</sub>	56,4	60,1	56,5	62,3
	Фон + N <sub>90</sub>	66,3	68,4	66,2	69,5
	Фон + N <sub>120</sub>	75,3	74,2	72,4	76,6

**Задание 9.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов тритикале озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Динамо (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	42,5	47,3	45,4	48,1
	Фон + N <sub>60</sub>	55,6	57,8	56,3	55,4
	Фон + N <sub>90</sub>	60,9	62,1	66,4	72,2
	Фон + N <sub>120</sub>	67,7	68,2	74,2	77,3
Тадеус	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	51,4	43,5	50,2	52,4
	Фон + N <sub>60</sub>	57,8	45,8	54,3	56,3
	Фон + N <sub>90</sub>	62,1	58,4	59,4	61,3
	Фон + N <sub>120</sub>	66,2	62,3	65,3	68,2

**Задание 10.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячмень яровой пивоваренный

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Аванс (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	34,2	34,8	37,1	35,3
	Фон + N <sub>60</sub>	40,3	42,0	42,5	40,7
	Фон + N <sub>90</sub>	49,0	50,4	51,1	55,1
	Фон + N <sub>120</sub>	58,2	59,3	62,1	64,3
Компас	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	36,2	38,8	37,5	39,3
	Фон + N <sub>60</sub>	42,5	44,3	43,5	46,7
	Фон + N <sub>90</sub>	51,6	54,2	53,5	58,1
	Фон + N <sub>120</sub>	58,9	59,4	61,4	62,2

**Задание 11.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячмень яровой пивоваренный

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Увертюра (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	34,2	35,8	34,5	37,3
	Фон + N <sub>60</sub>	36,8	38,2	39,1	41,4
	Фон + N <sub>90</sub>	48,6	50,2	53,5	58,1
	Фон + N <sub>120</sub>	52,3	56,6	58,1	62,2
Абба	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	36,5	37,3	34,9	37,8
	Фон + N <sub>60</sub>	45,5	42,3	45,5	48,7
	Фон + N <sub>90</sub>	50,6	52,2	55,5	60,1
	Фон + N <sub>120</sub>	56,3	58,6	62,1	64,2

**Задание 12.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячмень яровой пивоваренный

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Аванс (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	34,2	34,8	37,1	39,3
	Фон + N <sub>60</sub>	40,3	42,0	42,5	44,7
	Фон + N <sub>90</sub>	49,0	50,4	51,1	55,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	55,1	60,2
Амидала	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	42,1	44,1	40,6	42,4
	Фон + N <sub>60</sub>	46,3	48,2	45,8	46,4
	Фон + N <sub>90</sub>	50,6	55,2	49,4	52,6
	Фон + N <sub>120</sub>	54,4	60,9	56,1	58,2

### Вариант 13

**Задание 13.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячмень яровой пивоваренный

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Увертюра (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	34,2	35,8	34,5	37,3
	Фон + N <sub>60</sub>	41,5	44,3	43,5	46,7
	Фон + N <sub>90</sub>	48,6	50,2	53,5	58,1
	Фон + N <sub>120</sub>	52,3	56,6	58,1	62,2
Файерфокс	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	38,4	39,8	41,5	43,1
	Фон + N <sub>60</sub>	42,6	44,8	45,9	48,4
	Фон + N <sub>90</sub>	50,4	54,2	55,1	59,4
	Фон + N <sub>120</sub>	62,3	59,6	64,3	65,7

**Задание 14.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового кормового

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Добры (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	35,3	36,4	33,1	34
	Фон + N <sub>60</sub>	37,3	38,3	34,6	35,8
	Фон + N <sub>90</sub>	45,7	49,2	46,4	47,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	52,2	55,1
Дублер	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	38,1	36,7	35,2	37,4
	Фон + N <sub>60</sub>	42,5	40,3	39,6	42,3
	Фон + N <sub>90</sub>	49,1	50,2	45,2	48,3
	Фон + N <sub>120</sub>	56,8	58,3	55,4	58,2

**Задание 15.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового кормового

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Добры (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	35,3	36,4	33,1	34,0
	Фон + N <sub>60</sub>	38,3	39,3	37,1	38,1
	Фон + N <sub>90</sub>	42,7	41,7	40,5	41,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	52,2	55,1
Страж 110	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	41,2	42,3	39,1	40,9
	Фон + N <sub>60</sub>	45,6	44,1	47,2	45,4
	Фон + N <sub>90</sub>	48,1	49,3	50,9	49,2
	Фон + N <sub>120</sub>	54,9	59,1	59,3	56,6

**Задание 16.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового кормового

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Добры (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	35,3	36,4	33,1	34,0
	Фон + N <sub>60</sub>	38,3	39,3	37,1	38,1
	Фон + N <sub>90</sub>	42,7	41,7	40,5	41,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	52,2	55,1
Корнет	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	45,6	46,4	43,9	44,0
	Фон + N <sub>60</sub>	49,1	49,2	47,4	48,7
	Фон + N <sub>90</sub>	54,3	56,2	55,1	54,2
	Фон + N <sub>120</sub>	59,7	61,4	60,2	62,2

**Задание 17.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового кормового

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Добры (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	35,3	36,4	33,1	34,0
	Фон + N <sub>60</sub>	38,3	39,3	37,1	38,1
	Фон + N <sub>90</sub>	42,7	41,7	40,5	41,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	52,2	55,1
Айрвэй	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	41,3	46,3	45,2	42,3
	Фон + N <sub>60</sub>	52,2	57,8	51,1	49,8
	Фон + N <sub>90</sub>	54,3	62,1	59,6	55,4
	Фон + N <sub>120</sub>	60,8	72,2	65,4	66,3

**Задание 18.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового кормового(голозерного)

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Адамант (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	34,2	34,1	35,1	36,3
	Фон + N <sub>60</sub>	36,3	36,2	38,5	38,7
	Фон + N <sub>90</sub>	41,0	40,9	42,1	45,1
	Фон + N <sub>120</sub>	44,5	46,6	45,1	50,2
Дева	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	35,3	36,4	33,1	34,0
	Фон + N <sub>60</sub>	38,3	39,3	37,1	38,1
	Фон + N <sub>90</sub>	42,7	41,7	40,5	41,1
	Фон + N <sub>120</sub>	54,3	56,6	52,2	55,1

**Задание 19.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы яровой мягкой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Любава (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	48,2	50,3	54,1	55,2
	Фон + N <sub>60</sub>	52,3	54,2	58,3	59,1
	Фон + N <sub>90</sub>	59,3	60,2	64,5	65,3
	Фон + N <sub>120</sub>	65,5	67,3	69,2	70,1
Токката	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	51,4	56,2	52,3	58,3
	Фон + N <sub>60</sub>	56,4	62,1	58,5	62,3
	Фон + N <sub>90</sub>	65,4	72,1	70,4	71,3
	Фон + N <sub>120</sub>	75,4	78,3	79,2	77,9

**Задание 20.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов пшеницы яровой мягкой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Любава (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	48,2	50,3	54,1	55,2
	Фон + N <sub>60</sub>	52,3	54,2	58,3	60,1
	Фон + N <sub>90</sub>	56,3	58,2	62,1	64,3
	Фон + N <sub>120</sub>	60,2	62,5	66,4	68,4
Нимфа	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	55,4	58,1	56,2	54,2
	Фон + N <sub>60</sub>	58,3	62,3	63,1	61,3
	Фон + N <sub>90</sub>	66,7	69,3	70,2	68,5
	Фон + N <sub>120</sub>	75,4	77,2	79,3	74,2

**Задание 21.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов тритикале озимой

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Талеус (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	57,5	52,3	50,4	53,1
	Фон + N <sub>60</sub>	60,6	62,8	61,3	60,4
	Фон + N <sub>90</sub>	65,9	67,1	71,4	77,2
	Фон + N <sub>120</sub>	72,7	73,2	79,2	82,3
Звено	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	56,4	48,5	55,2	57,4
	Фон + N <sub>60</sub>	62,8	50,8	59,3	61,3
	Фон + N <sub>90</sub>	67,1	63,4	64,4	66,3
	Фон + N <sub>120</sub>	69,1	64,2	67,2	69,2

**Задание 22.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового на пивоваренные цели

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Адамант (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	39,2	39,8	42,1	44,3
	Фон + N <sub>30</sub>	45,3	47,0	47,5	49,7
	Фон + N <sub>45</sub>	54,0	55,4	56,1	59,1
	Фон + N <sub>60</sub>	59,3	61,6	61,1	65,2
Саншайн	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	41,2	43,8	42,5	44,3
	Фон + N <sub>30</sub>	47,5	49,3	48,5	51,7
	Фон + N <sub>45</sub>	56,6	59,2	58,5	63,1
	Фон + N <sub>60</sub>	63,2	65,6	68,1	69,2

