

Тема 8

Генетичні основи селекції

1. Селекція як наука
2. Сорти, породи, штами
3. Генетика кількісних ознак в селекції
4. Типи схрещувань у селекції
5. Типи добору в селекції
6. Явище гетерозису

Селекція як наука

Селекція (selectio — добір) — наука про біологічні основи і методи створення сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів з необхідними для людини ознаками та властивостями

Важливе значення для селекції мав відкритий М. І. Вавіловим закон гомологічних рядів у спадковій мінливості, а також відкриті ним центри походження культурних рослин. Серед восьми таких центрів найбільш важливі середньоазіатський (батьківщина м'якої пшениці, бобів, гороху), китайський (батьківщина проса, гречки, сої), передньоазіатський (батьківщина багатьох видів пшениці, жита, плодових культур) та індійський (осередок походження рису, цукрового очерету, цитрусових). Велика різноманітність специфічних форм рослин властива середземноморському, абісінському, пів-денномексиканському і південноамериканському осередкам. Центри domestикації (одомашнювання) відкриті також для домашніх і свійських тварин. Так, первинним центром розведення тутового шовкопряда, а також і шовковництва, є Китай.

Згадані центри походження використовуються в селекції для отримання нового вихідного матеріалу і для доповнення генофонду існуючих видів культурних рослин і свійських тварин.

Сорти, породи, штами

Сорт, порода або штам — це різновидність організмів певного виду, штучно створена людиною і наділена сукупністю спадково закріплених ознак і властивостей, які цікавлять людину в її практичній діяльності. Отже, сорти, породи та штами можуть істотно відрізнятися від своїх диких попередників господарсько цінними ознаками, що є наслідком їх виведення шляхом кропіткого і тривалого добору.

Відомі породи курей з високою несучістю або із значною живою масою. Отримано штами мікроорганізмів, що здатні продукувати антибіотики, деякі амінокислоти та інші біологічно активні сполуки в сотні разів ефективніше, ніж вихідні форми. Їх називають **надпродуцентами** і використовують у мікробіологічній промисловості.

Генетика кількісних ознак у селекції

Генетика і селекція тісно пов'язані, вони взаємно збагачують, але не замінюють одна одну.

Кількісна ознака в переважній більшості кодується не одним, а багатьма генами, взаємодія яких може бути дуже різноманітною (адитивність, кумулятивність, епістаз і т. п.). Серед генів кількісних ознак може бути декілька так званих головних або сильних генів, які в основному і визначають ту чи іншу ознаку. Однак дія цих генів може доповнюватися і змінюватися значною кількістю слабких детермінантів цієї ознаки.

Полігенні ознаки варіюють у широких межах як за типом, так і за силою фенотипового вияву. Існує думка, що полігени в природі обумовлюють поступові адаптивні зміни і, можливо, грають головну роль у процесах видоутворення.

*Мінливість, яка є наслідком розщеплення генів кількісних ознак, називають **полігенною**.*

Мінливість тварин і рослин за елементами продуктивності має ряд характерних рис

Перша риса — неперервність варіювання і наявність лише однієї моди, що властиве всім кількісним, тобто вимірним, ознакам тварин і рослин.

Друга риса кількісних ознак — це їх залежність від великої кількості взаємодіючих генів

Третя риса кількісних ознак полягає в тому, що на них дуже сильно впливають фактори зовнішнього середовища.

У практичній селекції постійно виникає потреба визначати, в якій мірі мінливість кількісних ознак залежить від генетичних причин, а в якій зобов'язана модифікаціям. Від вирішення цього питання залежить прогноз ефективності добору, що провадиться на ту чи іншу кількісну ознаку. Істотну користь у такому випадку може принести визначення коефіцієнта успадковуваності досліджуваної ознаки, що може бути зроблено і у відсутність інформації про відповідні гени.

Існує декілька різних способів розрахунку цього коефіцієнта. Один із них — визначення коефіцієнта успадковуваності "в широкому розумінні" за формулою:

$$H^2 = \frac{V_G}{V_P}$$

де V_G — загальна генотипова дисперсія, що включає домінування, епістаз і дисперсію взаємодії, а V_P — загальна фенотипова дисперсія.

Коефіцієнт успадковуваності (h^2) "в вузькому розумінні" розраховують за формулою:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

де V_G — адитивна генотипова дисперсія, а V_P — загальна фенотипова дисперсія. Якщо припустити, що $V_G = V_A$ то

оскільки V_P можна розглядати як суму генотипової (V_G) і паратипової (V_E) дисперсій. Остання характеризує мінливість, обумовлену зовнішнім середовищем.

$$h^2 = H^2 = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V}{V_G + V_E}$$

У селекційній практиці зазначений коефіцієнт h^2 має істотне прогностичне значення: чим він вищий у досліджуваної групи особин, тим кращого результату слід очікувати від добору. В практичній селекції визначають також так звану реалізовану успадковуваність, яка відображує ефективність добору. Для цього вираховують різницю між парами батьків (S) і їх нащадками (R) по тій чи іншій кількісній ознаці. Відношення R/S показує, яка доля відмінностей між групами батьків збереглась у потомстві. В цьому випадку $h^2 = R/S$.

