

Міністерство освіти і науки України
Центральноукраїнський національний технічний університет
Кафедра загального землеробства

Спеціальна генетика

Методичні вказівки до проведення
практичних робіт відповідно до вимог кредитно –
трансферної системи навчання для студентів
спеціальності 201 – Агрономія

Кропивницький 2017

Міністерство освіти і науки України
Центральноукраїнський національний технічний університет
Кафедра загального землеробства

Спеціальна генетика

Методичні вказівки до проведення
практичних робіт відповідно до вимог кредитно –
трансферної системи навчання для студентів
спеціальності 201 – Агрономія

Затверджено на засіданні кафедри
загального землеробства
протокол № 4 від 27.11.2017 р.

Спеціальна генетика.

Методичні вказівки до проведення практичних робіт згідно до вимог кредитно-трансферної системи навчання для студентів напряму підготовки 201 – Агрономія // В.В. Плетень – Кропивницький: ЦНТУ, 2017, -60 с.

Укладач: Плетень В.В., асистент

Методичні вказівки призначені для студентів спеціальності 201 - Агрономія усіх форм навчання. Матеріал спрямований для надання методичної і практичної допомоги при вивченні дисципліни та підготовки до заліку. Наведено конспект теоретичних матеріалів, порядок виконання практичних занять, зміст звіту та контрольні питання до теми.

Методичні вказівки передбачають складання студентами двох рубіжних контролів знань відповідно до розробленої програми навчальної дисципліни за вимогами кредитно-трансферної системи навчання.

Рецензенти:

Іщенко Віталій Анатолійович, старший викладач кафедри загального землеробства Центральноукраїнського національного технічного університету, кандидат сільськогосподарських наук.

Методична комісія: Сало Л.В., кандидат сільськогосподарських наук, доцент

Кулик Г.А., кандидат сільськогосподарських наук, доцент

Трикіна Н.М., викладач

© ЦНТУ, 2017

©Плетень В.В., 2017

Зміст

Вступ.....	
Практична робота №1. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак пшениці	
Практична робота №2. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак ячменю	
Практична робота №3. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак кукурудзи.....	
Практична робота №4. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак гороха	
Практична робота №5. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак соняшника	
Практична робота №6. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак цукрових буряків	
Література	

Вступ

Генетика – наука про спадковість і мінливість органічних форм життя. Її розділ – спеціальна генетика розглядається в циклі рослинницьких наук, як фундаментальна основа для ведення селекції в рослинництві, узгодження їх, імунно-резистентних властивостей, процесу видоутворення і макроеволюції, є теоретичною основою генетично-інженерних розробок у галузі рослинництва.

Спеціальна генетика розглядає такі питання, як:

- генетичні основи еволюції та імунітету рослин;
- генетичні принципи резистентності до хвороб та паразитів;
- параметри селекції польових культур за основними господарсько-корисними ознаками,
- генетичні основи імунітету,
- генетичні основи феногенетики

Мета дисципліни – вивчення студентами генетичних особливостей та механізмів контролю ознак основних польових культур для подальшого використання набутих знань при складанні селекційних схем для отримання нових сортів та гібридів сільськогосподарських культур з необхідними господарсько-корисними властивостями.

Завдання дисципліни – навчити студентів шляхом аналізу фенотипу польових культур визначати їх генотип та прояв алелі тієї чи іншої ознаки, з метою застосування генетичних механізмів контролю ознак при створенні нових сортів та гібридів.

У результаті вивчення дисципліни студент повинен:

знати :

- основні методи генетичного аналізу для вивчення закономірностей успадкування ознак мінливості найбільш поширених польових культур;
- особливості проведення гібридологічного аналізу в залежності від способу запилення польових культур;
- специфіку мутагенезу, поліплоїдії, інбридингу та гетерозису у різних видів польових культур;

- систематику, каріологію, основні генетичні механізми контролю селекційно цінних ознак польових культур.;

вміти:

- визначати каріотиби рослин польових культур;

- встановлювати генетичні механізми контролю ознак за результатами гібридологічного аналізу;

- вміло використовувати набуті знання зі спеціальної генетики сільськогосподарських культур при складанні селекційних програм та їх реалізації.

Практична робота №1

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак пшениці

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму пшениць. Охарактеризувати ступінь генетичної обумовленості основних селекційних ознак.

Вихідні данні: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Теоретичні відомості

Колекція пшениць у світі налічує більш ніж 60 тис. зразків. Для генетичного аналізу і встановлення хромосомної локалізації генів створена повна серія моно- ($2n-1$), нуллі- ($2n-2$), три- ($2n+1$), тетрасоміків ($2n+2$). Основний метод — моносомний аналіз, при використанні якого були відкриті і локалізовані у хромосомах основні гени, якими контролюються господарсько-цінні та маркерні ознаки.

Всього відомо близько 280 генів м'якої пшениці (*T. aestivum* L.) які розміщуються у хромосомах усіх трьох геномів ABD — 1A, 2A, 3A, 4A, 5A, 6A, 7A; 1B, 2B, 3B, 4B, 5B, 6B, 7B; 1D, 2D, 3D, 4D, 5D, 6D, 7D (Додаток 1.).

Гени морфологічних ознак

Ознаки різновидностей

Забарвлення зерна. За цим показником розрізняють рослини з білим, червоним, зеленим, блакитним та фіолетовим кольором зернівки. Різниця між червонозерними і білозерними формами обумовлена наявністю одного, двох або трьох генів: R1, R2, R3. Домінантною ознакою вважається червонозерність, а гени, які відповідають за це локалізовані у хромосомах 3A, 3B, 3D. Сорти пшениці в Україні в більшості випадків мають червоне забарвлення зерна різної інтенсивності.

Забарвлення колоскових лусок. У пшениці колоскові луски можуть мати біле, жовте, червоне, коричневе та чорне забарвлення. Домінантною ознакою є чорний колір колоскових лусок, тоді як рецесивною - білий. Більшість червоно- та білоколосих сортів відрізняються лише за одним геном, тоді як інші- за

двома (гени Rg1 і Rg2). Завдяки тому, що у рослин пшениці озимої у довгому плечі хромосоми 1В знаходяться гени, які пригнічують чорне забарвлення, у більшості сортів озимої та ярої пшениці в Україні забарвлення колосу біле.

Забарвлення остюків — біле, червоне, чорне. Розходження сортів пшениці за цією ознакою контролюються одним або двома генами.

Наявність-відсутність ості. Домінантною ознакою є безостість. Гексаплоїні сорти пшениць можуть бути як остистими так і безостими; для тетраплоїдів здебільшого властива остиста форма колоса тоді як для диплоїдів - лише остиста. Гени V1, V2 та V3 пригнічують явище остистості, тоді як серії генів A – навпаки її посилюють.

Інші морфологічні ознаки

Забарвлення колеоптиле. Може бути рожевим, фіолетовим, або навіть безбарвним. Контроль цієї ознаки відбувається завдяки генам: Rc1, Rc2, Rc3, які містяться у коротких плечах хромосом 7A, 7B, 7D. Домінантною ознакою вважається фіолетове забарвлення, тоді як зелене забарвлення – рецесивною.

У рослин з рожевим забарвленням колеоптиле відмічається краща стійкість до корневих гнилей.

Наявність воскового нальоту на стеблі, листках і колосі — домінантна ознака, яка контролюється сукупною дією не менше ніж двох генів серед W1, W2a, b, які локалізовані в 2B і 2D хромосомах, а також за участі генів-модифікаторів. У рослин, які мають восковий наліт на стеблі, листках та колосі відмічається вища посухостійкість.

Висота рослини . Відомо про 10 генів, домінантні та рецесивні алелі яких мають безпосередній вплив на прояв короткостеблевості у пшениці. У селекції з метою створення короткостеблових форм найчастіше використовуються рецесивні алелі rht1, rht2, які відповідно знаходяться у 4A та 4D хромосомах.

Гени фізіологічних ознак

Тривалість вегетаційного періоду (ТВП) визначається за їх реакцією на світло та кількість світлової енергії, необхідної для переходу з вегетативної

фази у генеративну. Потреба рослин у світлі зростає за подовження періоду куцнення, та загальної тривалості вегетації.