**Задание 23.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового на пивоваренные цели

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Фокус (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	37,2	38,8	37,5	40,3
	Фон + N <sub>30</sub>	44,5	47,3	43,5	46,1
	Фон + N <sub>45</sub>	51,6	53,2	49,1	51,1
	Фон + N <sub>60</sub>	55,3	56,3	52,3	62,3
Мажор	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	39,5	40,3	37,9	40,8
	Фон + N <sub>30</sub>	48,5	45,3	47,5	51,7
	Фон + N <sub>45</sub>	55,8	57,4	58,5	56,2
	Фон + N <sub>60</sub>	61,4	68,2	65,1	68,2

**Задание 24.** Определить влияние различных доз азотных удобрений на урожайность сортов ячменя ярового на пивоваренные цели

Сорт (фактор А)	Система удобрений (фактор В)	Повторения			
		I	II	III	IV
Корнет (контроль)	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	41,2	44,8	39,1	41,3
	Фон + N <sub>30</sub>	45,3	46,0	42,5	45,7
	Фон + N <sub>45</sub>	51,3	52,4	49,4	48,2
	Фон + N <sub>60</sub>	55,0	54,3	54,1	55,9
Перспект	Без удобрений (Фон P <sub>60</sub> K <sub>90</sub> )	45,3	48,4	50,7	46,8
	Фон + N <sub>30</sub>	49,2	51,6	57,7	52,3
	Фон + N <sub>45</sub>	62,1	60,2	62,3	65,1
	Фон + N <sub>60</sub>	64,3	65,1	68,1	67,1

## 8.2. Оценка комбинационной способности исходного материала и определение наследуемости признаков

Для создания высокоурожайных сортов и гибридов различных сельскохозяйственных культур селекционер решает проблему подбора родительских пар для скрещивания. Причём, используя метод гибридизации, производится очень большое число комбинаций скрещиваний, а затем ежегодно изучается множество гибридов. И опыт показывает, что удачных скрещиваний в конечном итоге получается не так уж и много.

Поэтому очень важно предсказать, какие комбинации скрещиваний приведут в первом поколении к проявлению гетерозиса или в поздних поколениях – к образованию желаемых трансгрессий, значительно превосходящих родительские формы.

Повышению эффективности гибридизации может способствовать использование в скрещиваниях родительских форм, обладающих высокой комбинационной способностью, определяемой с помощью методов диаллельного анализа.

**Комбинационная способность** – это способность родительских компонентов при скрещивании давать высокопродуктивные гибриды. В связи с этим в селекции на гетерозис самоопыленные линии и сорта скрещивают по общей комбинационной способности (ОКС) и специфичной комбинационной способности (СКС).

**Общая комбинационная способность** показывает среднюю ценность линий и сортов по продуктивности или другим свойствам в гибридных комбинациях. Например, у кукурузы для определения ОКС чаще используют метод топкросса (рис. 2).

A × T  
B × T  
C × T  
D × T

Рис. 2. Топкросс

При этом все изучаемые линии высевают в качестве материнских чередующимися рядами с отцовским сортом-тестером или анализатором. В качестве тестера используют сорт или гибридную комбинацию с широкой наследственной основой. Такие скрещивания позволяют выявить наиболее ценные исходные образцы, способные

давать высококачественные гибриды при использовании в качестве материнского компонента.

У ржи, люцерны, клевера и других культур используют преимущественно метод поликрасса – такие скрещивания, при которых каждый изучаемый образец скрещивается со многими тестерами (рис. 3).

$A \times T_1$	$B \times T_1$	$C \times T_1$	$D \times T_1$
$A \times T_2$	$B \times T_2$	$C \times T_2$	$D \times T_2$
$A \times T_3$	$B \times T_3$	$C \times T_3$	$D \times T_3$
$A \times T_4$	$B \times T_4$	$C \times T_4$	$D \times T_4$

Рис. 3. Поликросс

Выявленный набор лучших тестеров может быть отобран для совместного посева с изучаемым сортом при создании новой поликроссной, синтетической популяции, обладающей высокой урожайностью за счет свободного переопыления между подобранными компонентами у перекрестноопыляющихся культур.

Оценку ОКС дают по продуктивности гибридов  $F_1$ . Для этого суммируют урожайность гибридов всех самоопыленных линий, вычисляют среднюю урожайность по данному топкроссу и отклонение урожайности данного гибрида от средней урожайности. Линии, которые в комбинации с тестером дали урожай ниже среднего по опыту, бракуют.

**Специфической комбинационной способностью** называется способность линии показывать высокую величину гетерозиса в какой-нибудь одной конкретной комбинации.

Линии, отобранные по ОКС, оценивают по СКС в системе диаллельных скрещиваний (рис. 4).

	A	B	C	D
A	–	AB	AC	AD
B	BA	–	BC	BD
C	CA	CB	–	CD
D	DA	DB	DC	–

Рис. 4. Диаллельные скрещивания

ОКС – определяется *аддитивными*, а СКС – *неаддитивными эффектами генов*.

Методы проверки комбинационной способности определяются генетическими системами скрещиваний.

В практике с этой целью используют несколько генетических систем для получения гибридов:

1) **диаллельное скрещивание** (полное и неполное), при котором каждая самоопыленная линия скрещивается со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций;

2) **топкросс** (полный и неполный), скрещивание, при котором все родительские линии опыляют двумя-тремя и более тестерами. Тестеры – это сорта, линии, двойные гибриды, синтетические сорта и т.п., чаще взятые в качестве опылителей и являющиеся индикаторами (анализаторами);

3) **поликросс** – свободное переопыление каждой линии смесью пыльцы всех других образцов, взятых в исследование;

4) **свободное** (неконтролируемое) опыление.

Чаще всего применяют первые две системы скрещиваний. Наиболее полную информацию как в отношении ОКС, так и СКС каждой проверяемой линии дают диаллельные скрещивания.

Методы проверки комбинационной способности характеризуются схемой скрещивания. Используют четыре основных метода Гриффинга (В. Griffing, 1956), различающихся по объему используемого экспериментального материала.

1. В исследование включают  $m$  родительских форм,  $F_1$  – гибриды прямых и обратных скрещиваний – всего  $m^2$  генотипов;

2. В изучение включают родительские формы и  $F_1$ , полученные в результате прямых скрещиваний – всего  $m(m+1)/2$  генотипов;

**3. В эксперименте используют только прямые и обратные гибриды  $F_1$  – всего  $m(m-1)$  генотипов;**

4. В изучение включают только прямые гибриды  $F_1$  – всего  $m(m-1)/2$  генотипов.

Опыты обычно проводят в  $n$  повторениях (табл. 8.6). На растениях каждого повторения измеряют интересующий исследователя количественный признак.

Таблица 8.6. Масса семян с одного растения гибридов F<sub>1</sub> люпина желтого, г

Комбинация скрещивания	Повторения, n			Среднее (X <sub>ij</sub> )
	I	II	III	
Бригантина × Надежный	2,5	3,9	3,2	3,2
Бригантина × Престиж	7,6	7,3	7,8	7,6
Бригантина × Булат	2,7	3,2	4,3	3,4
Бригантина × Владко	2,9	2,8	4,3	3,3
Бригантина × Алтын 4	7,3	8,6	8,4	8,1
Надежный × Бригантина	7,1	8,5	7,6	7,7
Надежный × Престиж	7,2	8,4	9,2	8,3
Надежный × Булат	8,2	9,1	7,2	8,2
Надежный × Владко	7,4	9,4	7,0	7,9
Надежный × Алтын 4	6,9	6,7	8,3	7,3
Престиж × Бригантина	7,0	7,1	5,9	6,7
Престиж × Надежный	6,6	5,3	6,1	6,0
Престиж × Булат	5,9	3,7	4,3	4,6
Престиж × Владко	6,0	6,8	7,4	6,7
Престиж × Алтын 4	4,0	4,7	4,2	4,3
Булат × Бригантина	6,3	3,9	3,1	4,4
Булат × Надежный	7,3	7,2	8,2	7,6
Булат × Престиж	3,9	2,5	2,8	3,1
Булат × Владко	3,4	2,6	8,1	4,7
Булат × Алтын4	4,0	6,4	5,6	5,3
Владко × Бригантина	3,3	4,5	2,9	3,6
Владко × Надежный	6,4	7,3	7,4	7,0
Владко × Престиж	7,8	6,4	6,5	6,9
Владко × Булат	3,3	2,5	2,7	2,8
Владко × Алтын 4	7,2	9,3	8,2	8,2
Алтын 4 × Бригантина	7,5	9,2	8,1	8,3
Алтын 4 × Надежный	7,8	6,3	7,2	7,1
Алтын 4 × Престиж	7,2	8,3	9,2	8,2
Алтын 4 × Булат	5,2	8,4	7,3	7,0
Алтын 4 × Владко	5,5	6,5	7,1	6,4

По данным измерениям вычисляют общую и специфическую комбинационную способность. Эти параметры предназначены для оценки способности селекционного материала давать трансгрессивное расщепление в потомстве диаллельных гибридов F<sub>1</sub>, а также в селекции на гетерозис и при создании синтетических сортов.

