

ФГБОУ ВО НОВОСИБИРСКИЙ ГАУ

Агрономический факультет

Кафедра селекции, генетики и лесоводства

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Методические указания
для практических, семинарских занятий и самостоятельной работы

Новосибирск 2017

Кафедра селекции, генетики и лесоводства

Составитель: *канд. с.-х. наук, доц.* И.В. Кондратьева

Рецензент: *д. биол. наук, проф.* М.Л. Кочнева

Генетические основы селекции: метод. указания для практических, семинарских занятий и самостоятельной работы / Новосиб. гос. аграр. ун-т. Агроном. фак-т; сост. И.В. Кондратьева – Новосибирск, 2017. – 34 с.

Методические указания предназначены для практических, семинарских занятий и самостоятельной работы для студентов очной формы обучения по направлению подготовки 35.03.04 Агрономия.

Утверждены и рекомендованы к изданию учебно-методическим советом агрономического факультета (протокол № 10 от 25.12. 2017 г.).

© Новосибирский государственный аграрный университет, 2017

1. ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ

Основной целью дисциплины Генетические основы селекции является освоения теоретических знаний в области генетики для совершенствования методов и приемов селекции.

Задачи дисциплины:

- сформировать представления о наследственности и изменчивости живых организмов;
- изучить закономерности наследственности и изменчивости признаков;
- изучить методы управления наследственностью и изменчивостью.

2. ТРЕБОВАНИЯ К РЕЗУЛЬТАТАМ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

В результате изучения дисциплины студент должен:

Знать:

- основы наследственности и изменчивости на молекулярном, клеточном, организменном уровнях;
- закономерности наследования и изменчивости признаков;
- механизмы изменчивости генетического материала и факторы, вызывающие её;
- приемы и методы генетической и клеточной инженерии.

Уметь:

- использовать методы генетики в селекции растений;

Владеть:

- методами управления наследственности и изменчивости.

Селекция — это создание улучшенных сортов, дающих больше продукции высокого качества. Селекция на устойчивость к болезням и вредителям, на приспособляемость к окружающим условиям среды, на определенную длину вегетационного периода и другие признаки обеспечивает получение сортов или гибридов с высокими стабильными урожаями.

В XX веке использование методов внутривидовой гибридизации различных сортов и специальных методов отбора в потомствах, расщепляющихся по признакам, дало прекрасные результаты в селекции растений и способствовало быстрому повышению продуктивности сельского и лесного хозяйства.

После второй мировой войны наряду с классическими методами гибридизации в селекции растений нашел применение ряд новых методов — индуцированная полиплоидия и мутагенез, хромосомная инженерия (добавление и замещение хромосом), мужская стерильность и т. д.

Использование таких методов, как объединение цитоплазмы различных особей на клеточном уровне и генная инженерия, позволит создавать новые сорта.

Знание закономерностей наследования количественных признаков, использование современных методов в селекции растений позволит повысить генетический потенциал продуктивности сорта.

Дисциплина Генетические основы селекции позволит овладеть методами управления наследственности и изменчивости; методами создания новых биологических форм, необходимых человеку.

ТЕМА 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Основные задачи и направления селекции растений.
2. Работы Н.И.Вавилова, развивающие теоретические основы селекции.
3. Понятие породы, сорта, линии.
4. Модели пород и сортов.

ТЕМА 2. НАСЛЕДОВАНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

2.1. Аддитивное действие генов

Характер наследования признака зависит от действия и взаимодействия генов. Известны несколько типов действия и взаимодействия генов. Эти типы неоднозначно интерпретируются разными исследователями. Например, Ф. Айала и Дж. Кайгер аддитивные гены рассматривают как взаимодействующие гены, которые не обнаруживают доминантности и эпистаза, а в работе Ф. Бриггса и П. Ноулза «Научные основы селекции растений» понятие «аддитивный» относится к совместному действию генов одного и того же локуса. Разница заключается в том, что в первом случае речь идёт о действии генов, а во втором - о взаимодействии. Но любой характер действия или взаимодействия генов выявляется по характеру фенотипического проявления признака.

Аддитивный (лат. *additio* - прибавление), или суммирующий, эффект наблюдается между аллелями одного локуса, а также разных локусов. Аддитивное действие гена по качественному признаку проявляется, когда гетерозигота F_1 занимает промежуточное положение между родительскими формами AA и aa : $AA > Aa > aa$. Классическим примером такого типа наследования является появление розовой окраски цветков в F_1 у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*) при скрещивании красноцветковых форм (AA) с белоцветковыми (aa). В F_2 наблюдается расщепление по фенотипу 1 красный: 2 розовых: 1 белый, что соответствует генетической конституции $1AA: 2Aa: 1aa$. Такой тип наследования рассматривается как результат аддитивного действия аллелей одного локуса, а точнее, взаимодействия продуктов аллелей одного и того же гена. Этот тип наследования наблюдается по многим качественным признакам.

По количественным признакам, которые детерминируются многими генами, аддитивное действие выражается статистическими показателями. При скрещивании двух родительских форм пшеницы, различающихся по длине стебля, промежуточный характер наследования выражается в том, что среднее значение признака в F_1 не отклоняется достоверно от среднего значения признака между родительскими формами.

$$XF_1 = (XP1 + XP2) : 2$$

Ф. Бриггс и П. Ноулз предложили несколько моделей, иллюстрирующих разный характер действия и взаимодействия генов по количественным признакам. В качестве примера взята высота растения. При этом допускается, что количественный признак детерминируется одним, двумя и большим числом генов.

Пример однолокусного контроля высоты растения.

P1 AA x P2 aa

F₁ Aa

P1 = 120см P2 = 60см

F₁(теор.) = (120 + 60) : 2 = 180 : 2 = 90 см

В F₂ формируется 3 фенотипических класса:

$$1AA (120) + 2Aa (2 \times 90) + 1aa(60) = 120 + 180 + 60 = 360 : 4 = 90 \text{ см}$$

Эффект одного аллеля: AA - Aa (120 – 90) = 30 см

Aa - aa (90 - 60) = 30 см

Пример двухлокусного контроля высоты растения.

P1 AABB x P2 aabb

F₁ AaBb

P1 = 120 см P2 = 60 см

F₁(теор.) = (120 + 60) : 2 = 180 : 2 = 90 см.

В F₂ формируется 5 фенотипических классов:

$$\begin{aligned} &F_2 \ 1AABB + 4(2AABb + 2AaBB) + 6(1AAbb + 4AaBb + 1aaBB) + \\ &4(2Aabb + 2aabb) + 1aabb = 1 \times 120 + 4 \times 105 + 6 \times 90 + 4 \times 75 + 1 \times 60 \\ &= (120 + 420 + 540 + 300 + 60) = 1440 : 16 = 90 \text{ см.} \end{aligned}$$

Эффект одного аллеля:

$$Aabb - aabb = 75 - 60 = 15 \text{ см}$$

Графически это выглядит следующим образом:

Однолокусный контроль		Двухлокусный контроль	
F2		F2	
AA	120	1AAB	120
		4 (2AaBB, 2AABb)	105
Aa	90	6 (1AAbb, 4AaBb, 1aaBB)	90
		4 (2Aabb, 2aabB)	75
aa	60	1 aabb	60

По мере увеличения числа локусов, детерминирующих рассматриваемый признак, увеличивается количество возможных рекомбинантов и соответственно число фенотипических классов. При этом различия между классами уменьшаются, т.е. вклад одного гена снизится. Но во всех случаях во втором поколении наблюдается **симметричное** распределение фенотипических классов, причём класс со средним значением признака характеризуется самой большой частотой.

2.2. Доминантное взаимодействие генов

Доминирование связано с взаимодействием аллелей одного и того же локуса, которое статистически выражается в том, что среднее значение признака в F_1 отклоняется от ожидаемого среднего между исходными родителями. При полном доминировании фенотип гетерозиготы (F_1) не отличается от фенотипа гомозиготного родителя, проявляющего доминантность. Отсюда, распределение фенотипов в расщепляющемся поколении (F_2) должно характеризоваться асимметричностью со смещением классов с наибольшей частотой в направлении доминантного родителя. Однако степень доминирования колеблется от частичной до полной в зависимости от гибридной комбинации и условий внешней среды, поэтому редко проявляется асимметрия в распределении фенотипов расщепляющегося поколения.