Типи схрещувань у селекції

Всі системи схрещування, що застосовуються в селекції, за своїми генетичними наслідками можуть бути поділені на два основних типи: інбридинг (родинне або споріднене) і аутбридинг (неспоріднене) схрещування.

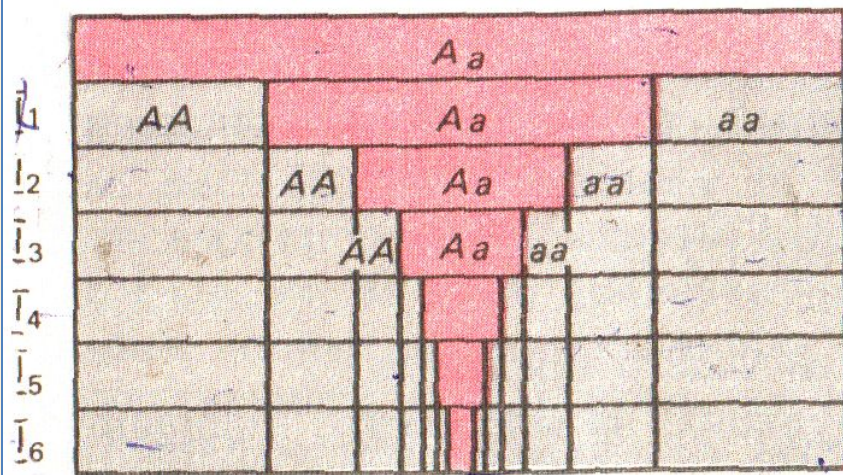
Найбільш важливі генетичні наслідки інбридингу:

- 1) підвищення з кожним поколінням гомозиготності нащадків;*
- 2) розпад популяції на ряд генотипово відмінних ліній;*
- 3) ослаблення і навіть виродження нащадків (інбредна депресія, обумовлена гомозиготизацією рецесивних алелів).*

Генетичні наслідки аутбридингу (схрещування неспоріднених за походженням особин) прямо протилежні інбридингу. До основних наслідків аутбридингу, які дуже важливі для селекції, слід віднести:

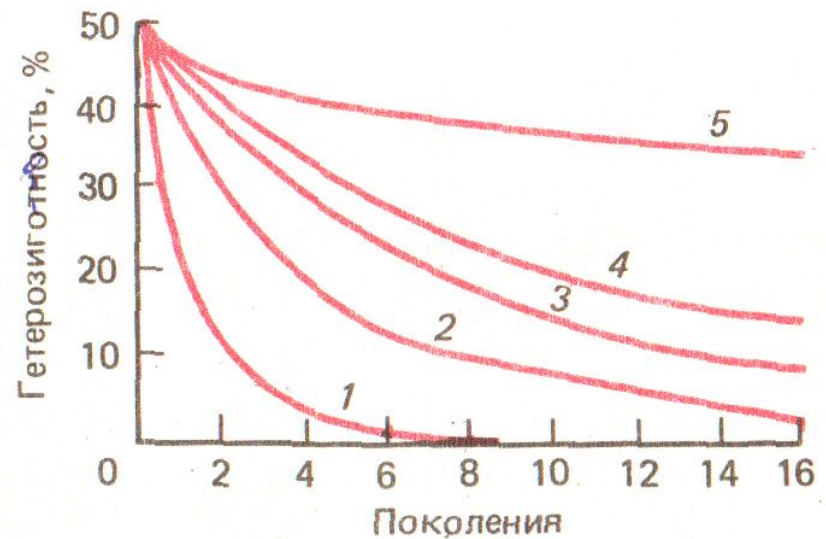
- 1) збільшення ступеня гетерозиготності особин;*
- 2) поєднання в одному генотипі окремих спадкових задатків різних батьківських форм;*
- 3) виникнення за певних умов аутбридингу явища гетерозису, за якого гібриди F_1 мають певну перевагу перед обома батьківськими формами.*

Найчастіше поняття «аутбридинг» відноситься до схрещування особин із різних популяцій. Значний інтерес для селекції являє собою віддалена гібридизація, тобто схрещування представників різних видів.



Изменения частот генотипов при инбридинге в популяции, основанной гетерозиготной формой Aa (по М. Е. Лобашеву, 1967).