Перед оценкой комбинационной способности методом Гриффинга устанавливают значимость различий хотя бы между некоторыми из

испытуемых генотипов с помощью стандартного дисперсионного анализа (табл. 8.7).

Таблица 8.7. Результаты дисперсионного анализа

Источник вариации	Сумма квадратов	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера	
				F <sub>факт</sub>	F <sub>0,05</sub>
Общая Су	373,8	89			
Повторений Ср	3,77	2	1,89		
Вариантов Сv	308,8	29	10,65	10,09	1,66
Ошибки Cz	61,19	58	1,05		

Поскольку  $F_{\text{факт}} > F_{0,05}$ , то делаем вывод о значимости различий признака у гибридов. Этот факт дает основание надеяться, что родительские сорта не сходны по комбинационной способности. Средние по повторениям данные из табл. 8.6 ( $X_{ij}$ ), а также величины  $x_{.j}$ ,  $x_{.j}$ ,  $x_{..}$  удобнее выписать отдельно (табл. 8.8).

Таблица 8.8. Диаллельная таблица массы семян с 1 растением (средние по повторениям) у гибридов F<sub>1</sub> люпина желтого

Сорт	1	2	3	4	5	6	ΣX <sub>i</sub>
1	—	3,2	7,6	3,4	3,3	8,1	25,6
2	7,7	—	8,3	8,2	7,9	7,3	39,4
3	6,7	6,0	—	4,6	6,7	4,3	28,3
4	4,4	7,6	3,1	—	4,7	5,3	25,1
5	3,6	7,0	6,9	2,8	—	8,2	28,5
6	8,3	7,1	8,2	7,0	6,4	—	37,0
ΣX <sub>i</sub>	30,7	30,9	34,1	26,0	29,0	33,2	ΣX <sub>..</sub> =183,9

Таблица 8.9. Дисперсионный анализ комбинационной способности шести сортов люпина желтого по массе семян с 1 растения у гибридов F<sub>1</sub>

Источник варьирования	Степени свободы df	Сумма квадратов SS	Средний квадрат MS	F <sub>факт</sub>	F <sub>0,05</sub>
Общая комбинационная способность g	5	38,11	7,62	21,68	2,37
Специфическая комбинационная способность S	9	37,29	4,14	11,78	2,04
Реципрокные эффекты г	15	27,97	1,86	5,30	1,84
Случайные отклонения e	58	20,40	0,35		

Степени свободы df

Для общей комбинационной способности

$$df_g = m - 1$$

где, m – количество родительских форм.

$$df_g = 6 - 1 = 5$$

Для специфической комбинационной способности

$$df_s = \frac{m(m-3)}{2},$$

$$df_s = \frac{6(6-3)}{2} = 9$$

для реципрокного эффекта

$$df_r = \frac{m(m-1)}{2},$$

$$df_r = \frac{6(6-1)}{2} = 15$$

для случайных отклонений

$$df_e = (a-1)(n-1),$$

где a – число гибридных комбинаций

n – число повторений

$$df_e = (30-1)(3-1) = 58$$

Сумму квадратов, характеризующую изменчивость общей комбинационной способности, определяют следующим образом:

$$SS_g = \frac{1}{2(m-2)} \sum (X_i + X_{.i})^2 - \frac{2}{2(m-2)} X_{..}^2$$

$$SS_g = \frac{1}{2(6-2)} ((30,7 + 25,6)^2 + (30,9 + 39,4)^2 + (34,1 + 28,3)^2 + (26,0 + 25,1)^2 + (29,0 + 28,5)^2 + (33,2 + 37,0)^2) - \frac{2}{2(6-2)} 183,9^2 = 0,125 \times 22851,04 - 0,083 \times 33819,21 = 2856,38 - 2818,27 = 38,11$$

Сумму квадратов, зависящую от специфической комбинационной способности, находят по формуле:

$$SS_s = \frac{1}{2} \sum (X_{ij} + X_{ji})^2 - \frac{1}{2(m-2)} \sum (X_i + X_{.i})^2 + \frac{1}{(m-1)(m-2)} X_{..}^2$$

$$SS_s = \frac{1}{2} ((7,7 + 3,2)^2 + (6,7 + 7,6)^2 + (4,4 + 3,4)^2 + (3,6 + 3,3)^2 + (8,3 + 8,1)^2 + (6,0 + 8,3)^2 + (7,6 + 8,2)^2 + (7,0 + 7,9)^2 + (7,1 + 7,3)^2 + (3,1 + 4,6)^2 + (6,9 + 6,7)^2 + (8,2 + 4,3)^2 + (2,8 + 4,7)^2 +$$

$$(7,0 + 5,3)^2 + (6,4 + 8,2)^2) - \frac{1}{2(6-2)} ((30,7 + 25,6)^2 + (30,9 + 39,4)^2 + (34,1 + 28,3)^2 + (26,0 + 25,1)^2 + (29,0 + 28,5)^2 + (33,2 + 37,0)^2) + \frac{1}{(6-1)(6-2)} 183,9^2 = 0,5 \times 2405,41 - 0,125 \times 22851,04 + 0,05 \times 33819,21 = 0,5 \times 2405,41 - 0,125 \times 22851,04 + 0,05 \times 33819,21 = 1202,71 - 2856,38 + 1690,96 = 37,29$$

Сумму квадратов, вызванную реципроктными эффектами, вычисляют по формуле

$$SS_r = \frac{1}{2} \sum (X_{ij} - X_{ji})^2$$

$$SS_r = \frac{1}{2} ((7,7 - 3,2)^2 + (6,7 - 7,6)^2 + (4,4 - 3,4)^2 + (3,6 - 3,3)^2 + (8,3 - 8,1)^2 + (6,0 - 8,3)^2 + (7,6 - 8,2)^2 + (7,0 - 7,9)^2 + (7,1 - 7,3)^2 + (3,1 - 4,6)^2 + (6,9 - 6,7)^2 + (8,2 - 4,3)^2 + (2,8 - 4,7)^2 + (7,0 - 5,3)^2 + (6,4 - 8,2)^2) = 27,97$$

$$SS_e = MS_e \times (a-1)(n-1)$$

Рассчитываем после средних квадратов.

Для оценки значимости средних квадратов (MS) комбинационной способности их сравнивают с MS<sub>e</sub> случайных отклонений, который получен взой из дисперсионного анализа дисперсией ошибки и поделенной на число повторений.

$$MS_g = \frac{SS_g}{m-1}$$

$$MS_g = 38,11 : (6-1) = 7,62$$

$$MS_s = SS_s / \frac{m(m-3)}{2}$$

$$MS_s = 37,29 : 9 = 4,14$$

$$MS_r = SS_r / \frac{m(m-1)}{2}$$

$$MS_r = 27,29 : 15 = 1,86$$

$$MS_e = S_z^2 / n$$

$$MS_e = 1,05 : 3 = 0,35$$

$$SS_e = 0,35 \times 58 = 20,40$$

$$F_{\text{факт } g} = MS_g / MS_e = 7,62 : 0,35 = 21,68$$

$$F_{\text{факт } s} = MS_s / MS_e = 4,14 : 0,35 = 11,78$$

$$F_{\text{факт } r} = MS_r / MS_e = 1,86 : 0,35 = 5,30$$

Таблица 8.10. Эффекты общей g, константы специфической S<sub>ij</sub>, вклады в дисперсии общей σ<sup>2</sup><sub>g</sub> и специфической σ<sup>2</sup><sub>gij</sub> комбинационной способности

Сорт	S <sub>ij</sub>						g <sub>i</sub>	σ <sup>2</sup> <sub>gi</sub>	σ <sup>2</sup> <sub>si</sub>
	1	2	3	4	5	6			
1	–						-0,63	0,36	2,07
2	-1,18	–					1,13	1,23	1,61
3	1,51	-0,24	–				0,14	-0,02	1,35
4	-0,33	1,92	-1,14	–			-1,28	1,59	1,25
5	-1,58	0,67	1,01	-0,63	–		-0,48	0,19	1,03
6	1,58	-1,17	-1,13	0,18	0,53	–	1,11	1,20	1,23

Из таблицы 8.8. видно, что различия материала по общей и специфической комбинационной способности высокосзначимы. Поэтому можно продолжить анализ и перейти к оценке эффектов ОКС.

$$g_i = [m(x_{i.} + x_{.i}) - 2x] / 2m(m-2)$$

$$g_i = [6(30,7+25,6) - 2 \times 183,9] / 2 \times 6(6-2) = [337,8 - 367,8] : 48 = -0,63$$

Так же определяют оценки эффектов для всех остальных сортов, Константы специфической комбинационной способности вычисляют по формуле:

$$S_{ij} = (X_{.i} + X_{i.}) / 2 - \Sigma(X_{i.} + X_{.i}) / 2(m-2) + \frac{1}{(m-1)(m-2)} X_{..}$$

$$S_{ij} = (7,7+3,2) : 2 - (30,7+30,9+25,6+39,4) : 2(6-2) + \frac{1}{(6-1)(6-2)} \times 183,9 = 5,45 - 126,6 : 8 + 0,05 \times 183,9 = 5,45 - 15,83 + 9,2 = -1,18$$

Наименьшее существенное различие, необходимое для проверки значимости отличия g<sub>i</sub> от нуля при уровне вероятности, например, 0,01, определяют по формуле:

$$HCP_{0,01} = t_{0,01} \sqrt{\frac{MSe * (m-1)}{2m(m-2)}}$$

$$HCP_{0,01} = 2,66 \times \sqrt{(0,35 * 5) : 48} = 0,097$$

Здесь t<sub>0,01</sub> – значение критерия Стьюдента при 58 степенях свободы.