Виявлено полігенний доміантний характер успадкування ранньостиглості. У хромосомах 3A, 4B, 4D і 6B містяться локуси, які в основному впливають на ранньостиглість.

Відома загальна біологічна закономірність: зі збільшенням ТВП за сприятливих умов потенційна продуктивність генотипів підвищується. Зразки озимої пшениці вивчають за тривалістю і співвідношенням трьох міжфазних періодів (МФП): 1 — весняне відновлення вегетації — вихід у трубку (ВВ-ВТ); 2 — Вихід у трубку — виколошування (ВТ-ВК) і 3 — виколошування — повна стиглість (ВК-ПС). Генотипи з подовженим періодом ВК-ПС мають певні переваги за потенціалом урожайності.

Тип розвитку. Є відомості про 5 генів, доміантні алелі яких контролюють ярий тип розвитку: V_{rn1} (5A), V_{rn2} (2B), V_{rn3} (5D), V_{rn4} (5B), V_{rn5} (7B). При цьому Ген V_{rn1} забезпечує більш скоростиглий тип розвитку, а V_{rn2} — більш пізньостиглий. Ген V_{rn1} повністю епістатичний по відношенню до інших генів V_{rn} , тому при наявності V_{rn1} рослина не реагує на яровизацію, незалежно від того, в якому стані (доміантному або рецесивному) знаходяться інші гені V_{rn} .

По усіх генах V_{rn} озима пшениця має тільки рецесивні алелі $vrn1...vrn5$. Серед озимих сортів існують генетичні відмінності в тривалості періоду яровизації (ТПЯ). Менша ТПЯ (30 днів) домінує над більшою (60 днів) і контролюється трьома генами V_{rd} (vernalization require duration) — V_{rd1} , V_{rd2} , V_{rd3} .

Фотоперіодична чутливість (ФПЧ) контролюється трьома генами локусів $Rpd1$, $Rpd2$, $Rpd3$, доміантні алелі яких визначають нейтральну або слабку фотоперіодичну чутливість, а рецесивні алелі цих локусів кодують сильну ФПЧ, властиву сортам довгого дня.

Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС) у пшениці. В усіх відомих випадках ЦЧС у пшениці має однотипне походження, будучи аллоплазматичним ефектом переміщення ядра пшениці в цитоплазму інших

видів і родів. Основна проблема гібридної пшениці — недостатнє відновлення фертильності генами Rf і ця проблема дотепер не вирішена.

Гени біохімічних ознак

Гени біохімічних ознак. Гліадин і високомолекулярний глютенін — основні запасні білки ендосперму зернівки пшениці. Вони відіграють важливу роль у визначенні молекулярної структури і властивостей клейковини. Встановлено, що гліадинові білки успадковуються як прості якісні ознаки. Гени гліадину локалізовані в коротких і α -плечах хромосом 1-ої і 6-ої гомологічних груп і відповідно позначені Gli1A, Gli1B, Gli1D, Gli6A, Gli6B, Gli6D.

Глютенін — високомолекулярний гетерогенний білок, у складі якого близько 20 субодиниць. Гени, що відповідають за синтез низькомолекулярних субодиниць, локалізовані в коротких плечах хромосом першої гомеологічної групи, а гени, що кодують високомолекулярні субодиниці — у довгих плечах цих хромосом. Гени глютеніну позначаються як Glu1A, Glu1B, Glu1D.

Вміст лізину та інших амінокислот у зерні носить полімерний характер успадкування і в першу чергу залежить від ґрунтово-кліматичних умов вирощування.

Гени стійкості до хвороб і шкідників

Гени стійкості до бурої, стеблової, жовтої іржі та борошнистої роси — інтрогресивного походження, і були прищеплені від пирію, жита, егілопсу та інших злакових рослин.

Існує декілька шляхів використання генів стійкості, на яких базуються програми селекції на імунітет:

- створення конвергентних сортів, які містять кілька олігогенів стійкості в одній рослині;
- створення багатолінійних сортів-популяцій;
- створення сортів на основі горизонтальної (неспецифічної) стійкості;
- створення трангенних сортів.

Символи генів стійкості відображають їх англійські назви: Lr (leaf rust) — бура іржа, Sr (stem rust) — стеблева, Yr (yellow rust) — жовта іржа, Pm (powdery mildew) — борошниста роса.

Бура іржа (*Puccinia recondita*) (Pr) — стійкість до неї проявляється за законом "ген-на-ген", тому ефективність одного і того ж гена залежить від складу популяції паразита. Всього ідентифіковано більше 40 генів стійкості Lr і відповідних зразків-донорів окремих генів стійкості. Вид *P. recondita* f. sp. *tritici* складається більше ніж з 200 фізіологічних рас.

Стійкість до збудника Pr залежить від генотипу рослини-господаря і патогену. Стійкий сорт стає сприйнятливим як тільки у популяції паразита підвищується частота гена вірулентності, комплементарного до гена стійкості сорту. Донорами стійкості до Pr є види *T. boeoticum*, *T. timopheevii*, *T. durum*, *T. monoccum*, *T. turgidum*, *Ae. squarrosa*, *Ae. speltoides*.

Борошниста роса (*Erysiphe graminis*) Eg. У м'якої пшениці ідентифіковано 16 генів стійкості до Eg, із них 8 отримано від інших видів і родів: Pm2 і Pm6 від *T. timopheevii*, Pm4a і Mld — від *T. durum*, Pm4b — від *T. persicum*, Pm5 — від *T. dicocum*, Pm7 і Pm8 — від *S. cereale*.

Злакова попелиця — стійкість контролюється 5 домінантними і одним рецесивним генами (Gb).

Зернова цистоутворююча нематода — стійкість контролюється одним домінантним геном Cre (2B).

Стійкість до комах обумовлена певними морфологічними ознаками пшениці. Щільне прилягання колоскової луски до зернівки заважає заселенню колоса трипсом. Коефіцієнт розмноження хлібного клопика залежить від щільності прилягання піхви листка до стебла. Ступінь твердості колоскової луски впливає на стійкість пшениці до шкідливої черепашки.

Стійкість пшениці до хлібного трача пов'язаний з виповненістю стебла. Стійкість до заселення пшениці листоїдом п'явицею (*Oulema melanopus*) пов'язана з наявністю та щільністю опушення листків, яке є механічною перепорою для відкладання яєць самкою комахи, а також для пересування і харчування личинок.

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики пшениці.

Контрольні запитання та завдання

1. Яка кількість генів пшениці відома і де вони локалізуються?
2. Перелічити основні морфологічні ознаки пшениці та їх значення у селекційному процесі.
3. Основні фізіологічні ознаки пшениці
4. Основні біохімічні ознаки пшениці.
5. Основні шляхи використання генів стійкості, на яких базуються програми селекції на імунітет

Практична робота №2

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак ячменю

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму ячменю. Охарактеризувати ступінь генетичної обумовленості основних селекційних ознак та особливості селекції за ними.

Вихідні данні: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Інформаційний матеріал

Культурні ячмені разом з дикорослими формами утворюють поліморфний рід *Hordeum* родини Graminea. Представники цього роду поширені на усіх континентах, серед них — однорічні, багаторічні, диплоїдні (*H. vulgare* $2n=14$), тетраплоїдні ($2n=28$), гексаплоїдні ($2n=42$) види.

У рослинах ячменю науковцями ідентифіковано біля 700 генів, основні з них, які контролюють найбільш корисні ознаки наведено у Додатку. 2.

Гени морфологічних ознак

Число рядів зерен у колосі (двурядність — шестирядність) Ознаку контролюють гени V (фактор редукції) та I (фактор фертильності бічних колосків). Відповідно нормальний шестирядний ячмінь має генотип vvII. Рослини з генотипом vvii мають менші за розміром бічні зерна. Двурядний ячмінь формується за генотипів Vvii (з частковою фертильністю бічних квіток); VVII (з повністю фертильними бічними квітками).

Окрім генів V і I, на число рядів зерен в колосі ячменю впливає дві групи генів, мутантів. Це рецесивні гени шестирядності — v_2 v_3 , v_4 , v_5 , кожен з яких у гомозиготному стані пригнічує (епістаз) прояв гену V і дає фенотип, близький до шестирядного ячменю з бічними колосками, які сидять на подовжених квітконіжках.