I_1, I_2 и т. д. — поколения инбридинга



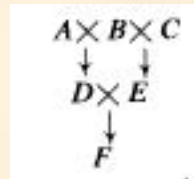
Снижение гетерозиготности в популяции в зависимости от степени инбридинга:

1 — самооплодотворение, 2 — братья × сестры, 3 — полубратья × полусестры, 4 — двоюродные братья и сестры с двумя общими предками и 5 — с одним общим предком

Для характеристики **ступеня інбридингу** слугує коефіцієнт інбридингу (F). Величина F дозволяє визначити ймовірність того, що два алелі будь-які гену даної особини ідентичні по походженню, тобто були отримані від загального предка.

$$F = \left(\frac{1}{2} \right)^n$$

де n - число особин у лінії родоvodu, що йде від інбредного нащадка до загального предка й назад. Наприклад, у родоvodі



тварина F має коефіцієнт інбридингу $(1/2)^3$, оскільки лінії до загального предка — B — три особини: E , B і D . Якщо загальний предок (наприклад A) сам інбредний, то на його коефіцієнт інбридингу роблять виправлення:

$$F = \left(\frac{1}{2} \right)^n \times (1 + F_A)$$

де F_A — коефіцієнт інбридингу загального предка A .

Отже, інбридинг розкладає популяцію на безліч індивідуальних, відмінних друг від друга ліній, гомозиготних по більшості генів.

Типи добору

Добір, що цілеспрямовано проводиться людиною, називається штучним. Його значення в еволюції сільськогосподарських рослин і тварин справедливо оцінив Ч. Дарвін. Саме успіхи селекціонерів, які широко застосовують штучний добір, привели Ч. Дарвіна до ідеї природного добору як рушія еволюції.

Природний добір здійснюється в умовах випадкових схрещувань, в той час як штучний провадять після чітко спрямованої гібридизації невеликої кількості особин. Обмеженістю вибірки (популяції), з якою працює селекціонер, штучний добір також істотно відрізняється від природного.

В селекції застосовують два основних типи добору: масовий та індивідуальний

Масовий добір провадиться на підставі лише фенотипових ознак, без оцінки особливостей генотипу. Оскільки однаковий фенотип може визначатися різними генотипами, то ефективність такого добору досить низька, особливо відносно кількісних ознак, на які дуже впливають умови зовнішнього середовища.

Індивідуальний добір ґрунтується на оцінці генотипу рослини або тварини, що використовується у селекційному процесі. За індивідуального добору популяцію поділяють на лінії або сім'ї і проводять добір окремо в кожній з них, або здійснюють його серед нащадків, отриманих самозапиленням окремих рослин (інбридинг). У тварин інбридинг (інцухт) досягається близькосторідним схрещуванням.

Критеріями індивідуального добору, крім даних про фенотип, слугують результати детального аналізу генотипу батьків, для чого використовують всі доступні шляхи і методи оцінки вихідного матеріалу: дослідження родоходів, близьких і далеких нащадків, вивчення інформації про сорти та їх попередники, проведення аналізуючих схрещувань, цитологічних та біохімічних досліджень тощо.

Гетерозис у селекції

Крім високопродуктивних сортів та порід, до засобів виробництва слід віднести застосування в рослинництві і тваринництві гетерозисних форм.

Хоч явище гетерозису було описане ще І. Г. Кельрейтером, одним із попередників Г. Менделя, його механізм до кінця не з'ясовано й досі. Якщо інбредну депресію пов'язують з гомозиготизацією, то протилежне явище — гетерозис — пояснюють підвищенням гетерозиготності. Чим значніші генетичні відмінності у батьків, тим сильніше проявляється гетерозис у гібридів.

Гетерозис може торкатися далеко не всіх ознак рослини або тварини, тому можна вести селекцію на гетерозисний прояв певних ознак. А. Густафсон виділив декілька типів гетерозису у рослин, а саме:

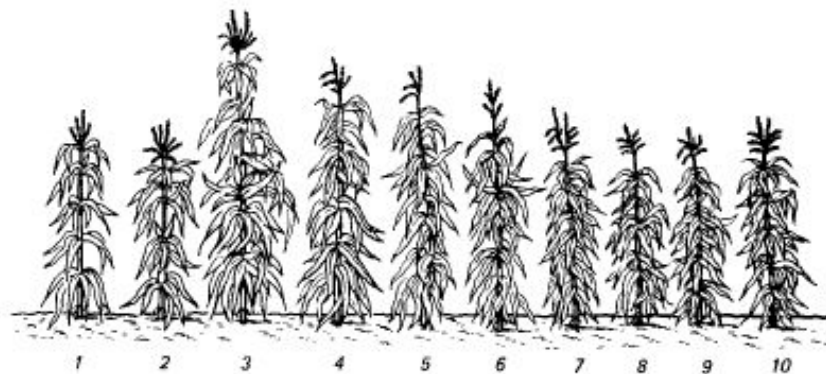
- 1) **репродуктивний гетерозис**, який проявляється підвищеною плодючістю, збільшенням врожайності сільськогосподарських культур;
- 2) **соматичний гетерозис**, який супроводжується підсиленням розвитком і ростом, збільшенням вегетативної маси рослин;
- 3) **пристосувальний** або **адаптивний гетерозис**, який виражається підвищенням загальної життєздатності і стійкості до несприятливих умов.