Для характеристики каждого сорта по СКС обычно определяют вклад σ<sup>2</sup><sub>si</sub> сорта в общую дисперсию СКС по формуле:

$$\sigma_{si}^2 = \Sigma S_{ij}^2 : (m-2) - (n \times MS_{\sigma} / 2(m-2))$$

$$\sigma_{si}^2 = (-1,18^2 + 1,51^2 + (-0,33)^2 + (-1,58)^2 + 1,58^2) : (6-2) - 3 \times 0,35 : 2(6-2) = 2,06$$

Аналогично вклад сортов в общую дисперсию ОКС определяют по формуле:

$$\sigma_{gi}^2 = g_i^2 - ((m-1) \times MS_e / 2m(m-2))$$

$$\sigma_{gi}^2 = -0,63^2 - (6-1) \times 0,35 : 2 \times 6(6-2) = 0,36$$

Вклад  $\sigma_{gi}^2$  зависит главным образом от действия аддитивных, а вклад  $\sigma_{si}^2$  — от неаддитивных эффектов генов. Поэтому по относительным величинам  $\sigma_{gi}^2$  и  $\sigma_{si}^2$  можно приблизительно судить о роли аддитивных и неаддитивных эффектов генов в детерминации признака у каждого сорта.

Из табл.8.10 видно, что высокая ОКС у сортов №2, №4 и №6 у остальных сортов средняя (приблизительно равная 0).

У сорта № 4 преобладающую роль в схеме наследования играют аддитивные эффекты генов, так как у него  $\sigma_{gi}^2 > \sigma_{si}^2$ . У сортов №1, №2, № 3, №5, № 6 значительную роль в схеме наследования массы семян с растения играют доминантные и, возможно, эпистатические эффекты генов  $\sigma_{gi}^2 < \sigma_{si}^2$ .

### Задания для самостоятельной работы

Рассчитать общую и специфическую комбинационную способность проведенных диаллельных скрещиваний и вклад аддитивных и неаддитивных генов в детерминацию признака по каждому сорту.

**Задание 1.** Высота растений гибридов  $F_1$  яровой мягкой пшеницы, см.

Комбинация скрещивания	Повторения			Среднее
	I	II	III	
Дарья × Сабина	96,1	97,4	100,5	
Дарья × Сударыня	97,1	106,8	111,8	
Дарья × Венера	119,0	105,3	113,0	
Дарья × Ласка	98,1	100,2	94,2	
Дарья × Тризо	94,7	106,3	98,3	
Сабина × Дарья	100,7	106,0	105,7	
Сабина × Сударыня	113,3	111,3	112,2	
Сабина × Венера	118,0	118,7	112,4	
Сабина × Ласка	119,6	123,6	124,3	
Сабина × Тризо	101,4	104,6	107,7	
Сударыня × Дарья	103,2	95,7	94,5	
Сударыня × Сабина	106,3	100,2	101,4	
Сударыня × Венера	94,7	110,2	101,6	
Сударыня × Ласка	114,6	128,1	118,7	
Сударыня × Тризо	103,3	116,1	113,2	
Венера × Дарья	126,2	123,4	117,2	
Венера × Сабина	135,7	136,3	125,9	
Венера × Сударыня	115,6	108,5	113,8	
Венера × Ласка	116,5	122,4	118,6	
Венера × Тризо	114,0	126,2	111,6	
Ласка × Дарья	105,4	108,2	110,7	
Ласка × Сабина	108,4	97,8	93,0	
Ласка × Сударыня	112,4	113,0	103,0	
Ласка × Венера	111,4	102,9	120,5	
Ласка × Тризо	108,1	101,4	100,2	
Тризо × Дарья	114,5	116,4	122,5	
Тризо × Сабина	132,3	119,8	135,9	
Тризо × Сударыня	121,3	110,6	117,5	
Тризо × Венера	106,9	113,1	119,8	
Тризо × Ласка	124,5	122,2	118,2	

## Задание 2. Средняя масса товарного плода у томата, г

Комбинация скрещивания	Повторения			Среднее
	I	II	III	
Гарант × Спринт	62,3	63,0	68,7	
Гарант × Доходный	103,0	93,5	82,6	
Гарант × Лиана	83,2	94,3	78,0	
Гарант × Дубок	95,4	100,0	85,3	
Спринт × Гарант	35,1	28,0	30,2	
Спринт × Доходный	53,0	58,5	53,5	
Спринт × Лиана	52,5	58,0	61,8	
Спринт × Дубок	47,3	51,5	44,3	
Доходный × Гарант	51,0	44,0	49,0	
Доходный × Спринт	71,4	82,5	76,3	
Доходный × Лиана	84,9	107,0	94,0	
Доходный × Дубок	41,0	29,5	30,1	
Лиана × Гарант	98,2	93,0	82,0	
Лиана × Спринт	36,4	25,3	24,5	
Лиана × Доходный	39,4	32,5	26,2	
Лиана × Дубок	66,1	71,3	64,3	
Дубок × Гарант	53,0	48,5	38,0	
Дубок × Спринт	75,3	94,0	79,3	
Дубок × Доходный	74,3	62,8	57,8	
Дубок × Лиана	72,0	78,0	66,2	

### 8.3. Подбор комбинации простых гибридов для создания двойных и трехлинейных гибридов (метод М. Дженкинса)

С выявлением комбинаций с высокой СКС, при селекции на гетерозис собственно селекционный процесс заканчивается, если конечной целью является создание простых межлинейных гибридов. Однако по экономическим причинам на рынке семян присутствует значительная доля двойных межлинейных и трехлинейных гибридов. Известно, что не от каждой комбинации простых гибридов можно получить высокоурожайный и экологически пластичный двойной межлинейный или трехлинейный гибрид. Для достижения нужного результата требуется проведение диаллельных скрещиваний большого количества простых гибридов и их испытания на комбинационную способность. Эта работа весьма объемна, что видно из формулы, позволяющей рассчитать все возможные комбинации двойных межлинейных гибридов:

$$K = \frac{n \cdot (n-1) \cdot (n-2) \cdot (n-3)}{8}, \text{ где}$$

$K$  – возможное количество комбинаций двойных гибридов;

$n$  – число линий.

М. Дженкинс предложил метод с помощью которого по продуктивности простых гибридов можно предсказать урожайность двойных межлинейных гибридов. Из исследуемых 4 методов он предложил метод, где фактическая урожайность двойного гибрида наиболее тесно коррелирует ( $r = 0,76$ ) со средней урожайностью четырех простых гибридов, составленных из тех же линий в комбинациях, не входящих в данный двойной межлинейный гибрид.

В результате урожайность двойного гибрида можно довольно точно рассчитать по формуле:

$$(A \times B) (C \times D) = \frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4}, \text{ где}$$

A, B, C, D – линии, составляющие двойной межлинейный гибрид.

Если средний урожай обоих простых гибридов ( $A \times B$ ) и ( $C \times D$ ) окажется выше урожая двойного гибрида ( $A \times B$ ) ( $C \times D$ ), в нашем случае это теоретическая средняя урожайность четырех простых гибридов  $\frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4}$ , не входящих в данный межлинейный гибрид, то порядок сочетания линий в данном двойном гибриде выбрано не правильно, иное их расположение дало бы более урожайный гибрид.

Аналогично на основании урожайности, установленной для двойных гибридов, можно также определять теоретическую урожайность трехлинейных гибридов по формуле:

$$(A \times B) \times C = \frac{(A \times C) + (B \times C)}{2}, \text{ где}$$

A, B, C – линии, составляющие трехлинейный гибрид.

Формула, позволяющая рассчитать все возможные комбинации трехлинейных гибридов имеет следующий вид:

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

Следует иметь в виду, что теоретически определенная урожайность двойного или трехлинейного гибрида имеет отклонения от фактической урожайности. Данные отклонения связаны с особенностями взаимодействия генотипа со средой, а также могут присутствовать всевозможные эпистатические эффекты. Вместе с тем, теоретические расчеты ценности двойных межлинейных или трехлинейных гибридов дают возможность исключить из дальнейшей работы явно неперспективные комбинации.