Количественный признак контролируется многими генами, которые могут различаться не только по степени проявления доминантных эффектов, но и по направленности действия их на характер проявления признака. У одних генов доминантный эффект может быть связан с усилением

выражения признака (плюс-эффект), а у других - с его ослаблением (минус-эффект).

Если при скрещивании двух родителей, один из которых является носителем генов с положительными, а второй - с отрицательными эффектами, то в F_1 проявится не доминантный, а промежуточный характер наследования. При полном доминировании отбор в расщепляющемся поколении (F_2) по доминантному признаку менее эффективен, чем по признаку, контролируемому генами с аддитивным действием, так как в первом случае доминантная гомозигота не отличается по фенотипу от гетерозиготы.

Согласно модели Ф. Бригса и П. Ноулза, при полном доминировании у гибрида F_1 высота растений будет такой же, как у доминантной гомозиготы.

Пример. Однолокусная модель.

$$P1 \text{ AA} = 120 \text{ см} \times P2 \text{ aa} = 60 \text{ см}$$

$$F_1 \text{ Aa} = 120 \text{ см}$$

$$F_2 \text{ 1AA : 2Aa : 1aa} =$$

$$1 \times 120 + 2 \times 120 + 1 \times 60 = 420 : 4 = 105 \text{ см}$$

Пример. Двухлокусная модель.

$$P1 \text{ AABV} = 120 \text{ см} \times P2 \text{ aavv} = 60 \text{ см}$$

$$F_1 \text{ AaVv} = 120 \text{ см}$$

$$F_2 \text{ 9 (1AABV:2AaBV:2AaVv:4AaVv) + 6 (1AAvv:2Aavv:1aaVV:}$$

$$2aavv) + 1aavv = (9 \times 120 + 6 \times 90 + 1 \times 60) : 16 = 1080 + 540 + 60 = 1680 = 105 \text{ см}$$

Как видно, в обеих моделях в F_1 и F_2 получены одинаковые средние значения признака. Но важным является то, что при полном доминировании в F_2 проявляется явное асимметрическое распределение в направлении доминирования. Этим доминирование отличается от аддитивного действия или промежуточного наследования.

Но явная асимметрия характерна для случаев, когда признак контролируется малым числом генов. По мере увеличения числа генов, детерминирующих количественный признак, и под влиянием внешней среды асимметрическое распределение приблизится к симметричному. При доминантном характере наследования в ранних расщепляющихся поколениях возникают трудности с отбором селекционноценных

рекомбинантов, ибо доминантную гомозиготу невозможно отличить фенотипически от гетерозиготы.

2.3. Методика определения характера наследования

Степень доминирования в процентах рассчитывается по А. Густафссону и И. Дормлинг, а на её основе определяется характер наследования по шкале, разработанной Р. А. Цильке.

$$D = (XF_1 - XP_{\min}) / (XP_{\max} - XP_{\min}) \times 100 (\%),$$

где D – степень доминирования, %.;

XF_1 – среднее значение признака у гибрида первого поколения;
 XP_{\min} – среднее значение признака у родителя с меньшим выражением признака;

XP_{\max} – среднее значение признака с большим выражением признака.

Графическое изображение характера наследования:

XP_1	I	XP	I	XP_2
0-25%	26-50%		51-75%	76-100%
0,00-0,25	0,26-0,50		0,51-0,75	0,76-1,00

XP – среднее признака родителя, XF – среднее значение признака гибрида значение.

1. $F_1 > P_{\max}$ ($D > 100\%$) – сверхдоминирование (СД).
2. $F_1 = P_{\max}$ ($D = 100\%$) – полное доминирование признака родителя с большей выраженностью признака (ПДБ);
3. $F_1 = (D \text{ от } 76 \text{ до } 99 \%)$ – неполное доминирование родителя с большей выраженностью признака (НДБ);
4. $F_1 = (D \text{ от } 51 \text{ до } 75 \%)$ - частичное доминирование родителя с большей выраженностью признака (ЧДБ);
5. $F_1 = P = (D = 50 \%)$ - промежуточное наследование (ПН).
6. $F_1 = (D = \text{от } 26 \text{ до } 49 \%)$ - частичное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака (ЧДМ);
7. $F_1 = (D = 0,1 - 25 \%)$ - неполное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака (НДМ);
8. $F_1 = P_{\min}$ ($D = 0\%$) – полное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака (ПДМ);
9. $F_1 < P_{\min}$ ($D < 0\%$) – среднее значение признака гибрида ниже, чем у родителя с меньшей выраженностью признака, – депрессия (Д).

Степень доминирования в натуральных числах рассчитывается по формуле Фонтодевила:

$$D = XF_1 - XP,$$

где D - степень доминирования в натуральных числах;

XF_1 - фактическая средняя по F₁;

XP - расчётная средняя между родителями;

$$XP = (XP_1 + XP_2) : 2.$$

Эта методика позволяет оценить достоверность разницы между XF_1 и XP (фактического значения признака от теоретического) по формуле:

$$t = d/sd,$$

где t - нормированное отклонение;

d - разница между средними значениями;

sd - ошибка разницы d, которая рассчитывается по формуле:

$$sd = \sqrt{\frac{sx^2 + sy^2}{2}}, \text{ где } sx \text{ и } sy - \text{ошибки средних значений.}$$

Для оценки достоверности разницы сравнивают фактическое значение $t_{\text{факт.}}$ с $t_{\text{теор.}}$

Пример. По массе 1000 зёрен у пшеницы получены следующие данные:

XF_1 - среднее значение признака у гибрида F₁ ($40,9 \pm 0,5$);

XP_1 - среднее значение признака у родителя P₁ ($31,3 \pm 0,4$);

XP_2 - среднее значение признака у родителя P₂ ($42,0 \pm 0,4$);

$$D = 40,9 - (31,3 + 42,0) / 2 = 4,25;$$

$$d = 42,0 - 40,9 = 1,1;$$

$$sd = 0,56;$$

$$t = d / sd = 1,1 / 0,56 = 1,96.$$

Разница между XF_1 и XP_2 достоверна при $P = 0,95$. В F₁ проявилось неполное доминирование родителя с большей выраженностью признака.

Для определения степени доминирования, выраженной в процентах, используется формула А. Густафссона и И. Дормлинг [7]:

$$D^1 = (XF_1 - XP_{\min}) / (XP_{\max} - XP_{\min}) \times 100 (\%),$$

где D^1 - степень доминирования, %;

XF_1 - среднее значение признака у F₁ ($40,9$ г);

XP_{\min} - среднее значение признака у родителя с меньшим выражением признака ($31,3$ г);

XP_{\max} - среднее значение признака у родителя с большим выражением признака ($42,0$ г);

$$D^1 = (40,9 - 31,3) / (42,0 - 31,3) \times 100 = 89,7 \, \%.$$

Эти расчёты подтверждают заключение, что у рассматриваемого гибрида по массе 1000 зёрен проявилось неполное доминирование родителя с большей выраженностью признака.