Ламкість колосового стрижня: Дана ознака контролюється двома комплементарними тісно зчепленими генами Vt1 і Vt2. Ламка колосова вісь домінує над пружною завдяки дії гена Wr.

Зазубреність остюків. Рослини з зазубреними остюками домінують над гладкими, завдяки комплементарній дії генів (R1 — R4).

Ознаки зерна. Ноормальна/видовжена зерніка (Lgr/lgr), плівчастість/голозерність (N/n), блакитне забарвлення алейрону (комплементарна дія генів).

Кількість пагонів. На даний показник у ячменю окрім полігенів впливають три рецесивні гени, які різко знижують здатність рослин до кущення. Це гени **Int**, у гомозигот якого є тільки 2-3 темно-зелених пагони та гени одностебловості *us*, *us2*, що дають високорослі рослини з одним товстим стеблом.

Габітус рослин. На габітус значний вплив має ген безлігульності *li*. Відсутність лігули, вушок, відгину листкової пластинки призводить до появи рослин з притиснутими до стебла листками.

Восковий наліт. Редукцію або відсутність воскового нальоту у ячменю часто виявляють після дії мутагенів. Гени **cer** контролюють синтез і виділення епідермального воску.

Гени фізіологічних ознак

Ярість — озимість. У ячменя виявлено три гени, які визначають ярий тип розвитку - рецесивний (*sh*) та два домінантних (*Sh2* і *Sh3*). Рослини, з генами *Sh2* або *Sh3* у гомо-, або гетерозиготному стані забезпечують ярий тип розвитку. Озимий тип розвитку проявляється лише у рослин, де ген *Sh* перебуває у гомо- і гетерозиготному стані і гомозигот за генами *sh2* і *sh3*.

Скоростиглість . Відомо про моногібридне розщеплення у ячменя з домінуванням раннього (*Ea*, *Ea2*, *Ea5*) або пізнього (*ea4*, *ea7*, *eak*) колосіння.

Генна і цитоплазматична чоловіча стерильність. Рецесивні гени *msg*, спричиняють чоловічу стерильність і не впливають на фертильність по жіночій лінії.

Гени біохімічних ознак

Вміст білка в ендоспермі. Синтез білків ендосперму контролюється у ячменя рядом генів. Найбільшої уваги заслуговують гени, що контролюють високий вміст лізину, який обумовлений зміною співвідношення трьох білкових фракцій ендосперму: гордеїнів (проламінів, справжніх запасних білків), глютенінів (структурних білків), глобулінів (солерозчинних білків) і альбумінів (водорозчинних білків) і збільшенням вмісту вільного лізину).

Активність ферментів. У ячменя ідентифіковано 28 генів, які кодують різні ферменти та ізоферменти. Дія домінантних алелей генів Lt1a і Lt2 призводить до збільшення у 10 разів вмісту амінокислоти треоніну у насінні.

Гени стійкості до хвороб і шкідників

Расоспецифічна стійкість ячменю, виявлена за допомогою теорії «ген проти гена», вона знайшла своє підтвердження при вивченні стійкості ячменю до фітопатогенних грибів: іржі — *Puccinia graminis tritici* (гени T... T2), *P. hordei* (Rph — 1...5 або Pal...9), гельмінтоспоріозу — *Helminthosporium gramineum* (Hg, Hg2, Hg3), *H. sativum* (hi, M2..11), *Rynchosporium secalis* (fill RH2...5) та ін.

У вивченні стійкості ячменю до фітопатогенних грибів велика увага приділяється так званій тривалій або частковій стійкості, не пов'язаній з реакцією надчутливості, яка визначається головними генами. Цей вид стійкості дозволяє уникнути епіфітотій внаслідок появи вірулентних рас патогену.

У ячменю визначені гени стійкості до вірусів жовтої карликовості — ВЖКЯ (yd, Ydr), смугастої мозаїки (sm sm2), жовтої мозаїки (Rym1 Rym2), а також до шкідників — кореневої нематоди (Hal Ha2) і злакової тлі (Grb Grb2, Grb3).

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики ячменю.

Контрольні запитання та завдання

1. Назвати домінантні та рецесивні морфологічні ознаки ячменю .
2. Назвіть домінантні та рецесивні фізіологічні ознаки ячменю
3. Основні біохімічні ознаки ячменю.

Практична робота №3

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак кукурудзи

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму у кукурудзи. Охарактеризувати ступінь генетичної обумовленості основних селекційних ознак, особливості селекції за ними.

Вихідні данні: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Інформаційний матеріал

Кукурудза (*Zea mays* L.) відноситься до класу однодольних (Monocotyledoneae), родині Gramineae, роду *Zea*. Поряд з основним диплоїдним набором хромосом ($2n=20$) у каріотипі кукурудзи мають місце додаткові В-хромосоми, кількість яких може варіювати до 20 і більше.

Відмінності в консистенції ендосперму зернівки були покладені в основу внутрішньовидової класифікації кукурудзи, а нижченазвані групи зведені в ранг підвидів: *everta* - розлусна; *indurata* - кремениста; *amylacea* – крохмалиста; *indentata* - зубовидна.

Додатково як підвиди виділяють форми: *saccharata* - цукрова; *ceratina*-соскоподібна; *tunicate* - плівчаста. Їх можна розглядати і як мутанти кременистої, крохмалистої і зубовидної кукурудзи, оскільки зміни в структурі ендосперма і довжина колоскових лусок контролюються одним геном: *su1* — цукрова, *wx1* — воскоподібна, *Tu1* — плівчаста. Вся різноманітність кукурудзи, зібрана в колекції ВІР, згрупована в 83 різновидностей.

Зараз у кукурудзи описано близько 600 генів. Групи зчеплення визначені для більш ніж 400 генів, а локалізація встановлена для 273. У табл. 3. наведено список генів найбільш корисних для селекції кукурудзи ознак.

Гени морфологічних ознак

Антоціанове забарвлення Дана ознака контролюється дев'ятьма неалельними генами. Дія домінантних алелей R1-локуса залежить від дози гена.

Морфологія листка. Виявлено більше 50 генів, які контролюють форму і структурні складові вегетативних органів кукурудзи. Ідентифіковані гени, які контролюють утворення вузького, зморшкуватого, гофрованого листя; опушеність піхви листка, розірваний і розсічений листок. Безлігульність (два рецесивних і один доміантний гени) поєднується з вертикальним розташуванням листків, що сприяє кращому освітленню нижніх листків у загущених посівах і інтенсивнішому фотосинтезу.

Гени *nl1*, *Cg*, *Tr1*, *Tr2* контролюють утворення вузьких листків, ген *sl1* — зморшкуватих і гофрованих листків, ген *Kn1* обумовлює утворення наростів на піхві листка і нижній стороні основи листкової пластинки.

Ген *Hs1* обумовлює опушеність листової піхви. Вивчена генетика наступних ознак: розірваний і розсічений листок (гени *Rg1*, *rgd1*, *sl1*), зрослі і скручені листки (гени *ad1* і *Ce1*). Формування у рослин кукурудзи листків без лігули контролюють три незалежні гени: два рецесивних *lg1*, *lg2* і один доміантний *Lg3*. Безлігульність в свою чергу обумовлює вертикальне листорозміщення, що сприяє кращому освітленню нижніх листків у загущених посівах й інтенсивнішому фотосинтезу.

Відома велика група рецесивних генів *gl*, які контролюють відсутність воскового нальоту на листках сходів (листок має глянцеvu блискучу поверхню).

Структура стебла. Найбільш значні зміни структури стебла мають мутанти за генами *dwarf*. Відомо 5 генів карликовості, з яких один *D8* — доміантний. Рослини-мутанти за генами *d1*, *d2*, *d3*, *d5*, *D8* відрізняються від нормальних рослин сильно вкороченими міжвузлями, широким, коротким, жорстким і зморшкуватим листям.

Мутанти, контрольовані генами з локусів *br*, *ct*, *rd*, *td*, *mi*, *na* — напівкарлики, які мають незначні морфологічні зміни, що полягають в укороченні міжвузль і нормальному розвитку листків, волотей і качанів.

Структура кореня. Відомий лише один ген *rt1*, який контролює структурні особливості кореня. У рослин, гомозиготних за геном *rt1*, відсутні вторинні корені, внаслідок чого формуються слабкі рослини, які у польових умовах часто гинуть.