### Задания для самостоятельной работы

**Задание 1.** Установить перспективные комбинации простых гибридов для создания двойных межлинейных гибридов.

Согласно полученного варианта (табл. 8.11) и исходных данных по урожайности простых гибридов (табл. 8.12) установите перспективную схему получения двойного межлинейного гибрида.

Таблица 8.11. Исходные данные для создания двойных межлинейных гибридов кукурузы

Вариант	Шифр задания	Вариант	Шифр задания	Вариант	Шифр задания
1	1, 18	19	32, 37	37	15, 32
2	2, 12	20	33, 42	38	16, 33
3	3, 13	21	34, 40	39	17, 31
4	4, 14	22	35, 41	40	18, 43
5	5, 15	23	31, 36	41	19, 30
6	6, 16	24	11, 38	42	20, 29
7	7, 10	25	4, 39	43	21, 28
8	8, 17	26	1, 45	44	22, 27
9	9, 25	27	5, 44	45	23, 26
10	11, 24	28	6, 39	46	24, 25
11	19, 45	29	7, 42	47	27, 37
12	20, 43	30	8, 40	48	31, 40
13	21, 44	31	9, 41	49	33, 42
14	22, 26	32	10, 38	50	34, 39
15	23, 27	33	11, 37	51	35, 38
16	1, 28	34	12, 36	52	36, 44
17	2, 29	35	13, 35	53	30, 43
18	30, 31	36	14, 34	54	29, 37

Таблица 8.12. Урожайность простых гибридов кукурузы, г

№ п/п	Простой гибрид	Урожайность	№ п/п	Простой гибрид	Урожайность
1	(A × B)	1550	29	(D × L)	1690
2	(A × C)	1770	30	(D × M)	1730
3	(A × D)	1600	31	(E × F)	1510
4	(A × E)	1500	32	(E × G)	1800
5	(A × F)	1450	33	(E × K)	1660
6	(A × G)	1400	34	(E × L)	1770
7	(A × K)	1670	35	(E × M)	1720
8	(A × L)	1540	36	(F × G)	1810
9	(A × M)	1460	37	(F × K)	1900
10	(B × C)	1490	38	(F × L)	1470
11	(B × D)	1480	39	(F × M)	1590
12	(B × E)	1500	40	(G × K)	1810
13	(B × F)	1700	41	(G × L)	1880
14	(B × G)	1740	42	(G × M)	1790
15	(B × K)	1670	43	(K × L)	1630
16	(B × L)	1450	44	(K × M)	1740
17	(B × M)	1370	45	(L × M)	1570
18	(C × D)	1790	46	A	350
19	(C × E)	1650	47	B	250
20	(C × F)	1800	48	C	290
21	(C × G)	1610	49	D	380
22	(C × K)	1650	50	E	410
23	(C × L)	1710	51	F	360
24	(C × M)	1470	52	G	200
25	(D × E)	1520	53	K	180
26	(D × F)	1560	54	L	310
27	(D × G)	1620	55	M	400
28	(D × K)	1670			

**Задание 2.** Установить перспективные комбинации простых гибридов и линий для создания трехлинейных гибридов.

Согласно полученного варианта (табл. 8.13) и исходных данных по урожайности простых гибридов (табл. 8.12) установите перспективную схему получения трехлинейного гибрида.

Таблица 8.13. Исходные данные для получения трехлинейных гибридов

Вариант	Шифр задания	Вариант	Шифр задания	Вариант	Шифр задания
1	1, 55	11	11, 550	21	24, 46
2	2, 54	12	12, 51	22	25, 47
3	3, 52	13	13, 52	23	27, 50
4	4, 52	14	14, 53	24	28, 51
5	5, 47	15	15, 54	25	29, 52
6	6, 51	16	16, 55	26	30, 53
7	7, 48	17	17, 49	27	31, 49
8	8, 49	18	18, 47	28	32, 54
9	9, 50	19	19, 46	29	33, 48
10	10, 46	20	26, 48	30	34, 55

#### 8.4. Оценка эффекта гетерозиса и коэффициента доминирования

Жизнеспособность потомства во многом определяется степенью родства родительских особей, участвующих в оплодотворении.

В зависимости от степени родства родительских особей различают два типа скрещиваний:

- аутбридинг;
- инбридинг.

**Аутбридингом** называется скрещивание неродственных особей одной породы, разных пород (кроссбридинг) и разных видов (отдаленная гибридизация).

**Инбридингом** (*инцухтом*) называется принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений или близкородственное спаривание животных.

По биологии цветения и оплодотворения растения условно делят на два типа:

- самооплодотворяющиеся;
- перекрестнооплодотворяющиеся.

Самооплодотворяющиеся растения завязывают семена и дают нормальное жизнеспособное потомство при опылении пылью своего же цветка или растения. К таким растениям относятся пшеница, ячмень, овес, рис, сорго, арахис, горох, фасоль, кормовые бобы, лен, хлопчатник, томат.

Перекрестнооплодотворяющиеся растения могут завязывать семена и давать жизнеспособное потомство только при аутбридинге, т. е. при опылении пылью других растений. К ним относятся рожь, кукуруза, люцерна, клевер, свекла, капуста, яблоня, земляника.

У растений инбридинг (*инцухт*) характеризуется рядом особенностей:

- низкой завязываемостью семян;
- инбредной депрессией потомства;
- дифференциацией исходной популяции на четко различимые инбредные линии;
- выравниваемость растений в пределах одной инбредной линии.

Инбридинг осуществляют следующим образом. У перекрестноопыляющихся растений с обоеполюми цветками (рожь) за 1–2 дня до цветения соцветия изолируют пергаментными изоляторами. Под изолятором происходит опыление пестиков пылью только своего соцветия. Через 7–10 дней, когда в соцветии отцветут все цветки, а

неоплодотворенные пестики станут нежизнеспособными, изолятор снимают и подсчитывают число завязавшихся семян. Обычно при инбридинге завязываются единичные цветки и семена.

У раздельнополых однодомных растений принудительное самоопыление осуществляют пылью мужского соцветия, срезанного с того же растения. У кукурузы за 2–3 дня до цветения изолируют пергаментными изоляторами початок и метелку. В день массового появления рылец початок опыляют пылью изолированного соцветия своего же растения. Затем початок и метелку снова изолируют и через 1–2 дня опыление повторяют, так как цветки в початке цветут неодновременно.

При инбридинге у перекрестноопыляющихся растений семена либо не завязываются, либо завязываются в незначительном количестве, а растения, выросшие из таких семян, обычно маложизнеспособные и низкопродуктивные.

Снижение жизнеспособности и продуктивности у растений, полученных в результате принудительного самооплодотворения, называется *инбредной депрессией*, или *вырождением*.

Потомство инбридинга называют *инбредной линией (инцухт-линией)* и обозначают латинской буквой I, а число поколений, в которых повторялся инбридинг, – стоящей внизу цифрой: однократное самоопыление I<sub>1</sub>, двукратное I<sub>2</sub> и т. д. (рис. 5).

В 5–7-м поколении потомство инбредной линии становится практически константным. К этому времени растения достигают так называемого *инбредного минимума*, и при дальнейшем инбридинге снижения их продуктивности и жизнеспособности не наблюдается.

В результате инбридинга происходит разложение исходной гетерозиготной популяции на ряд генотипически различных линий. Чем больше число генов, по которым гетерозиготна исходная популяция, тем больше инбредных линий в ней можно выделить.

Растения в пределах одной инбредной линии с каждым поколением инбридинга становятся более однотипными и гомозиготными. Предполагают, что одной из причин инбредной депрессии является переход в гомозиготное состояние летальных и сублетальных рецессивных генов, снижающих жизнеспособность и продуктивность растений.

При инбридинге в каждом поколении повышается доля гомозиготных особей. У растения с генотипом Aa в результате инбридинга при условиях равновероятной встречаемости гамет,

имеющих аллели А и а, и равновероятной выживаемости гетерозигот Аа и гомозигот АА и аа в I<sub>1</sub> частота гетерозиготных растений уменьшится вдвое: 25 % АА : 50 % Аа : 25 % аа. При повторном инбридинге в I<sub>2</sub> частота гетерозигот снова уменьшится вдвое: 37,5 % АА : 25 % Аа : 37,5 % аа.



Р I<sub>1</sub> I<sub>2</sub> I<sub>3</sub> I<sub>4</sub> I<sub>5</sub> I<sub>6</sub> I<sub>7</sub>

Рис. 5. Инбредная депрессия у кукурузы в поколениях инбридинга

Таким образом, в каждом поколении инбридинга доля гетерозигот уменьшается вдвое по сравнению с предыдущим поколением, а доля гомозигот растений соответствующим образом увеличивается. Для определения доли гомозигот в поколениях инбридинга у растений пользуются формулой Райта:

$$F = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n, \text{ где}$$

F – коэффициент инбридинга (показатель гомозиготности инбредной линии по данной паре аллелей);

n – число поколений инбридинга.