Задачи

1. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 44,7 \pm 0,43$, $P_2 = 110,8 \pm 0,66$, $F_1 = 81,6 \pm 0,53$.
2. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 44,7 \pm 0,43$, $P_2 = 117,2 \pm 0,83$, $F_1 = 89,9 \pm 0,58$.
3. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 38,9 \pm 0,93$, $P_2 = 98,1 \pm 4,71$, $F_1 = 59,3 \pm 2,31$.
4. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 81,3 \pm 0,54$, $P_2 = 110,8 \pm 0,66$, $F_1 = 101,4 \pm 0,57$.
5. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 81,8 \pm 0,64$, $P_2 = 110,8 \pm 0,66$, $F_1 = 103,3 \pm 0,70$.
6. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 95,8 \pm 0,53$, $P_2 = 117,2 \pm 0,66$, $F_1 = 110,7 \pm 0,68$.
7. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 120,9 \pm 0,67$, $P_2 = 117,20 \pm 0,66$, $F_1 = 123,0 \pm 0,73$.
8. Определите характер наследования при следующих значениях длины стебля (см): $P_1 = 81,3 \pm 0,53$, $P_2 = 117,2 \pm 0,83$, $F_1 = 102,8 \pm 0,53$.
9. При испытании гибрида F_1 (китайский сорт Гун То-май х отечественный сорт Саратовская 29) и его родителей были получены следующие результаты по числу колосков в колосе: $P_1 - 19$, $P_2 - 15$, $F_1 - 17$. Допуская двухлокусный контроль признака, определите, сколько колосков в колосе было получено у гибрида F_2 .
10. При испытании гибрида F_1 (сорт из Зимбабве Dwarf A7 х сибирский сорт Мильтурум 553) и его родителей были получены следующие данные по числу колосков: $P_1 - 20$, $P_2 - 17$, $F_1 - 18$ колосков. Допуская двухлокусный контроль признака, определите, сколько колосков в колосе формируется у гибрида F_2 .
11. При испытании гибрида F_1 (Dwarf A7 х Саратовская 29) и его родителей были получены следующие результаты по длине стебля: $P_1 - 45$, $P_2 - 110$, $F_1 - 82$ см. Допуская однолокусный и двухлокусный контроль признака, определите длину стебля у гибрида F_2 .
12. При испытании гибрида F_1 (Dwarf A 7 х Мильтурум 553) и его родителей были получены следующие результаты по длине стебля: $P_1 - 39$, $P_2 - 94$, $F_1 - 68$ см. Допуская однолокусный и двухлокусный контроль признака, определите длину стебля у гибрида F_2 .
13. При испытании гибрида F_1 (Dwarf A 7 х Саратовская 29) и его родителей были получены следующие результаты по длине колоса: $P_1 - 106$, $P_2 - 85$, $F_1 - 94$ мм. Допуская однолокусный и двухлокусный контроль признака, определите длину колоса у гибрида F_2 .
14. При испытании гибрида F_1 (Акадия х Саратовская 29) и его родителей были получены следующие результаты по числу зёрен в колосе:

P1 - 22, P2 - 31, F₁ - 27. Допуская однолокусный и двухлокусный контроль признака, определите число зёрен в колосе у гибрида F₂

ТЕМА 3. НАСЛЕДУЕМОСТЬ

3.1. Методика определения наследуемости

Наследуемость – это статистический показатель, отражающий долю генотипической, или наследственной, изменчивости в общем фенотипическом варьировании количественного признака. Она обычно выражается формулой.

$$V_P = V_G + V_E \text{ или } \sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2,$$

где σ_P^2 - дисперсия, отражающая общую изменчивость (варьирование) признака;

σ_G^2 - дисперсия, отражающая генотипическую изменчивость;

σ_E^2 - дисперсия, отражающая изменчивость, обусловленную условиями внешней среды. Она называется ещё средовой дисперсией.

В свою очередь, в зависимости от характера наследования количественного признака, а вернее, от типа действия и взаимодействия генов, детерминирующих признак, генотипическая дисперсия:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_N^2,$$

где σ_A^2 – дисперсия, отражающая аддитивное действие генов, или аддитивная дисперсия;

σ_D^2 - дисперсия, отражающая доминантное взаимодействие генов, или доминантная дисперсия;

σ_N^2 - дисперсия, отражающая неаллельное взаимодействие генов.

Известны многочисленные статистические методы оценки показателя или коэффициента наследуемости. Если для оценки используется аддитивная дисперсия, то такой показатель наследуемости называется в узком смысле (H или h), но поскольку в детерминации количественного признака участвуют, как правило, гены с разным типом действия и взаимодействия, то показатель наследуемости называется в широком смысле (H_b или h_b).

В настоящей методике используется формула оценки показателя наследуемости в общем смысле по J. Pardy и P. Crane [8]:

$H_b = [\sigma^2 F_2 - (\sigma^2 P_1 + \sigma^2 P_2 + 2\sigma^2 F_1) : 4] : \sigma^2 F_2$ (в % или долях).

Пример.

Вариансы по длине стебля: $\sigma^2 P_1 = 33,35$; $\sigma^2 P_2 = 35,11$; $\sigma^2 F_1 = 39,09$; $\sigma^2 F_2 = 116,97$.

Ответ: $H_b = 69 \%$ (0,69).

Задачи

1. Задача по числу зёрен у мягкой яровой пшеницы. Средние значения признака у родителей и гибрида: $P_1 = 22,2 \pm 0,32$; $P_2 = 31,3 \pm 0,5$; $F_1 = 27,3 \pm 0,3$; $F_2 = 27,2 \pm 0,5$. Определите характер наследования признака в F_1 и эффективность отбора в F_2 . Определите показатель наследуемости. Вариансы: $P_1 = 25,5$; $P_2 = 27,1$; $F_1 = 25,3$; $F_2 = 31,7$. Чем объяснить, что варианта в F_2 выше, чем F_1 .

2. Масса 1000 зёрен (X): $P_1 = 31,3 \pm 0,5$; $P_2 = 42,0 \pm 0,4$; $F_1 = 40,9 \pm 0,4$; $F_2 = 38,5$. Вариансы: $P_1 = 17,5$; $P_2 = 11,3$; $F_1 = 13,2$; $F_2 = 30,2$. Определите достоверность разницы между F_1 и P_2 , между F_1 и F_2 . Определите характер наследования в F_1 и эффективность отбора в F_2 . Оцените показатель наследуемости.

3. Масса 1000 зёрен (X): $P_1 = 40,8 \pm 0,5$; $P_2 = 42,0 \pm 0,4$; $F_1 = 51,8 \pm 0,4$; $F_2 = 43,9 \pm 0,8$. Вариансы: $P_1 = 23,5$; $P_2 = 11,3$; $F_1 = 13,1$; $F_2 = 46,6$. Определите характер наследования в F_1 и эффективность отбора в F_2 . Достоверны ли по различия средних значений признака между P_1 и P_2 . Чем объяснить высокое значение признака F_1 и резкое снижение массы 1000 зёрен в F_2 . Оцените показатель наследуемости.

4. Число колосков в колосе (X): $P_1 = 19,9 \pm 0,2$; $P_2 = 15,4 \pm 0,2$; $F_1 = 15,7 \pm 0,15$; $F_2 = 15,9 \pm 0,2$. Вариансы: $P_1 = 3,04$; $P_2 = 2,57$; $F_1 = 1,73$; $F_2 = 3,58$. Определите достоверность разницы между средними значениями признака F_1 и P_2 ; между F_1 и F_2 . Определите характер наследования в F_1 и эффективность отбора в F_2 . Какими генами контролируется повышенное число колосков в колосе у P_1 ? Чем объяснить, что в F_1 варианта ниже, чем у P_1 и P_2 . Оцените показатель наследуемости.

5. Масса зерна 1000 зёрен у мягкой пшеницы. Средние значения признака у родителей и гибрида: $P_1 = 41,6 \pm 0,4$; $P_2 = 42,0 \pm 0,04$; $F_1 = 44,9 \pm 0,4$; $F_2 = 43,4 \pm 0,7$. Вариансы: $P_1 = 15,1$; $P_2 = 11,3$; $F_1 = 14,6$; $F_2 = 38,4$. Определите характер наследования в F_1 , и эффективность отбора в F_2 . Оцените достоверность разницы между средними значениями признака у родителей. Чем объяснить, что в F_2 ошибка средней арифметической, почти в два раза выше, чем в F_1 , хотя выборка в F_2 значительно больше, чем в F_1 . Определите коэффициент наследуемости.