Гени фізіологічних ознак

У кукурудзи відомо 10 гаметофітних генів, локалізованих у шести групах зчеплення, які контролюють взаємодію пилку та стовпчика маточки, швидкість росту пилкових трубок та впливають на селективність запліднення. Селективність запліднення зумовлено геном *Su1-su1*, та фактором, розміщеним у цій же четвертій хромосомі і тісно зчепленим із геном *Su1*. Фактор проявляє себе в гаплоїдному гаметофіті і названий гаметофітним — *Ga1*. Селективне (вибіркове) запліднення відбувається тільки за умов потрапляння пилку з алелями *Ga1-ga1* одночасно на стовпчики, гомозиготні за домінантному алелю *Ga1* або гетерозиготні, причому перевагу має *Ga1*-пилкок. Коли обпилена форма гомозиготна по рецесивному алелю *ga1*, то *ga1*-пилкок здатний успішно конкурувати з *Ga1*-пилком і запліднити яйцеклітини. За відсутності конкуренції, коли в запиленні бере участь тільки *ga1*-пилкок, відбувається зав'язування незалежно від генотипу по *Ga1*-фактору жіночої батьківської форми.

Для того щоб не допустити засмічення пилком зубовидної кукурудзи, яка є носієм алелі *ga*, необхідно включити у генотипи алелі *Ga1* і *Ga-S*. Гаметофітний ген *Ga-S* можна також використовувати для створення генетичного бар'єру між диплоїдною і тетраплоїдною кукурудзою, що дозволяє вирощувати їх без просторової ізоляції.

Генна і цитоплазматична чоловіча стерильність (ГЧС і ЦЧС). Відомо 17 генів, позначених *ms*, які детермінують чоловічу стерильність. Усі гени, за виключенням *Ms21*, рецесивні. Чоловіча стерильність обумовлена взаємодією особливого типу стерильної цитоплазми (*S*) і рецесивних алелей ядерних генів *rf*. Насьогодні вивчено 4 типи ЦЧС: техаський — *T*, молдавський — *M*, парагвайський — *C*, болівійський — *B*.

Домінантні алелі *Rf* ядерних генів відновлюють фертильність пилку навіть у стерильній цитоплазмі, при цьому комплементарні гени *Rf1* і *Rf2* є відновлювачами ЦЧС-*T*, ген *Rf3* - ЦЧС-*M*, *Rf4*, *Rf5* і *Rf6* — ЦЧС-*C*, ген *Rfvar* — ЦЧС-*B*.

З метою отримання гетерозисних гібридів першого покоління (F_1) заздалегідь повинні бути створені самозапилені лінії з наступними генотипами:

- фертильна самозапилена лінія — закріплювач стерильності — $Nrfrf$;
- стерильна самозапилена лінія зі стерильним пилком — $Srfrf$, що має однакові ядерні гени із закріплювачем стерильності, та стерильну цитоплазму. При запиленні рослин стерильної лінії фертильним пилком ознака стерильності передається гібридам F_1 і подальшим поколінням. Якщо такі зворотні схрещування продовжуються, то відбувається поступове заміщення генів ядра стерильної лінії генами фертильної лінії і через 6—7 поколінь зворотних схрещувань створюється стерильний аналог батьківської фертильної лінії.
- Самозапилена лінія — відновлювач фертильності - $NRfRf$ або $SRfRf$.

Насінництво і підтримка на високому рівні стерильності пилку у чоловічостерильних ліній проводиться в наукових селекційних установах на просторово ізольованих ділянках гібридизації за схемою: материнська стерильна лінія $\text{♀}Srfrf \times$ лінія-закріплювач стерильності $\text{♂}Nrfrf = Srfrf$.

Розмножена таким чином стерильна лінія для отримання фертильного гетерозисного насіння схрещується з фертильною лінією-відновлювачем фертильності за схемою: $\text{♀}Srfrf \times \text{♂}RfRf = SRfrf$. У прояві стерильності і фертильності окрім основних генів беруть участь гени-модифікатори, домінантні алелі яких сприяють підвищенню фертильності.

Гени структури і біохімічного складу ендосперма.

Відомо більше 60 генів, які впливають на якісний і кількісний хімічний склад ендосперма, вміст у ньому вуглеводів та білків.

Вуглеводний склад. Цукрова кукурудза відома в культурі давно. На відміну від зубовидної, у цукрової кукурудзи, що несе рецесивний ген **su1**, ендосперм зморшкуватий, прозорий. Дія гена **su1** запобігає перетворенню частини цукру в крохмаль. У результаті в ендоспермі накопичуються водорозчинні поліцукри, з одночасним зменшенням вміст крохмалю. Мутанти по гену **sh2** мають сильно зморшкуватий ендосперм, у них блокована первинна

полімеризація цукрів, внаслідок чого кількість цукрів підвищується до 21—32%. Поєднання генів *su1* і *sh2* у одному генотипі підвищує вміст цукрів за одночасного накопичення водорозчинних полісахаридів. Таким чином, ген *sh2* контролює надцукристість.

Крохмаль ендосперма у зубовидної кукурудзи складається з амілопектину (72—75%) та амілази (25—28%). Описаний і вивчений мутант по гену **wx1** (воскоподібна кукурудза), у якого крохмаль складається повністю з амілопектину — полісахариду з розгалуженим ланцюгом. Зерна, що містять ген *wx1*, розрізняють по забарвленню амілопектинового крохмалю йодистим калієм в червонувато-коричневий колір.

Підвищений вміст амілази — полісахариду з простим нерозгалуженим ланцюгом контролює декілька генів. Ген **ae1** збільшує вміст амілази у крохмалі до 60%. Зернівка мутанта по гену *ae1* має слабо зморшкувату поверхню, що робить її тьмяною, неблискучою.

Склад білка кукурудзи. У зерні кукурудзи близько 20% білка припадає на зародок і 80% — на ендосперм. У зародку сконцентровано збалансований за амінокислотним складом білок, тоді як в ендоспермі міститься основна частина білка, що включає повністю глютелін і зеїн. Останній є вкрай незбалансованим білком, в якому майже повністю відсутні лізин і триптофан. Через високий вміст зеїну (до 35—60%), майже повністю позбавленого цих незамінних амінокислот, біологічна цінність білка кукурудзи дуже низька. Кількість білка контролює велике число адитивно діючих генів. Успадкування ознаки матрокліне: зернівки, зформовані на високобілковій рослині, подібно до материнської рослини мають високий вміст білка; зернівки, що розвинулися на низькобілковій рослині, містять білка так само мало, як і материнська рослина. Добір на високий вміст білка не приводить до поліпшення його якісного складу. Як правило, білок низькобілкової кукурудзи має вищу біологічну цінність в порівнянні з високобілковими лініями, оскільки якісний склад контролюється іншими генами.

Виявлено дію гена *opaque 2* (*o2*), який змінює якісний склад білка, підвищуючи вміст в ньому незамінних амінокислот — лізину (на 50—100%) і

триптофану (на 40—60%). Мутація o_2 викликає в ендоспермі значні перерозподіли фракцій білка: у два-три рази зменшується фракція зеїну і відповідно зростають такі фракції як глютелинова і, частково, альбумінова.

Подібну дію надає мутація $floury\ 2$ (fl_2), яка викликає підвищення вмісту у білку лізину і метіоніну. Ген fl_2 , на відміну від o_2 , є напівдомінантним, фенотип ендосперма визначає генотип жіночої рослини: $fl_2fl_2fl_2$ або $F_1fl_2fl_2$ — крохмалистий $F_1F_1fl_2$ або $F_1F_1F_1$ — рогоподібний.

Для поліпшення фізичних якостей високолізинової кукурудзи використовують ген su_2 , який при взаємодії з геном o_2 підвищує щільність зерна, а вміст лізину зберігається.

Гени стійкості до хвороб

Збудники хвороб кукурудзи пошкоджують не тільки вегетативні органи рослин, а також качани і зерно до збирання, під час збирання та після збирання.

Південна плямистість листя. Хворобу викликає гриб *N. carbonum*. Стійкість до раси 1 контролюють гени Hm_1 і Hm_2 . Характер взаємодії цих генів наступний: рослини типу $hm_1\ hm_1\ Hm_2\ Hm_2$ проявляють проміжну сприйнятливість на стадії сходів з підвищенням стійкості на більш пізніх стадія розвитку. Рослини, які гомозиготні за геном Hm_1 , повністю стійкі.