Инбридинг дает возможность выявить имеющиеся в популяции ценные сочетания генов и закрепить их в потомстве. Например, гены короткостебельности у ржи, высокой сахаристости у сахарной свеклы и т. д. Однако использование инбридинга затрудняется явлением

инбредной депрессии, из-за которой возникает опасность утери некоторых ценных генов.

Наиболее перспективным оказалось использование инбредных линий в селекции на гетерозис, так как при скрещивании между собой некоторые линии дают высокопродуктивное, мощно развитое потомство.

Явления увеличения мощности и жизнеспособности, повышения продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с их родительскими формами называются *гетерозисом*.

Эффект гетерозиса максимально проявляется только в первом поколении, резко снижаясь уже во втором и последующих поколениях. Учитывая это, в производстве используют только гибриды F<sub>1</sub>.

Повышенная урожайность гетерозисных гибридов – самое главное их преимущество. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет 15–30 %.

Гетерозис у растений подразделяется на следующие типы:

- репродуктивный;
- соматический;
- приспособительный.

*Репродуктивный гетерозис* выражается в лучшем развитии органов размножения растений, повышенной фертильности, большем урожае плодов и семян (рис. 6).

При *соматическом гетерозисе* у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей – стеблей, побегов, листьев, корнеплодов, клубней.

*Приспособительный (адаптивный) гетерозис* выражается в повышенной жизнеспособности гибридов – в повышении зимостойкости, засухоустойчивости, сокращении вегетативного периода.

В современной генетике существует несколько теорий, объясняющих явления инбредной депрессии и гетерозиса:

- теория доминирования;
- теория сверхдоминирования;
- гипотеза генетического баланса.



Рис. 6. Репродуктивный гетерозис у кукурузы: початки родительских растений (1, 3) и гибрида F<sub>1</sub> (2)

В селекции полученные гибриды оценивают по степени проявления истинного, гипотетического и конкурсного гетерозиса (виды гетерозиса).

**Гипотетический гетерозис** ( $\Gamma_{\text{гип}}$ ) – отношение превышения данного признака над средним его показателем у родительских форм к среднему показателю у родительских форм:

$$\Gamma_{\text{гип}, \%} = \frac{F_1 - P_{\text{ср}}}{P_{\text{ср}}} \cdot 100,$$

где  $F_1$  – среднее значение признака первого поколения гибридов;

$P_{\text{ср}}$  – среднее значение признака обоих родителей.

**Истинный гетерозис** ( $\Gamma_{\text{ист}}$ ) – способность гибридов  $F_1$  превосходить по данному признаку лучшую из родительских форм:

$$\Gamma_{\text{ист}, \%} = \frac{F_1 - P_{\text{л}}}{P_{\text{л}}} \cdot 100,$$

где  $P_{\text{л}}$  – значение признака лучшего родителя.

Истинный и гипотетический гетерозис не свидетельствует о практической ценности данной гибридной комбинации. Эту ценность определяет в первую очередь конкурсный гетерозис.

**Конкурсный гетерозис** ( $\Gamma_{\text{конк}}$ ) показывает, на сколько процентов растения гибрида  $F_1$  по значению данного признака превышают лучший районированный сорт или гибрид.

Конкурсный гетерозис вычисляют по следующей формуле:

$$\Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{F_1 - K}{K} \cdot 100,$$

где  $F_1$  – среднее значение признака первого поколения гибридов;

$K$  – среднее значение признака у контроля (стандарта).

Гибриды оценивают по степени проявления гетерозиса. При этом большое внимание уделяют степени наследования соответствующего количественного признака. Степень наследования определяют по коэффициенту доминирования.

**Коэффициент доминирования** ( $H$ ) характеризует степень фенотипического проявления одного или нескольких доминантных генов, детерминирующих развитие данного количественного признака, показывает, во сколько раз величина признака у растений  $F_1$  превышает среднее его значение у родительских сортов.

Коэффициент доминирования рассчитывают по следующей формуле:

$$H = \frac{F_1 - P_{\text{ср}}}{P_{\text{д}} - P_{\text{ср}}}.$$

В зависимости от значения коэффициента доминирования устанавливают степень и характер проявления количественного признака у гибридов  $F_1$  и возможность проявления гетерозиса в данной комбинации.

*Сверхдоминирование* родительской формы с меньшей величиной признака:  $H < -1$ .

*Полное доминирование* родительской формы с меньшей величиной признака:  $H = -1$ .

*Неполное доминирование* родительской формы с меньшей величиной признака:  $-1 < H < 0$ .

*Промежуточный характер* наследования:  $H = 0$ .

*Неполное доминирование* родительской формы с большей величиной признака:  $+1 > H > 0$ .

*Полное доминирование* лучшей родительской формы с большей величиной признака:  $H = +1$ .

*Сверхдоминирование* – гетерозис:  $H > +1$ .

**Пример.** Необходимо провести анализ початков самоопыленных родительских линий и гибридов первого поколения по следующим показателям: длина початка, число рядков в початке, число зерен в рядке, число зерен и масса зерен с початка и определить

гипотетический, истинный и конкурсный гетерозис, а также степень наследования признаков по коэффициенту доминирования.

Анализируем початки самоопыленных линий и гибридов первого поколения по изучаемым признакам, а результаты измерений и расчетов заносим в таблицу следующей формы (табл. 8.14).

Таблица 8.14. Определение гипотетического, истинного и конкурсного гетерозиса у гибридов F<sub>1</sub> кукурузы

Признаки	Родительские линии Р		Гибрид F <sub>1</sub>	Сорт-контроль	Гетерозис		
	материнская	отцовская			гипотетический	истинный	конкурсный
Длина початка, см	15	12	25	20	85,2	66,7	25,0
Число рядков в початке	14	14	14	14	0,0	0,0	0,0
Число зерен в рядке	26	22	46	40	91,7	76,9	15,0
Число зерен в початке	364	396	644	560	69,5	62,6	15,0
Масса зерна с початка, г	95	82	188	165	112,4	97,9	13,9

На основании полученных данных определяем гипотетический гетерозис по изучаемым признакам по выше приведенной формуле).

$$\text{Длина початка } \Gamma_{\text{гип, \%}} = \frac{25 - 13,5}{13,5} \cdot 100 = 85,2 \%;$$

$$\text{Число рядков в початке } \Gamma_{\text{гип, \%}} = \frac{14 - 14}{14} \cdot 100 = 0,0 \%;$$

$$\text{Число зерен в рядке } \Gamma_{\text{гип, \%}} = \frac{46 - 24}{24} \cdot 100 = 91,7 \%;$$

$$\text{Число зерен в початке } \Gamma_{\text{гип, \%}} = \frac{644 - 380}{380} \cdot 100 = 69,5 \%;$$

$$\text{Масса зерна с початка } \Gamma_{\text{гип, \%}} = \frac{188 - 88,5}{88,5} \cdot 100 = 112,4 \%;$$

На основании полученных данных определяем истинный гетерозис по изучаемым признакам по выше приведенной формуле.

$$\text{Длина початка } \Gamma_{\text{ист, \%}} = \frac{25 - 15}{15} \cdot 100 = 66,7 \%;$$

$$\text{Число рядков в початке } \Gamma_{\text{ист, \%}} = \frac{14 - 14}{14} \cdot 100 = 0,0 \%;$$

$$\text{Число зерен в рядке } \Gamma_{\text{ист, \%}} = \frac{46 - 26}{26} \cdot 100 = 76,9 \%;$$

$$\text{Число зерен в початке } \Gamma_{\text{ист, \%}} = \frac{644 - 396}{396} \cdot 100 = 62,6 \%;$$

$$\text{Масса зерна с початка } \Gamma_{\text{ист, \%}} = \frac{188 - 95}{95} \cdot 100 = 97,9 \%$$

Конкурсный гетерозис определяем по показателям районированного сорта или гибрида, принятого за контроль в данной группе спелости по выше приведенной формуле.

$$\text{Длина початка } \Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{25 - 20}{20} \cdot 100 = 25,0 \%$$

$$\text{Число рядков в початке } \Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{14 - 14}{14} \cdot 100 = 0,0 \%$$

$$\text{Число зерен в рядке } \Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{46 - 40}{40} \cdot 100 = 15,0 \%$$

$$\text{Число зерен в початке } \Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{644 - 560}{560} \cdot 100 = 15,0 \%$$

$$\text{Масса зерна с початка } \Gamma_{\text{конк, \%}} = \frac{188 - 165}{165} \cdot 100 = 13,9 \%$$

Таким образом, гетерозис по массе зерна с початка у данного гибрида F<sub>1</sub> кукурузы (112,4 и 97,9 % соответственно гипотетический и истинный) достигается за счет длины початка, числа зерен в рядке и числа зерен в початке. Показатель числа рядков в початке имеет уровень гетерозиса 0 %, так как данный признак (14 рядов зерен) по-видимому удовлетворяет запросы производства и дальнейшей селекционной работы с ним не проводится.