6. Число зерен в колосе у мягкой яровой пшеницы. Средние значения признака у родителей и гибрида: $P_1 = 22,2 \pm 0,32$; $P_2 = 31, \pm 0,5$; $F_1 = 27,3 \pm 0,3$; $F_2 = 27,2 \pm 0,5$. Определите характер наследования признака в F_1 и эффективность отбора в F_2 . Определите показатель наследуемости. Вариансы: $P_1 = 25,5$; $P_2 = 27,1$; $F_1 = 25,3$; $F_2 = 31,7$. Чем объяснить, что варианта в F_2 выше, чем в F_1 .

ТЕМА 4. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Типы действия и взаимодействия генов.
2. Типы доминирования.
3. Эволюция доминантности.
4. Методы определения степени доминантности.
5. Эффективность отбора при доминантном характере наследования количественного признака.
6. Типы неаллельного взаимодействия генов.
7. Полимерные гены. Опыты Нильссона-Эле.
8. Полигены в представлении Мазера.
9. Лернер об особенностях полигенной наследственности.
10. Плейотропный эффект генов.
11. Трансгрессивное расщепление и его значение в селекции.
12. При скрещивании озимого сорта пшеницы с яровым в первом поколении все растения характеризовались яровым типом развития. При высеве 551 семени второго поколения взошли 492, из них 451 растение выколосилось, а 42 не выколосились, то есть характеризовались озимым типом развития. Предположите характер наследования типа развития и докажете статистически генетический контроль этого развития. Сколько генов в рассматриваемой гибридной комбинации контролируют тип развития?
13. Коэффициент наследуемости.

ТЕМА 5. ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Центры происхождения культурных растений.
2. Происхождение домашних животных.
3. Роль мировой коллекции ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова в создании сортов различных культур.
4. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.

ТЕМА 6. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Отбор. Искусственный отбор.
2. Результативность отбора.
3. Массовый отбор. В каких случаях эффективен массовый отбор?

4. Индивидуальный отбор.
5. Результативность отбора.
6. Использование ДНК-маркеров в селекции по количественным признакам.

ТЕМА 7. ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Рекомбинационная селекция как метод создания исходного материала.
2. Типы скрещиваний. Простые и сложные скрещивания. Дайте характеристику и схему скрещиваний.
3. Техника проведения гибридизации: кастрация и опыление.
4. Методы, применяемые при кастрации и опылении?
5. Объясните понятия «инцухт», «инбридинг», «принудительное самоопыление». К каким видам растений эти понятия применимы?

ТЕМА 8. ГЕТЕРОЗИС

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Генетические основы инбредной депрессии.
2. Генетические основы проявления гетерозиса.
3. Гипотезы, объясняющие гетерозисный эффект.
4. Гипотеза сверхдоминирования.
5. Гипотеза доминантности.
6. Отношение аллельного и неаллельного взаимодействия генов к гипотезам о природе гетерозиса.
7. Гипотеза взаимодополняющего действия аллелей одного локуса.
8. Гипотеза альтернативного синтеза генного продукта.
9. Гипотеза В.А. Струнникова о компесационном комплексе генов (ККГ).
10. Мужская стерильность растений и ее значение для гетерозисной селекции.
11. Генетическая основа создания гетерозисной кукурузы.
12. Природа самонесовместимости.
13. Несовместимость и селекция.

ТЕМА 9. ПОЛИПОЛИДИЯ

Полиплоидия – явление кратного увеличения гаплоидного набора хромосом, а кратные ряды называются полиплоидным рядом. Группа видов, которые относятся к одному роду и кариотипы которых составляют ряд

возрастающего кратного увеличения числа хромосом, называется полиплоидным рядом.

Изменение числа хромосом в клетке служит одним из важных источников изменчивости в процессе эволюции и широко используется человеком в селекции. Полиплоидные виды есть во всех крупных группах растений, около 47 % цветковых растений – это полиплоиды, у злаковых трав около 70 %.

Широкое распространение полиплоидии в природе говорит о том, что умножение наборов хромосом играло важную роль в эволюции растений.

Задание 1. Изучить особенности мейоза и характер расщепления у триплоидных и тетраплоидных форм при моногибридном скрещивании.

Плодовитость тетраплоидов бывает более или менее сильно понижена. Это может быть обусловлено как генетическими причинами, так и тем, что мейоз у автотетраплоидов протекает совершенно иначе, чем у диплоидов.

В профазе мейоза у диплоидного организма образуются **биваленты**. У тетраплоида имеется по 4 хромосомы каждого типа вместо двух. Если конъюгируют все четыре гомологичных хромосомы, то образуется **квадривалент**. Иногда они образуют группу из трех хромосом – **тривалент** и **унивалент** или два бивалента. Примерно $\frac{1}{2}$ хромосом образует квадриваленты. Наличие квадривалентов, тривалентов и унивалентов в мейозе у тетраплоидов ведет к нарушениям в распределении хромосом и образованию гамет с измененными числами хромосом. У тетраплоида расхождение гомологичных хромосом в мейозе возможно в соотношениях 2 : 2, 3 : 1, 1 : 3, 4 : 0, 0 : 4.

Так, у $4n = 28$ при правильном мейозе образуются гаметы по $n = 14$, но из-за выше перечисленных нарушений чаще всего гаметы имеют 13 и 15 хромосом. Возникают и более значительные отклонения. Гаметы с уклоняющимся числом хромосом часто погибают или функционируют хуже, чем гаметы с $n = 14$, что и служит в основном причиной стерильности автотетраплоидов. Стерильность сильнее выражена у пыльцы, чем у яйцеклеток, часть женских гамет с отклоняющимся от нормы числом хромосом способна функционировать.

У тетраплоидной свеклы наличие унивалентов и тривалентов является нежелательным. Так как именно они обуславливают нерегулярное расхождение хромосом в А I. Образуются гаметы 18-18, 17-19, очень редко 16-20, 15-21, 14-22.

В потомстве автотетраплоидов появляются низкопродуктивные анеуплоидные растения. Отрицательное влияние анеуплоидии усиливается по мере возрастания степени анеуплоидии. Так 34 и 38 хромосомные растения имели более мелкие корнеплоды, чем 35 и 37 хромосомные.

Максимальные нарушения в распределении числа хромосом наблюдаются в мейозе у несбалансированных полиплоидов, с нечетным числом хромосомных наборов.

Как идет расщепление у тетраплоидов?

A – красные

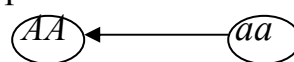
a – белые

(впервые у дурмана при изучении окраски цветка)

P $AAAA$ х $aaaa$

красные

белые



F_1

$AAaa$

все красноцветковые

Если у такого гетерозиготного автотетраплоида $AAaa$ расхождение хромосом к полюсам будет проходить регулярно $2 : 2$, то в этом случае расщепление все же будет отличаться от моногибридного расщепления у диплоида.

$AAaa$

х

$AAaa$

красноцветковые

красноцветковые

♀ \ ♂	$1 AA$	$4 Aa$	$1 aa$
$1 AA$	$AAAA$ 1 кр.	$AAAa$ 4 кр.	$AAaa$ 1 кр.
$4 Aa$	$AAAa$ 4 кр.	$AAAa$ 16 кр.	$Aaaa$ 4 кр.
$1 aa$	$AAaa$ 1 кр.	$Aaaa$ 4 кр.	$Aaaa$ 1 бел

Образование гамет типа Aa говорит о нарушении правила чистоты гамет у автотетраплоидов.

Расщепление по фенотипу 35:1

Особей с неблагоприятными признаками появляется у автотетраплоидов во много раз меньше, чем у диплоидов.

Иногда оптимальный уровень плоидности – **триплоидный**, а не тетраплоидный. Так, встречаемые в природе гигантские осины триплоиды $3 \times 19 = 57$, экспериментально полученные автотриплоидные клоны отличаются быстрым ростом, сильным развитием вегетативных органов и цветков. Известны удачные триплоидные сорта яблонь $3n = 51$

При возделывании сахарной свеклы важны физиологические особенности сортов: урожай, содержание сахара в соке и связанный с этим урожай сахара на единицу площади. Триплоидная свекла превосходит как диплоидную, так и тетраплоидную свеклу. Ценным свойством триплоидных

гибридов является снижение количества зародышей на клубок (на 70% и более). Урожай корней у $3n$ выше, чем у $2n$ на 10-15%.