Північний гельмінтоспоріоз листя. Захворювання викликає гриб *N. turcicum*, стійкість до якого носить як полігенний, так і моно генний характер. Стійкість рослин контролюється домінантними генами Ht_1 або Ht_2 . Взаємодія двох генів Ht_1 і Ht_2 дає вищий рівень стійкості.

Південний гельмінтоспоріоз листя кукурудзи викликає гриб *N. maydis*. Описані дві раси гриба — Т і О. Стійкість до раси Т детермінують як цитоплазматичні, так і ядерні гени. Нормальна цитоплазма і цитоплазма з чоловічою стерильністю С-типу обумовлюють стійкість до патогену і його токсину.

Стійкість кукурудзи до раси О — неспецифічна і специфічна, контрольована рецесивним геном rh_1 . Раса О не виробляє специфічного токсину і уражує в основному листя.

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики кукурудзи.

Контрольні запитання та завдання

1. Назвати домінантні та рецесивні морфологічні ознаки кукурудзи .
2. Назвіть домінантні та рецесивні фізіологічні ознаки кукурудзи
3. Основні біохімічні ознаки кукурудзи.
4. Основні генетичні заходи контролю стійкості кукурудзи до основних хвороб?

Практична робота №4

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак гороху

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму.

Вихідні дані: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Інформаційний матеріал

Рід *Pisum* належить до родини бобових (Fabaceae). На основі схрещуваності видів та специфічності білкових фракцій у рослин розрізняють два види гороху — *P. fulvum* (горох червоно-жовтий) і *P. sativum* з підвидами (subsp.): *sativum* — посівний, *asiaticum* — азіатський, *transcaucasicum* — закавказький, *abyssinicum* — абісинський, *elatus* — високий і *syriacum* — сирійський

У культурі поширеним є *P. sativum*. Еволюція гороху проходила на диплоїдному рівні ($2n=14$). У гороху знайдені перебудови хромосом: транслокації, дуплікації та інверсії.

Всього у гороху ідентифіковано більш ніж 400 генів, які визначають його різні морфологічні, фізіологічні та біохімічні ознаки. У більш, ніж 200 генів встановлена їх локалізація на одній з 7 хромосом та сила зчеплення між ними. Список найбільш корисних для селекції генів гороху приведено у табл. 4.

Гени морфологічних ознак

Гени ознак насіння. Насіння складається з сім'ядоль із зародком рослини та насінневої шкірки. У гороху відомо про два локуси, які контролюють колір та тип поверхні сім'ядолей. Алелі *I—i* контролюють жовте або зелене забарвлення, тоді як алелі *R—r* — гладку і зморшкувату поверхню. Як забарвлення сім'ядолей так і тип поверхні успадковуються за гаметофітним принципом.

Аналогічно цьому при схрещуванні материнської форми із зморшкуватим насінням (rr) і батьківської з гладким насінням (RR) в рік схрещування все гібридне насіння набуде гладкої домінантної форми. Слід зазначити, що ген r, що кодує синтез полісахаридів замість крохмалю, має величезне значення для створення сортів овочевого гороху, у якого в їжу вживається зелений горошок в молочно-восковій стиглості. Інший тип овочевого гороху без пергаментного шару (рецесивні гени pp і vv), у якого в їжу йде весь біб з насінням.

Відмінність у прояві основних ознак насіння пов'язане з походженням тканин: ознаки сім'ядолей і зародка при знятті частини шкірки насіння у гібридів можна визначити на насінні в рік схрещування, а ознаки насінної шкірки, рубчика, сім'яніжки визначаються генотипом материнської рослини і ідентифікуються тільки по потомству.

Форма насіння. Біохімічні зміни, пов'язані з відхиленням від кулястої форми насіння маловивчені. Крім гена r, за зморшкуватість насінини відповідає ген rb. Наявність двох генів зморшкуватості насінини у генотипі (rrrb**rb**) приводить до підвищення в ньому цукрів (14,7%) та ліпідів, збільшення поглинання води (3,06%), зниження вмісту леґуміну порівняно з округло-насінним генотипом RRR**bRb**.

Величина, кількість та маса насіння. Репродуктивна здатність рослини, яка визначається кількістю насіння з однієї рослини, — основна ознака, що забезпечує селективну перевагу генотипу. Ця властивість є функцією двох перемінних: загальної маси запасних асимілятів і маси однієї насінини. В еволюційному плані формування крупного сім'я пов'язане з двома різноспрямованими процесами: тенденцією забезпечення підвищеної репродукційної здатності для колонізації вільного простору і підтримки щільності ценозу, а також забезпечення проростання насіння і раннього розвитку рослини в умовах конкуренції за ресурси середовища між рослинами за рахунок більшого розміру насінини.

Гени Sg-1—3, які контролюють велику масу. Оскільки ці гени дають адитивне успадкування, В.В.Хангільдиним застосовані формули Бартоні і Кастла-Райта для підрахунку числа генів, внаслідок чого встановлено не менше

семи генів: Sg-1-7. Рецесивні алелі всіх генів має форма „мікро” (к-3249 з Грузії), два доміантних гени має сорт Мелкосемянний 2 (маса одного сім'я — 85 мг), три — Харківський 131 (150 мг), чотири — Торсдаг, Уладівський ювілейний, Уладівський 8, Ашкадар (180—200 мг), п'ять — Чишмінський ранній, Чишмінський 242, Уладовський 303, Уфа 75, Чишмінський 210 (225—260 мг), шість або сім — Уладовський 7, Короткостеблевий 1, Alderman і, ймовірно, сорти типу Вікторія (280—380 мг). Описані гени зниження і підвищення маси насінини: відповідно *pa* і *ma*. Гени крупного насіння Lo-1—4, ймовірно, ідентичні генам маси насіння.

Величина насінини і поперечного перетину бобу корелюють між собою так само, як і багато інших ознак рослини. Дрібне недорозвинене зморшкувате насіння є результатом мутації *foe*. Вплив маси насінини на насінневу продуктивність у цілому позитивний, але з підвищенням маси насінини у схрещуваних сортів коефіцієнт регресії ознак знижується. Для дрібнонасінних сортів нерідко властивий ширший гомеостаз, але менший потенціал продуктивності в агроценозі.

Рубчик та насіннева шкірка. Насіннина гороху в розвитку пов'язана з провідними тканинами стулок бобу через сім'яніжку, що відходить від центрального провідного пучка бобу і прикріплена до насінини. Після дозрівання рубчик насінини з сім'явходом відділяється від сім'яніжки, яка залишається прикріпленою до провідного пучка бобу, але легко відділяється з розривом тканин при невеликому зусиллі. Тому після мимовільного або механічного відкриття абдомінального шва насіння висипається з бобу. Чорне забарвлення рубчика контролюється доміантним геном *P1*.

Встановлено ген *Him*, що збільшує розмір рубчика до 1/2 діаметру насінини. Примітивні представники гороху — *P. fulvum*, *P. sativum* subsp. *elatus* і *P. sativum* subsp. *syriacusum* мають потовщену дрібнобугорчасту насінневу шкірку (ген *Ed*). Становлення культурного виду пов'язане з мутацією *ed*, що детермінує пористу шкірку, яка забезпечує швидке набухання насіння і проростання. Мутанти з тонкою насінною шкіркою (гени *ep1* і *ep2*) мають

швидко розваримість зерна і підвищують прозорість шкірки (з і насіння оливкове, з I — воскове).

Під дією гена *Tra* сім'ядолі виділяють камедь, яка з'являється на поверхні у вигляді маслянистих плям (з і яскраво-зеленого, з I — жовтого кольору). Інший ген *s* викликає виділення камеді на поверхні насіння, що у присутності гена *miv* (зближене розташування насінин в бобі) обумовлює склеювання насіння у вигляді конгломератів („гусеничне зчеплення”). Розділення їх без порушення цілісності шкірки можливо тільки в недостигнутому стані.