Определяем коэффициент доминирования изучаемых показателей у гибрида F<sub>1</sub> кукурузы по выше приведенной формуле).

$$\text{Длина початка } H = \frac{25 - 13,5}{15 - 13,5} = 7,7 \text{ (сверхдоминирование – гетерозис);}$$

$$\text{Число рядков в початке } H = \frac{14 - 14}{14 - 14} = 0 \text{ (промежуточное наследование);}$$

$$\text{Число зерен в рядке } H = \frac{46 - 24}{26 - 24} = 11,0 \text{ (сверхдоминирование – гетерозис);}$$

$$\text{Число зерен в початке } H = \frac{644 - 380}{396 - 380} = 16,5 \text{ (сверхдоминирование – гетерозис);}$$

$$\text{Масса зерна с початка } H = \frac{188 - 88,5}{95 - 88,5} = 15,3 \text{ (сверхдоминирование – гетерозис).}$$

Таким образом, у данного гибрида наблюдается сверхдоминирование по длине початка, числу зерен в рядке и початке и массе зерна с початка, а по числу рядков в початке наблюдается промежуточное наследование.

### Задания для самостоятельной работы

**Задание 1.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	18	16
Число рядков в початке	14	13	14	14
Число зерен в рядке	32	14	41	34
Число зерен в початке	448	182	574	476
Масса зерна в початке	126	38	280	133,3
Масса 1000 зерен	281	289	307	280

**Задание 2.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13	6,5	18	17
Число рядков в початке	15	12	16	18
Число зерен в рядке	31	13	42	36
Число зерен в початке	465	156	798	648
Масса зерна в початке	113	68	190	195,7
Масса 1000 зерен	243	235	305	302

**Задание 3.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	10,5	7	21	18
Число рядков в початке	10	14	14	14
Число зерен в рядке	23	13	41	33
Число зерен в початке	230	182	574	462
Масса зерна в початке	92	68	208	146,9
Масса 1000 зерен	203	273	300	318

**Задание 4.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	16	12	20	16
Число рядков в початке	14	13	14	16
Число зерен в рядке	33	23	43	30
Число зерен в початке	462	209	602	480
Масса зерна в початке	133	63	187	134,4
Масса 1000 зерен	189	211	310	280

**Задание 5.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	18	19
Число рядков в початке	14	12	14	14
Число зерен в рядке	28	19	33	28
Число зерен в початке	392	228	462	392
Масса зерна в початке	103,5	52	180	117,6
Масса 1000 зерен	214	228	309	300

**Задание 6.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	20	20
Число рядков в початке	12	12	12	14
Число зерен в рядке	32	14	40	30
Число зерен в початке	384	168	480	420
Масса зерна в початке	96	38	185	130,2
Масса 1000 зерен	250	226	315	310

**Задание 7.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13,5	9	18	16
Число рядков в початке	16	11	16	15
Число зерен в рядке	29	20	38	32
Число зерен в початке	464	220	608	480
Масса зерна в початке	105	70	195	146,4
Масса 1000 зерен	226	318	320	305

**Задание 8.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14,5	9,5	17	16
Число рядков в початке	16	15	16	17
Число зерен в рядке	32	20	35	30
Число зерен в початке	512	300	560	510
Масса зерна в початке	98	59	190	151
Масса 1000 зерен	191	196	303	296

**Задание 9.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	9	20	20
Число рядков в початке	14	13	14	14
Число зерен в рядке	34	22	40	36
Число зерен в початке	476	286	560	504
Масса зерна в початке	120	55	193	151,2
Масса 1000 зерен	196	192	304	300

**Задание 10.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	9	18	19
Число рядков в початке	16	11	16	16
Число зерен в рядке	34	20	36	36
Число зерен в початке	544	220	576	576
Масса зерна в початке	109	70	200	172,2
Масса 1000 зерен	200	308	327	299

**Задание 11.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	7	21	20
Число рядков в початке	13	13	14	14
Число зерен в рядке	33	12	39	32
Число зерен в початке	429	156	546	448
Масса зерна в початке	139	57	220	143,4
Масса 1000 зерен	224	265	300	320

**Задание 12.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13	8	18	17
Число рядков в початке	14	10	16	16
Число зерен в рядке	26	17	42	30
Число зерен в початке	364	170	672	480
Масса зерна в початке	135	54	195	137,3
Масса 1000 зерен	170	217	290	286

**Задание 13.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	18	18
Число рядков в початке	12	12	14	14
Число зерен в рядке	35	18	38	36
Число зерен в початке	420	216	532	504
Масса зерна в початке	102	42	195	146,2
Масса 1000 зерен	142	194	306	290

**Задание 14.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14,5	7,5	20	19
Число рядков в початке	16	12	16	16
Число зерен в рядке	34	16	38	32
Число зерен в початке	544	192	508	512
Масса зерна в початке	99	46	190	155,1
Масса 1000 зерен	181	239	312	303

**Задание 15.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	8	19	20
Число рядков в початке	16	13	14	16
Число зерен в рядке	33	14	37	36
Число зерен в початке	528	182	518	576
Масса зерна в початке	112	44	190	167
Масса 1000 зерен	212	241	306	290

**Задание 16.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14,5	7,3	17,5	19
Число рядков в початке	16	14	16	16
Число зерен в рядке	31	17	32	32
Число зерен в початке	496	238	512	512
Масса зерна в початке	97	52	180	153,6
Масса 1000 зерен	195	218	301	300

**Задание 17.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	9,4	22	20
Число рядков в початке	16	14	16	16
Число зерен в рядке	32	18	42	34
Число зерен в початке	512	252	672	544
Масса зерна в початке	96	62	208	152,3
Масса 1000 зерен	187	246	309	280

**Задание 18.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13,5	10,2	19	21
Число рядков в початке	18	14	16	16
Число зерен в рядке	29	16	43	36
Число зерен в початке	522	224	688	576
Масса зерна в початке	103	47	200	174
Масса 1000 зерен	201	210	291	302

**Задание 19.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	12	18	22
Число рядков в початке	17	14	14	16
Число зерен в рядке	29	18	33	32
Число зерен в початке	493	252	462	512
Масса зерна в початке	103	52	180	178,2
Масса 1000 зерен	210	216	309	348

**Задание 20.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	12	25	22
Число рядков в початке	14	14	14	16
Число зерен в рядке	26	22	46	34
Число зерен в початке	364	308	644	544
Масса зерна в початке	95	82	188	152,3
Масса 1000 зерен	261	266	292	280

**Задание 21.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	7	20	19
Число рядков в початке	15	14	16	15
Число зерен в рядке	23	13	32	28
Число зерен в початке	368	182	512	420
Масса зерна в початке	74,3	46,2	156,2	128,5
Масса 1000 зерен	202	254	305	306

**Задание 22.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13	7	19	20
Число рядков в початке	14	12	18	16
Число зерен в рядке	18	10	30	34
Число зерен в початке	252	120	540	544
Масса зерна в початке	47,9	29,3	162,5	161
Масса 1000 зерен	190	244	301	296

**Задание 23.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	22	21
Число рядков в початке	17	14	15	15
Число зерен в рядке	29	18	36	34
Число зерен в початке	493	252	540	510
Масса зерна в початке	99,1	66,8	162	153
Масса 1000 зерен	201	265	300	300

**Задание 24.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	10	22	22
Число рядков в початке	16	13	14	16
Число зерен в рядке	30	16	32	36
Число зерен в початке	480	208	448	576
Масса зерна в початке	91,2	46,2	135,7	184,3
Масса 1000 зерен	190	222	303	320

**Задание 25.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	9	18	20
Число рядков в початке	14	13	16	15
Число зерен в рядке	28	20	32	30
Число зерен в початке	392	260	512	450
Масса зерна в початке	76,8	53,8	163,8	139,5
Масса 1000 зерен	196	207	320	310

**Задание 26.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	8	21	20
Число рядков в початке	14	10	16	16
Число зерен в рядке	26	14	30	28
Число зерен в початке	364	140	480	448
Масса зерна в початке	72,1	32,5	137,3	130,8
Масса 1000 зерен	198	232	286	296

**Задание 27.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	8	20	20
Число рядков в початке	16	12	18	16
Число зерен в рядке	30	24	34	36
Число зерен в початке	480	288	612	576
Масса зерна в початке	96	69,4	178,7	167
Масса 1000 зерен	200	241	292	290

**Задание 28.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов  $F_1$  кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид $F_1$	Гибрид $F_1$ (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	13	8	22	20
Число рядков в початке	14	11	16	16
Число зерен в рядке	24	18	32	31
Число зерен в початке	336	198	512	496
Масса зерна в початке	99,8	47,1	155,1	148,8
Масса 1000 зерен	297	238	303	300

**Задание 29.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов F<sub>1</sub> кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид F <sub>1</sub>	Гибрид F <sub>1</sub> (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	15	9	19	20
Число рядков в початке	16	13	18	16
Число зерен в рядке	24	19	30	36
Число зерен в початке	384	247	540	576
Масса зерна в початке	73,7	57,6	156,6	164,1
Масса 1000 зерен	192	233	290	285

**Задание 30.** Определить гетерозисный эффект и коэффициент доминирования у гибридов F<sub>1</sub> кукурузы.

Показатели	Родительская форма		Гибрид F <sub>1</sub>	Гибрид F <sub>1</sub> (контроль)
	материнская	отцовская		
Длина початка	14	7	20	19
Число рядков в початке	14	12	15	15
Число зерен в рядке	25	14	32	31
Число зерен в початке	350	168	480	465
Масса зерна в початке	70	38,6	140,2	126,9
Масса 1000 зерен	200	230	292	273

### 8.5. Определение наличия трансгрессий у гибридов

Наиболее эффективным инструментом в повышении урожайности и качества сельскохозяйственных растений является создание новых сортов путем гибридизации. Рекомбинация генов, возникающих при этом, является одним из источников изменчивости. Контроль и управление процессами рекомбинации позволяют синтезировать новые генотипы с признаками и свойствами, которых не было у родителей, или с более сильной их выраженностью (трансгрессиями).