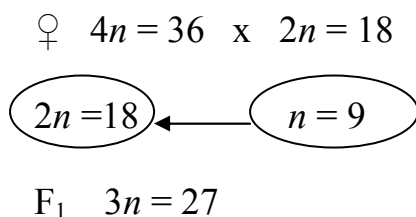


Рис 1. Схема получения триплоидной свеклы

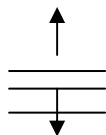
Основная часть гибридных семян завязывается на тетраплоидных растениях, они всегда используются в качестве основного ♀ Р.

Практическое использование триплоидов ограничивается ярко выраженной стерильностью. Стерильность вызывается сильным нарушением мейоза, вследствие несбалансированности хромосомного набора.

В мейозе хромосомы триплоидов могут образовывать частично **биваленты, триваленты и мультивалентные ассоциации**. Некоторые хромосомы не конъюгируют и остаются в виде унивалентов. Соотношение бивалентов, тривалентов и унивалентов случайное заранее не предсказуемое. В результате этого образуются гаметы, несущие одну и две хромосомы из трех гомологичных. Следовательно, гаметы могут иметь n , $2n$ или несбалансированное число хромосом. Гамет последнего типа образуется очень много, что и определяет стерильность гибридов.

У триплоидов свеклы гомологичные хромосомы двух наборов распределяются по дочерним клеткам правильно, в то время как 9 хромосом третьего набора распределяются случайно. В результате возникают гаметы с числом хромосом от 9 до 18.

Если все хромосомы расходятся так, то образуются гаметы с 9 и 18 хромосомами, но это очень редко.



Редко также образуются гаметы с 10-17 хромосомами, чаще – гаметы 13-14, может быть 12-15, 11-16.

Если рассмотреть поведение только данной тройки гомологичных хромосом расхождение хромосом может быть следующим:

При частоте их образования

3:0	1
2:1	3
1:2	3
0:3	1
<hr/>	
8	

Следовательно, $\frac{6}{8}$ гамет будут нести всего одну или две гомологичные хромосомы и из таких клеток следует ждать образование жизнеспособной особи. Негомологичные хромосомы ведут себя независимо друг от друга, комбинируются случайно. Вероятность появления жизнеспособной гаметы составит $(\frac{6}{8})^n$ (гаплоидное число хромосом).

В потомстве триплоидов большую часть составляют анеуплоидные растения. У растений, дающих съедобные плоды, которые размножаются вегетативно, стерильность оказывается нужной. В культуре известно несколько триплоидных видов картофеля, яблони, бананов, бессемянных арбузов, существуют триплоидные гибриды астр, триплоидный гиацинт, тигровая лилия. Все они размножаются вегетативным путем. В плодах диплоидных бананов имеются тяжелые семена, а в плодах коммерческих триплоидных сортов их нет.

Триплоидные арбузы хороший пример применения триплоидии.

Бессемянные арбузы ($3n = 33$). Японский генетик Кихара путем скрещивания диплоидных ($2n = 22$) и тетраплоидных ($4n = 44$) арбузов получил бессемянный арбуз. У такого арбуза полностью нарушен мейоз и триплоидные растения ($3n = 33$) не образуют семян, а это удобно для использования его в пищу

При ♀ $4n$ х ♂ $2n$ семена в плодах являются рудиментарными, полной бессемянности не наблюдается.

При ♀ $2n$ х ♂ $4n$ – образуются пустые семена. Урожайность триплоидов выше, чем $2n$ и $4n$. $3n$ и $4n$ обнаруживают некоторую устойчивость к увяданию (возбудитель *Fusarium niveum*).

Производство триплоидных арбузов - дорогостоящий технологический процесс, так как скрещивания $4n$ X $2n$ нужно проводить вручную и ежегодно; тем не менее благодаря большому потребительскому спросу на арбузы расходы на такую работу окупаются.

Триплоидный и тетраплоидный виноград ($3n = 57$, $4n = 76$). С помощью колхицина получают также триплоидные и тетраплоидные сорта винограда. Тетраплоидный виноград имеет крупные ягоды с меньшим количеством семян, и в этом заключается его значительное преимущество. В то же время такие сорта формируют слабовыполненные гроздья и дают меньший урожай. У триплоидных сортов винограда семян нет, что весьма удобно для использования их в качестве столовых сортов.

Задание 2. Изучить происхождение полиплоидной пшеницы.

Мягкая (*T. aestivum*) и твердая (*T. durum*) пшеницы являются полиплоидными видами. Сейчас большинство исследователей считают, что не менее пяти диплоидных видов двух родов *Triticum* и *Aegilops* участвовали в образовании мягкой пшеницы: два генома A^u и A^b принадлежат дикорастущим диплоидным видам - *T. urartu* и *T. beoticum*. Остальные три генома B, D и C - роду *Aegilops*. Род *Aegilops* богаче, чем род *Triticum* диплоидами, носителями геномов.

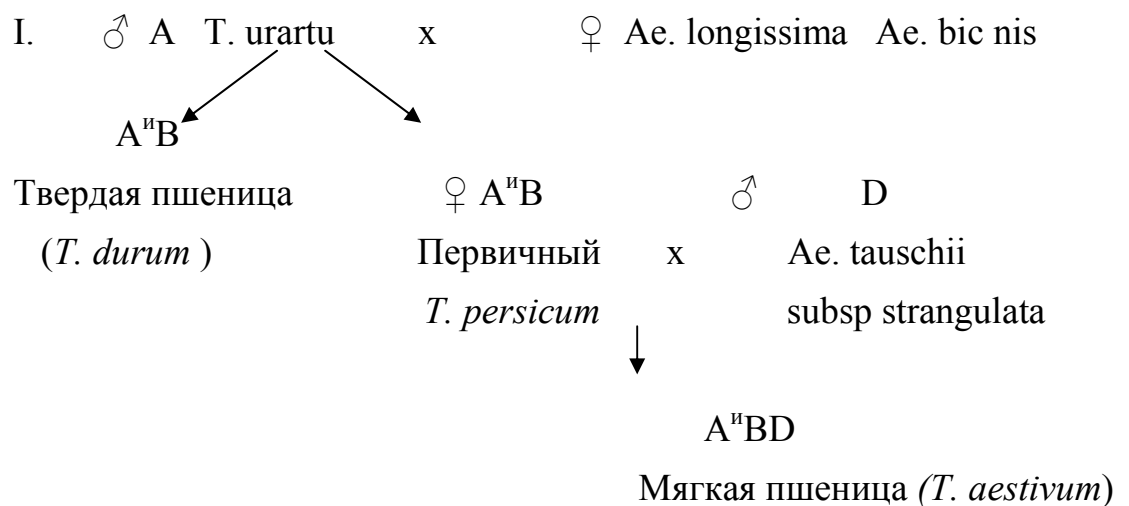
В исторически различное время в географически разобщенных регионах от разных материнских и отцовских форм возникали виды секций *Dicocum* и *Timopheevi*, имеющие соответственно геномы A^uB и A^bC .

Рассмотрим происхождение отдельных геномов полиплоидной пшеницы. Донором первого генома твердой и мягкой пшеницы считают предка современного *T. urartu*, ядерный геном которого обозначают символом A^u , а донором генома B – предка современного *Ae. pongsissima*.

Таким образом, первичный тетраплоид секции *Dicoccoides* возник при скрещивании диплоидных видов – дикой пшеницы и эгилопса – путем соединения их ядерных геномов.

В настоящее время принято считать, что компонент A^uB получен гексаплоидной пшеницей от первичного *T. persicum*.