Колір насіння. Спочатку мова піде про гени, негіпостатичні генам *A*, *Z*, *Mr*, які контролюють антоціанову пігментацію насінневої шкірки. Домінантний ген *Gla* додає насінневої шкірці зеленуватий відтінок (зелений лід). Ген пігментації рубчика *P1* обумовлює пігментацію неантоціанового характеру, незалежну в своєму прояві від антоціанової пігментації насінневої шкірки: *a P1* — інтенсивно чорна; *A*, *Ar*, *B P1* — чорна, *a p1* — безбарвна; *A*, *Ar*, *B p1* — бура; *A*, *ar*, *B P1* — рубчик вузький і слабо помітний по забарвленню. Синтез антоціанового пігменту залежить від трьох основних генів: *A*, *Paf* (*B*) і *Am*. У даний час відомо, що у *A*-лінії гороху в основному присутні антоціани у вигляді глікозидів, зокрема, у великих кількостях дельфінідин і в малих — ціанідин і пеларгонідин (сліди). Їх підвищеному синтезу сприяють несприятливі умови середовища. Забарвлені форми в порівнянні з білоквітковими мають звичайно триваліший вегетаційний період.

Описані гени органоспецифічної пігментації: пазухи листка — *D*, квітки — *Am*, *Cr*, *Kp*, боба — *Pu*, *Pur* і часткової (зональної) пігментації насінневої шкірки — *z*, *mp*.

Пігментація сім'ядолей. Три гени — *i*, *o*, *gla* — відповідальні за прояв забарвлення сім'ядолей: *o* контролює пігментацію сім'ядолей хлорофілом, *i* пригнічує прояв *O*, а доміантний *Gla* надає зеленуватий відтінок насінневої шкірці (з рецесивним *gla* шкірка безбарвна, а насіння з *i* — сизе). Розщеплення за *Gla/gla* ідентифікується на насінні гетерозиготної рослини. Генотип *i o* зустрічається вкрай рідко (сорт Goldkoenin).

Поєднання трьох вказаних генів дає наступні забарвлення сім'ядолей:

O i Gla — ірисово-зелені, шкірка крижано-зелена;

O i gla — зеленувато-сині, шкірка безбарвна;

O I Gla — м'ясного кольору із зеленим відтінком, шкірка крижано-зелена;

O I gla — м'ясного кольору, шкірка безбарвна;

O I Gla — кремові, шкірка крижано-зелена;

O i gla — кремові, шкірка безбарвна.

Колір квітки. Вище описано дію гена *A*, у відсутності якого немає пігментації квітки, бобу, насіння, стебла і пазухи прилистків. Але *i* у присутності гена *A* при рецесивному *am* пігментація ослаблена до білувато-рожевого кольору (*albicans*). При доміантному *Am* разом з *A*, *Ar*, *B*, *Raf* розвивається пурпурне забарвлення, при рецесивному *ar* забарвлення синьо-фіолетове, а *b* підсилює червоні тони; *A*, *Am*, *Ar*, *Raf*, *Se* дають темно-рожеве забарвлення. Всі ці три рецесивних алелі (*am*, *ar*, *b*) ослабляють також пігментацію пазухи прилистків та бобів. Другий основний ген антоціанової пігментації *Raf* дає злегка синювато-рожеві тони. З рецесивним *raf* дія генів *D*, *Am*, *Ar*, *B* ослаблена, а генів *CV*, *Kr* — пригнічено. Дія *Raf* залежить від *A* і частково від *Am*.

Форма та величина квітки. Квітка гороху п'ятипелюсткова, складається з вітрила, зрощеного дволопасного човника і двох крил. Рецесивний ген *k* обумовлює редукцію крил, додаючи їм схожість з кілем (*keel-wings*). Під дією гена *par* човник відкритий (пелюстки не зростаються), маточка гола. Під дією генів *srpt* і *srp* пелюстки і пиляки скручуються, а квітки не відкриваються. Ген *siv* блокує розвиток вітрила у квіток перших чотирьох вузлів, а *dip* зменшує число пелюсток до двох, тичинок — до восьми. Квітки у культурного гороху

звичайно крупні, довжина вітрила становить 23—27 мм. Зменшення вітрила до 16—19 мм викликається геном *rafl*.

Тичинки і маточка. Звичайно у гороху 9 тичинок, зрощених у основи у вигляді трубки, і 1 вільна. Ген *brev* вкорочує тичинки у 2 рази, викликаючи структурну стерильність; *re* видозмінює тичинки в пелюстки, а *pst* — в плодолистки. Гени *sup* і *str* видозмінюють в пелюстки тільки дві тичинки, *pt* уповільнює зростання пилкових трубок, а *ur* — змінює оранжеве забарвлення пилку в жовте. Ген *ster* викликає жіночу стерильність квітки, а порушення в будові маточки пов'язані з дією багатьох генів. Варіювання тривалості цвітіння залежить від генів чутливості до фотоперіоду і генетичних систем старіння апекса.

Суцвіття. Відомі два гени, *fn* і *fna*, які сприяють формуванню багатоквітковості. Хоча зав'язування бобів залежить від умов середовища, обидва гени підвищують число бобів на плодоносі. У сприятливих умовах генотипи *fn Fna*, *Fn fna* зав'язують два боби, а *fn fna* — 3—7 бобів, особливо на перших двох-трьох продуктивних вузлах. Ген *pn* сприяє опаданню квіток, *pr* і *pre* укорочують довжину квітконоса. У генотипу *Pr Pre* (сорт Ашкадар) квітконоси дуже довгі і, за рахунок продовження їх росту після появи чергового листа, розкриваються одночасно квітки на 3—4-х вузлах. Два полімерні гени, *Br* і *Bra*, сприяють утворенню приквітничків на квітконіжках, ген *sifl* формує крупний приквітник, блокуючи при цьому розвиток квітки.

Збільшення приквітника обумовлене і мутантним геном *bras*, який використовується в селекції для збільшення площі фотосинтезу під час цвітіння особливо у безлисточкових форм. Укорочення відстані від пазухи листа до першої квітки обумовлене рецесивним *dt*, білатеральне розташування квіток на квітконосі — геном *bila*. Ген *alte* викликає почергове розташування квіток на квітконосі і приквітників на квітконіжці.

Ознаки боба. Товсті м'ясисті стулки бобу контролюються геном *n*. Такі генотипи з включенням генів відсутності пергаментного шару *p* і *v* придатні для селекції овочевих сортів, призначених для споживання бобів в

свіжому і замороженому вигляді. Генотип pV характеризується присутністю смужок пергаментного шару у вигляді волокнистих пучків, Pv — присутністю латочок або тонкого пергаментного шару, а PV — суцільного шару 2—3-х рядів здерев'янілих і 1—2-х шарів нездерев'янілих клітин склеренхіми. У типових цукрових сортів (термін не пов'язаний з цукристістю стулок, указує лише на можливість споживання цілих бобів в їжу) pv викликає повну відсутність склеренхімного шару. Мутантний ген sin , затримує утворення волокон у стулках бобу на 3—4 дні. Ген mv зменшує відстань між сім'яніжками в бобі, що на фоні гена s призводить до склеювання насіння.

Форма боба. Загострений кінець бобу обумовлений рецесивним геном bt . Два полімерні гени so і soy сприяють зворотній вогнутості (зігнутості) бобу, при якій зовнішня кривизна проходить по спинці бобу, а sr і sra викликають звичайну вогнутість, при якій зовнішня кривизна проходить по черевній області бобу. Домінантний ген N сприяє прямій конфігурації бобу, а рецесивний n , потовщуючи стулки бобів на 50—80%, звужує його на 17% і сприяє вигину при сумісній дії ряду генів.

Забарвлення боба. Ген gr контролює жовте забарвлення бобу; dr — темно-зелену, а ogr — оранжеве забарвлення бобу. На фоні генів A Paf фіолетову антоціанову пігментацію дають гени Pu і Pur , причому Ar і B змінюють відтінки забарвлення. Найбільш інтенсивне синьо-фіолетове забарвлення властиве генотипу $PuPur$.

Галуження стебла. Розкидисте галуження, властиве підвиду $syriacum$, обумовлене рецесивним геном asc , а галуження під кутом 45° до ґрунту у $P. sativum$ subsp. $elatius$ контролюється іншим геном pro . Домінантні алелі цих генів обумовлюють вертикальний ріст пагонів. Підвищене галуження у основи стебла дають полімерні гени fr і fru . Подвійний домінант викликає формування 1-2-х стебел, одинарний домінант підвищує їх число, а подвійний рецесив в сприятливих умовах здатний утворити до 10 гілок на рослину. До 5—6-ті гілок здатні формувати сорт Мелкосемянний 2 і деякі сорти забарвленоквіткового гороху, але галуження в середній частині стебла обумовлене іншими генами.