**Трансгрессия** – это эффект суммирующего действия полимерных генов, выражающийся в устойчивом увеличении (положительная трансгрессия) или уменьшении (отрицательная трансгрессия) значения какого-либо полимерно наследуемого признака у отдельных особей во-втором и последующих поколениях по сравнению с крайними (соответственно положительными или отрицательными) проявлениями этого признака у родительских форм.

Общеизвестно, что большинство отбираемых в F<sub>2</sub> так называемых трансгрессий является гетерозиготами или положительными модификациями. В связи с этим одна из наиболее важных задач в селекции - выделение трансгрессивных гомозигот. Известный

селекционер П. П. Лукьяненко неоднократно указывал, что раннее прекращение расщепления гибридов тесно связано с их селекционной ценностью.

Трансгрессивная изменчивость как одно из важнейших явлений, в результате которого возникают растения с новой величиной хозяйственно полезных признаков и свойств, имеет огромное значение в практической селекции.

С количественной стороны трансгрессии определяются двумя показателями – степенью и частотой.

Степень трансгрессии определяется по следующей формуле:

$$T_c = ((P_g \times 100) / P_r) - 100, \text{ где}$$

$T_c$  – степень трансгрессии признака, %;

$P_g$  – максимальное значение признака у гибридов  $F_2$  и последующих поколений;

$P_r$  – максимальное значение признака у лучшего родителя;

Частота трансгрессии определяется по следующей формуле:

$$T_{ch} = (A \times 100) / B, \text{ где}$$

$T_{ch}$  – частота трансгрессии, %;

$A$  – число гибридных растений превышающих наибольшего родителя (среднее из трех лучших растений) по данному признаку;

$B$  – число проанализированных по данному признаку гибридных растений по комбинации.

### Задания для самостоятельной работы

**Задание 1.** Рассчитать степень и частоту трансгрессий у гибридов люпина белого по признаку «число бобов на растении»

№	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>1</sub>	Сорт контроль	Гибрид F <sub>2</sub>	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>3</sub>	Материнская форма	Отцовская форма
1	8,2	6,3	15,4	11,3	14,7	9,5	14,0	10,7	10,2	10,5
2	8,2	8,3	9,9	11,3	11,9	9,5	15,3	8,2	10,2	9,2
3	8,2	11,6	13,3	11,3	13,6	9,5	10,4	15,2	10,2	14,4
4	8,2	8,8	12,7	11,3	13,1	9,5	14,8	7,0	10,2	11,1
5	8,2	10,3	22,6	11,3	13,2	9,5	14,7	6,8	10,2	7,4
6	8,2	12,0	12,1	11,3	10,9	9,5	13,2	8,0	10,2	10,4
7	11,6	11,3	11,0	11,3	13,0	10,4	12,9	15,0	14,4	10,7
8	11,6	10,8	14,3	11,3	12,0	10,4	14,0	11,4	14,4	12,0
9	14,8	8,8	17,9	11,3	13,5	13,5	14,8	6,2	12,7	11,1
10	14,8	8,8	16,6	11,3	12,5	13,5	13,9	7,0	12,7	9,8
11	11,6	8,1	20,8	11,3	16,2	10,4	15,6	16,3	14,4	15,6
12	11,6	8,2	14,6	11,3	13,2	10,4	9,5	15,6	14,4	10,2
13	11,6	8,1	18,2	11,3	16,3	12,9	10,4	5,9	10,7	14,4
14	14,8	11,3	12,7	11,3	15,8	13,5	12,9	8,3	12,7	10,7
15	14,8	11,6	17,3	11,3	13,0	13,5	10,4	7,9	12,7	14,4
16	10,9	10,3	11,0	11,3	18,1	13,9	15,3	6,7	8,4	15,3
17	10,9	6,9	15,5	11,3	15,9	13,9	13,1	7,7	8,4	11,3

**Задание 2.** Рассчитать степень и частоту трансгрессий у гибридов люпина белого по признаку «число семян на растении»

№	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>1</sub>	Сорт контроль	Гибрид F <sub>2</sub>	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>3</sub>	Материнская форма	Отцовская форма
1	29,2	20,4	53,9	42,0	57,2	32,6	49,1	36,7	35,9	33,4
2	29,2	28,6	32,3	42,0	42,0	32,6	45,6	25,8	35,9	32,0
3	29,2	42,8	50,1	42,0	46,0	32,6	37,9	53,6	35,9	52,3
4	29,2	32,1	49,1	42,0	46,5	32,6	56,9	23,7	35,9	42,7
5	29,2	26,8	88,1	42,0	42,8	32,6	53,1	23,0	35,9	24,2
6	29,2	44,2	43,2	42,0	36,1	32,6	50,3	26,2	35,9	38,1
7	42,8	42,0	43,8	42,0	40,7	37,9	47,1	56,1	52,3	39,1
8	42,8	37,0	57,3	42,0	40,7	37,9	48,8	40,4	52,3	41,4
9	55,4	32,1	76,8	42,0	43,0	47,8	56,9	22,1	45,7	42,7
10	55,4	24,1	61,6	42,0	41,4	47,8	47,2	23,4	45,7	36,3
11	42,8	28,4	86,4	42,0	54,2	37,9	52,4	62,8	52,3	52,4
12	42,8	29,2	60,2	42,0	46,3	37,9	32,6	57,2	52,3	35,9
13	42,8	28,4	74,3	42,0	55,0	47,1	37,9	20,2	39,1	52,3
14	55,4	42,0	48,2	42,0	50,9	47,8	47,1	30,7	45,7	39,1
15	55,4	42,8	64,0	42,0	45,3	47,8	37,9	25,8	45,7	52,3
16	42,2	42,0	49,0	42,0	52,5	53,8	62,8	23,2	30,1	62,8
17	42,2	20,6	60,4	42,0	47,2	53,8	52,5	29,2	30,1	32,1

**Задание 3.** Рассчитать степень и частоту трансгрессий у гибридов люпина белого по признаку «масса семян с одного растения»

№	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>1</sub>	Сорт контроль	Гибрид F <sub>2</sub>	Материнская форма	Отцовская форма	Гибрид F <sub>3</sub>	Материнская форма	Отцовская форма
1	4,0	2,6	7,4	6,0	7,5	3,7	6,1	4,5	4,0	4,2
2	4,0	4,5	3,7	6,0	5,8	3,7	5,7	3,7	4,0	4,0
3	4,0	6,4	7,8	6,0	5,7	3,7	5,5	7,1	4,0	7,0
4	4,0	4,5	7,1	6,0	6,1	3,7	7,8	3,2	4,0	5,9
5	4,0	4,2	12,5	6,0	5,4	3,7	8,4	3,5	4,0	3,8
6	4,0	5,9	6,5	6,0	4,5	3,7	6,7	3,8	4,0	5,1
7	6,4	6,0	7,3	6,0	5,6	5,5	7,2	7,4	7,0	6,0
8	6,4	4,6	8,2	6,0	5,4	5,5	5,2	5,7	7,0	4,4
9	6,5	4,0	10,2	6,0	6,4	5,3	7,8	3,1	5,0	5,9
10	6,5	3,2	10,1	6,0	5,1	5,3	5,9	2,7	5,0	4,6
11	6,4	3,1	13,1	6,0	8,0	5,5	5,3	8,6	7,0	5,3
12	6,4	4,0	10,1	6,0	6,4	5,5	3,7	7,9	7,0	4,0
13	6,4	3,1	11,3	6,0	6,9	7,2	5,5	3,0	6,0	7,0
14	6,5	6,0	8,2	6,0	5,7	5,3	7,2	4,2	5,0	6,0
15	6,5	6,4	9,6	6,0	5,3	5,3	5,5	3,3	5,0	7,0
16	5,4	5,3	10,0	6,0	6,1	7,4	7,5	3,0	4,1	7,5
17	5,4	3,4	9,8	6,0	5,8	7,4	6,9	3,8	4,1	4,2