Виділення цього типу гетерозису пов'язане з тим, що могутніший розвиток у гібридів яких-небудь окремих ознак ще не означає підвищення адаптивної цінності організму. Особливо наочно це показано для культурних рослин, у яких розвиток хазяйновито кошовних ознак звичайно не збігається з біологічною користю. Крупноколосі й крупнозерністі сорти злаків звичайно менш морозостійкі й менш засухостійкі, збільшення довжини стебла веде до полягання рослин і т.п.

Максимальний вияв гетерозису спостерігається в F_1 ; в наступних поколіннях ефект гетерозису зменшується і приблизно в F_8 зникає зовсім. Вияви гетерозису залежать від напрямку гібридизації і можуть спостерігатися лише за одного із реципрокних схрещувань. Гібридизація одних ліній може дати кращі результати, ніж гібридизація інших.

Саме тому дуже важливо оцінити наявний вихідний матеріал на комбінаційну здатність та спроможність утворювати гетерозисне насіння за гібридизації. Прогностичним показником властивостей гібридів F_1 слугує загальна і специфічна комбінаційна здатність батьківських форм, яку визначають за такою схемою.

Спершу самозапиленням або близько спорідненим схрещуванням створюють серію інбредованих (або інбредних) ліній з високим ступенем гомозиготності. У рослин цього досягають, як правило, після 6—8 поколінь самозапилення. Потім ці лінії схрещують одну з одною в усіх можливих варіантах, щоб виявити їх комбінаційну здатність. Остання дуже часто буває неоднаковою за різних варіантів схрещувань. Для отримання гібридного насіння використовують кращі за комбінаційними властивостями батьківські форми. Саме так отримують гетерозисне насіння у кукурудзи, але оскільки інбредні лінії мають низьку плодючість, то насіння для масового висіву цієї культури отримують за допомогою міжлінійної та подвійної міжлінійної гібридизації. З цієї ж причини запропоновано використовувати за материнську форму



Проявление гетерозиса в различных поколениях гибридной кукурузы (из Г. В. Гуляева, 1977):
1, 2 — исходные родительские формы, 3 — гибриды F_1 , 4—10 — гибриды последующих поколений

Численні теорії гетерозису можна звести до декількох основних груп

Теорія домінування пояснює гетерозис накопиченням у гібриду сприятливих домінантних алелів у якомога більшій кількості локусів.

Теорія наддомінування наголошує на тому, що гетерозиготний стан генного локусу має перевагу ($AA < Aa > aa$) іноді навіть тоді, коли рецесивний алель a у гомозиготі є летальним. Причиною цієї переваги вважають можливість прояву у гетерозигот міжалельної комплементарії, утворення гібридних білків-мультимерів для великої кількості ізозимів і т. п. (**теорія біохімічного збагачення**).

Про значення взаємодії алелів у вияві гетерозису свідчать приклади так званого **моногонного гетерозису**, який обумовлюється гетерозиготністю лише по одній мутації. Так, С. Даскалов отримав гібридну могутність у томатів, які відрізнялися від батьківських форм гетерозиготністю по єдиній (летальній у гомозиготі) хлорофільній мутації *xantha*.

Поєднати всі ці теорії в межах однієї загальної спробував В. О. Струнников, який запропонував **теорію компенсаційних комплексів генів**. Автор вважає, що такий (компенсаційний) генний комплекс виникає у особин популяції у відповідь на мутацію, що зменшує життєздатність, і практично компенсує негативний вплив цієї мутації. За схрещування двох інбредних ліній, кожна з яких містить свій компенсаційний комплекс, гібрид отримує два набори генів, нівелюючих негативні ефекти гомозиготності. Наслідком сумісної дії генів двох компенсаційних комплексів є підвищення життєздатності та інших властивостей гібридних форм, що проявляється в явищі гетерозису.

В. М. Тоцьким експериментально обґрунтована наявність у особин популяції нестійких **адаптаційних комплексів генів (АКГ)**, які виникають під тиском шкідливих екологічних чинників шляхом добору у поколіннях найкраще коадаптованих алелів генів. Автор вважає, що утворення АКГ у особин популяції вкрай важливе для виникнення гетерозису, а також для процесів філогенетичної адаптації і еволюції.