Мутація *rms* підвищувала гіллястість у сорту *Parvus* з 1,7 до 4,2 гілок на рослину. Мутант характеризується тоншим і жорсткішим стеблом, зниженою насінневою продуктивністю. Схожу дію проявляє і ген *ram*. У лінії L-1180, маркованої рецесивним *ho*, бічні пагони ростуть горизонтально.

Довжина та кількість міжвузлів. Гени, що контролюють ці ознаки, локалізовані у всіх семи хромосомах. Найбільш сильним ефектом укорочення міжвузлів володіють рецесивні гени *le*, *lm*, *pa*, а також домінантні *La*, *Cru*. Ген *le* укорочує стебло на 40—60%, надаючи стеблу зигзагоподібності, а прилистки по довжині перекривають міжвузля.

Гени локуса *Lf* контролюють кількість міжвузлів у такій послідовності (у порядку зменшення): $Lf^d > Lf > lf > lf^a$. Зменшення числа вузлів також спричиняють рецесивні гени *mine*, *miu*.

Форма стебла. Форми гороху з фасційованим стеблом були описані вже в 1597 р. Перший ген фасціації *fa* був встановлений в 1917 р. O. White. H. Lamprecht відкрив існування іншого гена — *fas*, який картований на хромосомі 3; встановлений також ген *fa-2*. Для прояву фасціації необхідний рецесивний стан за генами *fa fas*. На ступінь прояву фасціації впливають й інші гени-модифікатори: розрізняють термінальні і осьові штаббові лінії. У першому випадку суцвіття зібрані у верхній частині стебла у вигляді майже щитка за рахунок зближення і множення вузлів із численними квітконосами (часто неправильно назване несправжньою парасолькою), в другому — фасціація менш виражена і супроводжується наявністю звичайних квітконосів у середній частині стебла (здвоєні вузли проте зустрічаються). Поєднання в одному генотипі рецесивних генів *fa* і *det* визначає фенотип „люпіноїд” з щільним верхівковим суцвіттям.

Форма листка. Листок гороху складається з двох широких прилистоків, що огортають вузол стебла і вісь листа, на якій розташовані супротивно 2—3 пари листочків і 5—7 вусиків. У примітивних форм при рецесивному *ur* кількість пар листочків зменшене до 1-єї. Кількість вусиків схильне до значної модифікації (галуження, асиметрія), причому листки перших вузлів розвинені неповно. Рецесивні мутації форми листочків *fo*, *fob*, *fol*, *fom*, що впливають

одночасно на прилистки і листочки, дають різноманітні форми листка. Інші мутації впливають або на прилисток, або на листочок.

Рецесивні гени *tl* (акацієвидна форма листка) і *af* (розвиток вусиків) характеризуються антагонізмом дії, а в домінантному стані забезпечують формування листочків і вусиків. Взаємодія рецесивів *tl af* дає складну структуру листка, де *af* перетворює листочки в гіпертрофовані розгалужені вусики, а *tl* укорочує їх, сприяючи сплюсненню їх кінців в дрібні листочки. Встановлені гени, що контролюють утворення вусикоподібних структур на вузлах стебла (*em-1*, *em-2*) і безпосередньо на акацієвидному листку між термінальним і парними листочками (*tac*).

Безлисточкові форми гороху (*af*) використовують у селекції, і їх найбільша перспектива очікується в зонах підвищеного зволоження, де вони, у порівнянні з листочковими формами (*Af*), менше схильні до перезволоження і краще аеруються. Поєднання в генотипі генів *af tac* контролює фенотип „хамелеон”, який відрізняється від безлисточкового фенотипу частковим утворенням листочків.

Листочок і прилисток. Ген *dim* блокує розвиток епикотилія і стимулює галуження, викликає часткову стерильність. Ген *mae* зменшує розмір листочків у 150 разів, форма листочків ниткоподібна. Складчастість поверхні листочків обумовлена генами *cri*, *crif*, *cris* — останній викликає і стерильність. Листочок із загостреною верхівкою має мутант по гену *asu*, вузький витягнутий листочок — мутант по гену *elo*, а широкий листочок з великою площею — по гену *lat*. Ширину листочків змінюють комплексні мутації.

Прилистки значно редуковані дією гена *st*, а модифікатор *cont* разом з *st* редукують їх ще сильніше. Ген *stim* звужує і редукує прилистки у вигляді багатограника, а *sc* обумовлює зрощення внутрішньої грані прилистка із стеблом.

Восковий наліт. У рослин гороху кутикула представлена рослинними воскоподібними речовинами — складними ефірами високомолекулярних одноатомних спиртів і жирних кислот, що грають роль затримки випаровування

і захисту від пошкоджень. Мутанти, позбавлені воскового нальоту, виділяються смарагдово-зеленим листям і сильніше ушкоджуються листоїдними комахами, а також більшою мірою вражаються грибковими хворобами. Повна відсутність воскового нальоту пов'язана з рецесивною мутацією *wl* або *wel*. Будь-який з трьох генів — *was*, *wa* або *wb* знижує інтенсивність воскового нальоту: перший з них викликає повну відсутність воску на бобі, прилистках і нижній поверхні листочків, другий схожий по дії з ним, а третій діє тільки на біб.

Для двох локусів описані алелі: $Wa^1—Wa^2—wa$ і $Wb^1—Wb^2—wb$. Рецесив *wlo* обумовлює відсутність воскового нальоту тільки на верхній стороні листочків, а *wsp* — на всіх поверхнях, окрім верхньої сторони листочків. Ген *wex* підвищує товщину воскового нальоту на епідермісі. У цілому, наявність воскового нальоту на різних органах рослини є домінантною, а його відсутність — рецесивною ознакою.

Гени кореневої системи та симбіотичної азотфіксації. Ріст кореня досягає максимуму до цвітіння, потім сповільнюється, відбувається відмирання старого коріння і руйнування азотфіксуючих бульб. Гени короткостебловості по-різному впливають на ріст стебла і кореневої системи, збільшуючи співвідношення: довжина кореня / довжина стебла. З насінною продуктивністю корелює довжина найдовшого кореня і маса всього коріння. Ген *age* обумовлює ріст кореня вгору (агеотропізм).

Сприйнятливість гороху до генів вірулентності под бактерій *Rhizobium leguminosarum* за допомогою генів азотфіксації *nif*, що синтезують в бульбах азотисті речовини, контролюється генетично. Утворення бульб — багатоступеневий процес, що включає розмноження бактерій в ґрунті, контакт їх з корінням і утворення бульб. У гороху встановлені гени сприйнятливості до бактерій: *nod-1*, *nod-2*, *nod-3*. Присутність кожного гена підвищує утворення бульб, але тільки останній з них забезпечує азотфіксацію в присутності в ґрунті нітратів. Практично повну стійкість до різобіального зараження має зразок *Afghanistan 1 (Sym-1)*; у європейських сортів є слабкіший рецесивний ген стійкості — *sym-2*, а у мутанта *Sparcle* — ген *sym-17*; всього їх 17.

Гени фізіологічних ознак

Час початку цвітіння. Встановлено п'ять головних генів, які синтезують гіберелінові речовини, що прискорюють або уповільнюють закладку і розкриття квіткових бутонів. Контроль синтезу гормону цвітіння або флоригена має домінуючий характер і ген E контролює формування квіток на 4—6-му вузлі рослини. Виявлена система репресії флоригена, контрольована генами Sn, Lf, Hr, Veg. Синтез репресору в листках відмічений на короткому дні в умовах темного періоду. Сильну затримку цвітіння забезпечує ген Sn. В умовах довгого дня і попередньої яровизації насіння (2—4°C) частково або повністю руйнується репресор, внаслідок чого прискорюється цвітіння (на 4—11-му вузлі).