Донором генома D гексаплоидной пшеницы, обеспечивающей ей переход с тетраплоидного, двухгеномного уровня на трехгеномный, был диплоидный вид *Ae. tauschii* (*Ae. sguarosa*). Первичный *T. persicum* спонтанно скрестился с *Ae. Tauschii*; в ареале последнего возникла первая гексаплоидная пшеница. Геном D в сочетании с двумя первыми геномами обеспечил ей большой внутривидовое разнообразие, расширение ареала, благодаря повышенной приспособленности к условиям среды, появление озимых форм под влиянием деятельности человека увеличение зимостойкости и морозостойкости, повышение хлебопекарных качеств, но снижение содержания белка в зерне, снижение устойчивости к грибным болезням и приобретение летальных генов.



Культурный подсолнечник поражается склеротинией, ложной мучнистой росой, а многие дикие виды рода *Heliantus*, устойчивы к данным заболеваниям.

Успехи, достигнутые в селекции картофеля, в значительной степени обусловлены использованием методов отдаленной гибридизации. Первостепенное значение межвидовая гибридизация имеет в селекции на устойчивость к грибным, вирусным, бактериальным болезням и такому опасному паразиту, как картофельная нематода. Большинство современных сортов картофеля получены в результате сложной многоступенчатой межвидовой гибридизации (Букасов, Камераз, 1972; Камераз, 1970, 1983; Осипова, Евдокимова, 1980; Будин, 1987; Яшина, 2000).

Передача таких признаков как многолетность, экологическая пластичность. Межвидовая гибридизация это эффективный метод повышения устойчивости культивируемых видов растений к действию абиотических (холодостойкость, морозоустойчивость и т.д.) и биотических стрессов. Наиболее важное достижение интрогрессивной гибридизации – это передача культивируемым растениям устойчивости к наиболее вредоносным болезням (стеблевой и листовой ржавчине у злаковых; к фузариозу, бронзовости, церкоспорозу и бурой пятнистости у томата).

Передача генов может происходить в результате:

- замещения хромосом одного вида на хромосомы другого;
- транслокаций.

Второй способ предпочтительнее, так как чужеродные хромосомы через некоторое время полностью элиминируются из генома, спонтанно замещаясь на хромосомы своего вида. К тому же целые чужеродные хромосомы могут привносить в геном помимо одного ценного гена многие другие, определяющие развитие отрицательных признаков.

Транслокации же представляют собой нерегулярные рекомбинации между хромосомами разных видов, способствуют передаче отдельных генов или небольших групп.

2. *Получение желательных хозяйственно ценных признаков при скрещивании близкородственных видов.*

3. *Получение нового выражения признака, которое не свойственно ни тому, ни другому родителю.*

При множестве генных различий между родительскими видами вероятность появления необычных форм может быть значительной. Даже несколько комплементарных генов могут давать формы, выходящие за пределы изменчивости обоих родителей по таким количественным признакам, как раннеспелость, высота стебля и урожайность.

Чем более эволюционно-отдаленными оказываются скрещиваемые виды, тем выше вероятность получения трансгрессивных и качественно новых сочетаний хозяйственно-ценных признаков.

4. *Создание совершенно новых, неизвестных ранее сельскохозяйственных культур (тритикале).*

В природных условиях под действием естественного отбора различные виды растений формировались длительное время, иногда измеряемое миллионами лет. Метод отдаленной гибридизации позволяет исследователю получать новые формы в результате объединения организмов с различной наследственностью в относительно короткие сроки.

С помощью отдаленной гибридизации можно прогнозировать искусственное создание растений с новыми, не встречавшимися ранее свойствами, такими как многолетность у пшеницы, способность к неоднократному отрастанию после скашивания.

Вовлечение в скрещивание с пшеницей различных видов пырея, в том числе *Agropiron elongatum* и *Agropiron glaucum* позволило получить относительно константные пшенично-пырейные гибриды с числом хромосом $2n = 56$, получившие ранг рода и названные *Agrotriticum*.

Экспериментальным путем был создан новый 56-хромосомный вид пшеницы с двумя подвидами: многолетняя пшеница и зернокормовая, или отрастающая пшеница, а также сорта этих пшениц.

Помимо многолетнего цикла развития, эта пшеница обладает другими ценными свойствами. Когда зерно такой пшеницы достигает полной спелости, растение еще продолжает вегетировать и сохранять свою солому зеленой, содержащей много питательных веществ, в том числе: белков и витаминов (Цицин, 1979).

5. Получение гибридной мощности.

Часто наблюдается гетерозис по вегетативной массе, в редких случаях по семенной продуктивности (у межвидовых гибридов подсолнечника, хлопчатника, рапса и сарептской горчицы).

Успехи в области отдаленной гибридизации за последние годы определяются:

1) необходимостью создания высокоадаптивных форм с высокой и стабильной урожайностью, устойчивостью к фитопатогенам и неблагоприятным факторам среды;

2) необходимостью поиска доноров и методов интрогрессии хозяйственно-ценных генов в геном культурных растений;

3) использованием методов биотехнологии и генной инженерии, обеспечивающих синтез новых генотипов и успешную интрогрессию чужеродной ДНК.

Задание. Изучить формообразовательный процесс в потомстве отдаленных гибридов.

Основной особенностью формообразования при межвидовой гибридизации, которую отмечают все авторы, является исчезновение промежуточных форм в процессе репродукции. Часто наблюдается уклонение расщепляющихся популяций в сторону одного из родителей, как правило, дикого. Другой, часто проявляющейся, важной особенностью межвидовых скрещиваний является аномальная изменчивость, причина

которой заключается в межгенных и геноплазматических взаимодействиях в условиях новой генотипической среды (Вакар, 1935; Эллиот, 1961; Мюнтцинг, 1967; Цицин, 1981). Позднее было установлено, что принципы передачи наследственных факторов и изменчивость при межвидовых и близкородственных скрещиваниях происходят в соответствии с общими законами, а специфика формообразования при отдаленной гибридизации является следствием комплекса барьеров, препятствующих свободному обмену генов между хромосомами видов, объединенными в результате скрещивания. Нарушения в процессе расщепления в значительной степени связаны и обусловлены стерильностью межвидовых гибридов. Эти явления имеют общие причинно-следственные связи (Левонтин, 1978; Жученко, Король, 1985).

Выявлены основные факторы, ограничивающие комбинационную изменчивость и этапы репродуктивного цикла, на которых они действуют. Это подавление кроссинговера и неслучайное расхождение хромосом к полюсам в мейозе. Конкурентные взаимоотношения в процессе развития микроспор, формирования пыльцы, ее прорастания, роста пыльцевых трубок, оплодотворения яйцеклеток. Избирательная элиминация на постзиготическом этапе развития, вплоть до прорастания семян и развития сеянцев, из-за нарушения дифференциации зародыша, несоответствия зародыша и эндосперма и другим причинам (Эллиот, 1961). В связи с этим А.А. Жученко (1973) выдвигает в качестве первоочередных задач селекционно-генетических исследований отдаленных гибридов: 1) анализ закономерностей образования новых форм; 2) изучение возможности индуцирования рекомбинации; 3) установление влияния генотипической среды на проявление интрогрессивных признаков.

Потомство, полученное от плодовых или частично плодовых гибридов, отличаются чрезвычайно сильной изменчивостью. Мощный формообразовательный процесс, создаваемый отдаленной гибридизацией, служит источником возникновения уникальных форм растений и животных для отбора.

Механизм создания новых форм растений заключается во взаимном объединении геномов и отдельных групп хромосом, принадлежащих к разным видам или родам растений.

Изменчивость в F_2 может быть обусловлена рекомбинацией, если исходные виды имели одинаковое число хромосом и мейоз у гибридов протекает нормально. Однако и в этом случае она превосходит изменчивость внутривидовых гибридов, поскольку генетические различия между родителями выражены значительно сильнее, а число одновременно расщепляющихся пар генов значительно больше.

У гибридов или амфидиплоидов, полученных от скрещивания двух видов или родов, признаки последних не всегда суммируются. Так, у гибридов могут быть подавлены признаки, характерные для скрещиваемых родов, или признаки одного рода доминируют над признаками другого.

Изменчивость в F_2 будет еще больше, если исходные виды имели разное число хромосом или в силу каких-либо других причин.

Рассмотрим, как идет формообразовательный процесс у отдаленных гибридов, имеющих только один общий геном, или у которых один из родителей является ауто-аллополиплоидом.

Triticum aestivum $2n = 42$ x *Agropyron intermedium* $2n = 42$

Конъюгация хромосом у них происходит в основном за счет двух гомеологических геномов пырея; хромосомы пшеницы конъюгируют с хромосомами пырея очень редко. В результате сильного нарушения мейоза гибриды самостерильны.

Однако часть яйцеклеток жизнеспособна и в результате беккрасса их пшеницей или НППА ($2n = 56$) можно получить гибридные зерна.

Гибриды F_1 образуют три типа жизнеспособных яйцеклеток:

- 1) нередуцированные $n = 42$;
- 2) частично редуцированные $n = 28$;
- 3) геномно-сбалансированные с редуцированным или близким к нему числом хромосом $n = 21$.

В варианте первом (F_1B_1) формообразовательный процесс идет через секвидиплоиды ($2n = 63 = 42$ гиб. + 21 пш.). В потомстве секвидиплоида происходит потеря части хромосом и гибриды выходят на $56 \dots 42$ – хромосомный уровень. Эти формы константны по числу хромосом.

Во втором варианте растения F_1B_1 имеют $2n = 49 = 28$ гиб. + 21 пш. или близкое к 49 число хромосом. В их потомстве при слиянии 28-хромосомных гамет возникают 56-хромосомные формы, а при потере хромосом – 42-хромосомные. Для того чтобы у гибридов между данными родами форма имела цитологически стабильное число хромосом, в ее гаплоидном наборе оно должно быть кратным 7.

В третьем варианте в F_1B_1 образуются растения с числом хромосом, близким таковому у мягкой пшеницы.

При опылении гибридов F_1 (*Triticum aestivum* x *A. intermedium*) x НППА ($2n = 56$) формообразовательный процесс идет еще сложнее. Образуется 4 типа яйцеклеток:

- нередуцированные ($n = 42$);
- частично нередуцированные ($n = 35$ и $n = 28$);
- с числом хромосом близким к редуцированному ($n = 24 - 26$).

Следовательно, образуются растения с числом хромосом $2n = 70 = 42 + 28$; $2n = 63 = 35 + 28$; $2n = 56 = 28 + 28$ и $2n = 52 - 54$.

В этом варианте скрещивания формообразовательный процесс сдвигается в сторону образования новых НППА ($2n = 56$) и форм с колосом пырейного типа. В дальнейших линиях происходит потеря «лишних» хромосом, цитологически константными становятся формы $2n = 56$ и $2n = 42$. Выщепления растений, морфологически приближающихся к мягкой пшенице, начинается лишь в F_3 и продолжается в более поздних поколениях.

Следовательно, как в потомстве от беккросса гибридов F_1 (пшеница х пырей) х пшеница или при F_1 х НППА ($2n = 56$) получают растения с числом хромосом, характерным для исходных родительских форм ($2n = 42$ и $2n = 56$); растения с совершенно новыми хромосомными числами ($2n = 49$, $2n = 63$ и $2n = 70$). Идет очень широкий формообразовательный процесс, при котором выщепляются формы с колосом пшеничного, промежуточного и пырейного типов.

НППА ($2n = 56$), имея лишь субгеном пырея, обладают такими хозяйственно ценными признаками и свойствами, как морозостойкость, устойчивость к болезням, хорошие хлебопекарные качества, содержат до 25 % белка в зерне. Положительным является и то, что они легко скрещиваются с пшеницей, тритикале, друг с другом, причем дают фертильное потомство. Они могут служить донорами при улучшении пшеницы.

Формообразовательный процесс при скрещивании видов, имеющих два и более общих геномов

Triticum aestivum ($2n = 42$, ABD) х *Triticum durum* ($2n = 28$, AB)

F_1 $2n = 35 = 5x$ - пентаплоидный гибрид

Гомологичные хромосомы *A* и *B* геномов мягкой и твердой пшеницы конъюгируются в М I, образуя клетки $14^{II} + 7^I$. В действительности еще возникают клетки с более высоким числом унивалентов, а также клетки с $15^{II} + 5^I$.

Конъюгация приводит к рекомбинации генов, униваленты распределяются случайно между полюсами и могут как включаться в ядро, так и оставаться в цитоплазме в виде микроядер. Теоретически у гибридов F_1 униваленты могут передаваться потомству F_2 как через яйцеклетку, так и через пылцу, но практически униваленты значительно хуже передаются через пылцу, чем через яйцеклетку.

Формообразовательный процесс по числу хромосом происходит в рамках скрещиваемых форм. Все растения с промежуточными числами хромосом (от 29 до 41) будут постепенно эпиминироваться, так, что в конце концов сохранятся лишь две группы: с 28 и 42 хромосомами. Одновременно произойдет и соответственный возврат к внешним особенностям, характерным для видов пшениц с 28 и 42 хромосомами, однако точного восстановления исходных видов не происходит.

Одной из характерных особенностей межвидовых гибридов является нарушение нормального характера расщепления во втором и последующих поколениях. Уже первые опыты по отдаленной гибридизации растений выявили существенные различия в характере расщепления при внутривидовых и межвидовых скрещиваниях. Это дало повод для выделения особого «дикого» или «Нодэновского» типа наследования в отличие от «Менделевского».

ТЕМА 11. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА В СЕЛЕКЦИИ

Вопросы семинара по дисциплине Генетические основы селекции

1. Спонтанный и искусственный мутагенез.
2. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова и его практическое значение.
3. Индуцированный мутагенез. Понятие о мутагенах и их классификация.
4. Использование в селекции ионизирующего излучения.
5. Использование в селекции химических мутагенов. Супермутагены.
6. Использование в селекции генных мутаций.
7. Использование анеуплоидии и замены хромосом в селекции.
8. Методы экспериментального получения гаплоидов. Использование гаплоидов в селекции.
9. Цитоплазматическая мужская стерильность.
10. Открытие М. Родса и М. Хаджинова на кукурузе. Использование ЦМС для получения гибридных семян.

ТЕМА 12. БИОТЕХНОЛОГИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТРАНСГЕННЫХ ОРГАНИЗМОВ

С помощью методов генетической инженерии становится возможным искусственно манипулировать фрагментами нуклеиновых кислот (ДНК и РНК), объединяя их по заранее намеченной программе для экспрессии чужеродных генов в растительных клетках. Данная технология позволила переносить гены между таксономически удаленными видами растений, относящимися, например, к классам однодольных и двудольных. Целенаправленно модифицировать растительные геномы путем переноса генов из разных гетерологических систем (вирусов, бактерий, насекомых, животных и человека) стало возможным благодаря универсальности генетического кода и успехам генетической энзимологии, которая предоставила набор ферментов.

Технологии создания генетически модифицированных или трансгенных растений включают несколько основных этапов:

- получение изолированных фрагментов ДНК (целевые, маркерные и репортерные гены, промоторы, терминаторы, энхансеры и другие регуляторные элементы);
- создание экспрессионных векторов для экспрессии чужеродных генов (трансгенов) в растительных клетках;
- перенос экспериментально созданных экспрессионных векторов в геном растений;
- отбор трансформированных растительных клеток на селективных средах и регенерация из них полноценных растений-трансформантов;

– оценка трансгенных растений по стабильности экспрессии перенесенных генов, отбор отдельных трансформантов для дальнейшей селекционной доработки и оценка их биобезопасности.

Генная инженерия — хотя и исключительно важный, но лишь один из многочисленных методов управления генетической изменчивостью организмов, широко используемых в селекционной практике.

Поскольку с помощью генетической инженерии не создают, а только улучшают уже адаптированные к определенным условиям внешней среды, а также технологиям возделывания сорта и гибриды, в комплексных селекционно-агротехнических программах должны быть изначально определены цели и этапы использования классических и биоинженерных методов управления наследственной изменчивостью при реализации той или иной морфофизиологической модели сорта (гибрида).

Задание. Изучить методы переноса генов.

Для доставки чужеродных генов в геном растительной клетки используются специальные векторы – молекулы ДНК, обладающие следующими важными характеристиками. Вектор должен иметь точку начала репликации (*ori*), т.е. автономно реплицироваться, накапливаться в многочисленных копиях в клетке хозяина и сохраняться в дочерних клетках при делении материнской. Емкость вектора должна быть достаточной для того, чтобы встраивать в него гены и включать для этого сайты рестрикции. Векторы, включающие чужеродные гены, называются рекомбинантными. Для отбора клеток, содержащих рекомбинантный вектор, в него должны быть включены маркерные гены. Для доставки чужеродных генов в клетки растений используют векторы, созданные на основе вирусов и плазмид почвенных бактерий.

Чужеродная ДНК может быть интегрирована в структуру вектора несколькими способами. Например, вектор и чужеродную ДНК, из которой предполагается получить необходимый фрагмент, разрезают с помощью одной и той же рестриктазы. В результате этого образовавшиеся «липкие» концы вектора и ДНК-вставки будут комплементарны друг другу.

При их смешивании в присутствии ДНК-лигазы происходит объединение вектора и ДНК-вставки с образованием рекомбинантного вектора. Рекомбинантные векторы также могут быть получены после их разрезания с образованием «тупых» концов и последующим лигированием с чужеродной ДНК с помощью ДНК-лигазы фага Т4 по тупым концам.

Для введения генов в векторы, обеспечивающие их доставку в клетки растений, используются бинарная и коинтегративная векторные системы.

Векторный перенос чужеродных генов в геном растений может осуществляться с помощью почвенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens*, которая в естественных условиях вызывает у двудольных растений образование опухолей (корончатых галлов) в местах проникновения

бактерии. Индукция опухолей обусловлена бактериальными плазмидами – Ti-плазмидами (от англ. tumor inducing), содержащими гены, необходимые для ее поддержания в бактериальной клетке, участок, непосредственно встраивающийся в геном растения (Т-ДНК область), и гены (vir-область), принимающие участие в переносе Т-ДНК в растительный геном. В онкогенную область плазмиды входят гены синтеза гормонов ауксина и цитокинина, также имеются гены синтеза производных аминокислот – опинов (нопалинов, октопинов). В экспериментах по трансформации растений используют «разоруженные» Ti-плазмиды, из которых удалены онкогенные гены и гены синтеза опинов. Вместо них в Т-ДНК встраивают целевые, а также доминантные селективные и репортерные гены.

Используемые векторы можно разделить на два типа в зависимости от того, где находится область Т-ДНК: на том же репликоне, что и vir-гены, или на отдельной плазмиде. В первом случае вектор называют коинтегративным, а во втором – бинарным. Бинарные векторы, как правило, способны реплицироваться как в *E. coli*, так и в агробактериях. Это позволяет проводить манипуляции в *E. coli*, а затем переносить векторы в штаммы агробактерий, содержащие дополнительную Ti-плазмиду, в которой содержатся только vir-гены. Бинарные векторы на основе плазмиды pBII21 содержат в Т-области маркерный ген *nptII* устойчивости к антибиотику канамицину под контролем промотора гена *нопалинсинтазы*, ген *uidA* (обеспечивает расщепление β-глюкуронидов) под контролем промотора *CaMV35S* вируса табачной мозаики. Оба гена экспрессируются в растениях и служат удобными маркерами для отбора трансформантов. Вирулентная плазида-помощник находится в агробактерии. Например, агробактериальный штамм LBA4404 содержит плазмиду pAL4404.

В этом штамме также содержится хромосомный ген устойчивости к рифампицину.

Чтобы избежать получения неоднозначных результатов, важно уметь сохранять и вести селекцию специальных бактериальных штаммов.

Большинство бактериальных штаммов несет специфичные селективные маркеры, часто внехромосомные. Сохранность маркеров необходимо регулярно тестировать во избежание возможной контаминации, мутации или утраты специфичных плазмид.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Бриггс Ф.* Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз. – М.: Колос, 1972. - 399 с.
2. *Бороевич С.* Принципы и методы селекции/ С. Бороевич. - Москва: Колос, 1984. –
3. *Глик Б.* Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. / Б. Глик, Дж Пастернак. – М.: Мир, 2002. – 589 с.
4. *Инге-Вечтомов С.Г.* Генетика с основами селекции. / С.Г. Инге-Вечтомов.- СПб.: Н-Л, 2010. - 720 с.
5. *Мазер К.* Биометрическая генетика / К.Мазер, Дж. Джинкс. – М.: Мир, 1985. – 465 с.
6. *Цильке Р.А.* Прикладная генетика: курс лекций/ Р.А. Цильке. – Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2006. – 390 с.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ И ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ

Список основной литературы

1. Коновалов Ю.Б. Общая селекция растений {Электронный ресурс}: учебник / Ю.Б. Коновалов, В.В. Пыльнев, Т.И. Хупацария и др. – Электрон. Дан. – СПб: Лань, 2013. – 494 с.

Список дополнительной литературы

1. Генетика: Учеб. пособие для вузов. / А.А. Жученко, Ю.Л. Гужов, В.А. Пухальский и др.: Под. ред. А.А. Жученко. – М.: КолосС, 2006. – 480 с.
2. Глазко В.И. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике. В 2т. Т.1. А-О/ В.И. Глазко, Г.В. Глазко . – Москва: ИКЦ «Академкнига», изд-во «Медкнига», 2008. – 671 с.
3. Глазко В.И. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике. В 2т. Т.2. П-Я/ В.И. Глазко, Г.В. Глазко . – Москва: ИКЦ «Академкнига», изд-во «Медкнига», 2008. – 530 с.
4. Глик Б. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. / Б. Глик, Дж Пастернак. – М.: Мир. 2002. – 589 с.
5. Сазанов А.А. Основы генетики {Электронный ресурс} / А.А. Сазанов. – СПб.: ЛГУ им А.С. Пушкина, 2012. -240 с. – ISBN 978-5-8290-1132-1.
6. Хелдт Г.-В. Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.

Интернет-ресурсы

1. <https://e.lanbook.com> - ЭБС «Издательство «Лань»
2. <http://biblioclub.ru> - ЭБС «Университетская библиотека онлайн»
3. znanium.com - ЭБС издательства «Инфра-М»

4. www.bionet.nsc.ru/vogis - Вавиловский журнал генетики и селекции
5. vigg.ru/genetika - Журнал «Генетика»

СОДЕРЖАНИЕ

1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ.....	3
2. ТРЕБОВАНИЯ К РЕЗУЛЬТАТАМ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ.....	3
3. ТЕМА 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ТЕОРИИ	5
4. ТЕМА 2. НАСЛЕДОВАНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ.....	5
5. ТЕМА 3. НАСЛЕДУЕМОСТЬ.....	12
6. ТЕМА 4. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ.....	14
7. ТЕМА 5. ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ.....	14
8. ТЕМА 6. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР	14
9. ТЕМА 7. ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ.....	15
10. ТЕМА 8. ГЕТЕРОЗИС	15
11. ТЕМА 9. ПОЛИПЛОИДИЯ.....	15
12. ТЕМА 10. ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ.....	21
11. ТЕМА 11. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА В СЕЛЕКЦИИ.....	27
12. ТЕМА 12. БИОТЕХНОЛОГИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТРАНСГЕННЫХ ОРГАНИЗМОВ.....	27
13. БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	30
14. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ И ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ.....	31

Составитель
Кондратьева Инесса Витальевна

Генетические основы селекции

Печатается в авторской редакции

Подписано в печать 2017 г. Агрономический факультет
Формат 60x84 1/16. Объем 4,2 усл. печ. л.
Бумага офсетная.

Отпечатано на агрономическом факультете
Новосибирского государственного аграрного университета
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, каб. 333.