Другий ген затримки цвітіння Lf збільшує порогове відношення флориген / інгібітор, контролюючи реакцію рослини у відповідь на яровизацію. Третій ген Hr підсилює ефект Sn, підтримуючи його активність, що згасає з віком — Hr контролює диференціальну чутливість на освітлення (нечутливість до люмінесцентного світла). В ультраскоростиглого сорту Alaska, що несе всі гени в рецесивному стані (lf e sn hr), цвітіння починається з 4—6-го вузла при будь-якому фотоперіоді, а у сорту Dominant (Lf E Sn Hr) перша квітка на довгому дні закладається тільки на 15—16-му вузлі, а на короткому дні (у теплиці) — лише після формування 50 і більше непродуктивних вузлів. Рецесивний ген veg блокує зав'язування квіток за рахунок передчасного старіння апекса до закладки генеративних органів.

Описані гени нейтральності до фотоперіоду ph, dn, dne; гени-модифікатори прискорення зацвітання — Ef, iba, ibc, po, pra, prae. Серія алелей Lf Lfd If lfa обумовлює різну чутливість конуса наростання до гормону цвітіння. Продукт гена Sn є біологічно активним гібереліном (ГК20). У генотипу lf E Sn Hr в сім'ядолях були присутні у великих кількостях ГК20 і ГК29 і в невеликій кількості ГК19. Передбачається, що флориген і інгібітор синтезуються в сім'ядолях (можливо, в єдиному ланцюзі біосинтезу гіберелінів) і модифікуються у листках.

Яровизація діє двома шляхами: або пригнічує активність гена Sn або його продукту, або підвищує чутливість меристеми конуса наростання до гормону цвітіння. Затримка цвітіння стимулює ростові процеси і пов'язана з насінневою продуктивністю. Після відмирання сім'ядолей через 3—4 тижні після посіву співвідношення флориген / інгібітор зменшується і підвищується тільки на 21—22-му вузлі у генотипів Sn. Фізіологічно зрілі верхні листки характеризуються інтенсивнішим руйнуванням інгібітору, ніж нижні. Система затримки цвітіння сформувалася як адаптивна при розповсюдженні культури гороху в зонах з коротким днем. Таким чином, час зацвітання контролюється двома генетичними системами з різним напрямом домінування.

Гени біохімічних ознак

Білок насіння гороху далекий від ідеального через дефіцит сірковмісних амінокислот і триптофану. Підвищена білковість пов'язана із збільшенням кількості клітин сім'ядолей. Алель і не тільки контролює розподіл хлорофілу в сім'ядолях, але і збільшує інтенсивність хлорофілової пігментації листків, що сприяє підвищенню вмісту білка в насінні на 1,7—3,5%.

Глобуліни запасних білків гороху представлені леугуміном, віциліном і конвіциліном, синтез яких контролюють складні локуси (кластер генів) — Lg, Vc-1, Cvc. Всі запасні білки синтезуються на полісомах ендоплазматичного ретикулума (mРНК). Низький вміст леугуміну відмічений у сортів із зморшкуватим насінням (*r gb*) і виду *P. fulvum*. Локуси *r* і *gb* впливають на вуглеводний, ліпідний і білковий склад. Підвищений вміст білка мають морфологічні і фасційовані мутанти із зниженою насінневою продуктивністю. Ген *irc* підвищує вміст білка на 20%, але насіннева продуктивність його дуже низька, тому вихід білка з одиниці площі невисокий.

Фракція альбумінів S3 найбільше багата цистином. Ферменти, що відносяться до альбумінів, вивчені генетично, а гени, що їх контролюють, картовані за всіма хромосомами, окрім 4-ої. Вивчені гени кодуєть синтез ферментів — мітохондріальної, пластидної і цитозольної аспартат-аміно-трансферази, анодної кислої фосфатази, мітохондріальної і пластидної фруктозодифосфатної альдолази, амілази, естерази тощо.

Гени стійкості до хвороб гороху

У гороха ідентифіковано декілька генів, які контролюють моно- або дигенну стійкість до хвороб. Перелік цих генів, відомості за їх локалізацію на хромосомах, зчеплення з іншими генами, а також перелік сортів і ліній — носіїв відповідних генів (донорів) наведено в табл. 6.

Афаномікозна коренева гниль (*A. euteiches Drechs.*) Поки що не ідентифіковані і не локалізовані гени, що контролюють стійкість гороху до афаномікозу. Marx et al. прийшли до висновку, що успадкування стійкості гороху до афаномікозу контролюється незалежно кількома домінантними генами, що ускладнює селекцію на її підвищення. В схрещуваннях стійкої лінії G-213 з сприйнятливими сортами було показано, що стійкість гороху до АКГ домінантна і генетично зчеплена з трьома небажаними дикими ознаками — антоціанової пігментацією, довгими міжвузлями, чорним рубчиком, які контролюються, відповідно, домінантними алелями трьох різних незчеплених між собою локусів A, Le, Pl.

Фузаріозне в'янення (*F. oxysporum f. sp. pisi*). У гороха виділяють 5 генів, що контролюють стійкість до різних фізіологічних рас збудника фузаріозу, у т.ч. чотири домінантних гени і один — рецесивний. У цьому випадку ми маємо типовий малюнок расоспецифічної стійкості, яка не дуже тривала, але із цього правила є виключення. Так, ген Fw1, який присутній у 50% сортів гороху, зберігає ефективну стійкість до *F. oxysporum pisi* (раса 1) більш 20 років.

Ген Fw1 локалізований у хромосомі IV, зчеплений з локусом Td-td (листочки зубчасті — цілокраї) і локусом Br-br (сумісно із геном Bra — великий приквітник — без приквітника; гетерозигота визначає розвиток малого приквітника).

Новий ген Fnw ефективний проти раси 2 і здатний контролювати високостабільну стійкість. У 1987 р. описано ген Fwf, який контролює стійкість до рас 5 і 6. Усі три гени — Fw1, Fnw, Fwf локалізовані у хромосомі IV, а між Fw1 та Fnw має місце слабе зчеплення.

Використання молекулярних маркерів для аналізу стійкості гороху до фузаріозу та інших хвороб дозволило встановити наступне: RLFP-маркери

p.252, p.254, p.248, p.227, p.105, p.236 і RAPD-маркери H19, Y14, Y15 зчеплені із генами стійкості *mo*, *Fw*, *er*.

Блідоплямистий аскохітоз (*A. pisi*). Стійкість гороху до *A. pisi* контролюється одним рецесивним та трьома домінантними генами. Ідентифіковано кілька рас збудника; стійкість до раси „с” обумовлена геном *gar1*, локалізованим у хромосомі IV. При аналізі з допомогою молекулярних маркерів деякі QTL-маркери були локалізовані на хромосомах I, IV, VI і пов’язані з *A. pisi* стійкістю до раси „с”.

Гени *Rap-1* і *Rap-4*, певне, зчеплені у хромосомі IV з локусом *Le*, домінантна алель якого контролює довгі міжвузля та високорослі рослини, а рецесивна (*le*) — короткі міжвузля та низькорослі рослини. Ген *Rap2*, локалізований у хромосомі I, зчеплено з локусом *I-i* (оранжево-жовті — зелені сім’ядоли) та *Gri-gri* (сірувата серединна смуга навколо насіння — її відсутність).

Темноплямистий аскохітоз (*A. Pinodes*) є однією із самих шкідливих та широко розповсюджених хвороб гороху на усіх континентах. Було встановлено два типи стійкості: стійкість стебла (CC) і стійкість листків (СЛ); обидва типи стійкості мають домінантний характер. Гібридологічний аналіз показав, що гени стійкості стебла і листків — неалельні і успадковуються незалежно один від одного. Символи їх — *Rmps* (CC) і *Rmpf* (СЛ). Усього ідентифіковано 4 гена *Rmps* і 4 гена *Rmpf*.

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики гороху.

Контрольні запитання та завдання

1. Назвати домінантні та рецесивні морфологічні ознаки гороху .
2. Назвіть домінантні та рецесивні фізіологічні ознаки гороху
3. Основні біохімічні ознаки гороху.
4. Як контролюється стійкість гороху до хвороб та шкідників?

Практична робота №5

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак соняшника

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму. Охарактеризувати ступінь генетичної обумовленості основних селекційних ознак, особливості селекції за ними.

Вихідні данні: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Соняшник належить до родини складноцвітих (Compositae L.), роду Helianthus. Рід Helianthus включає 10 видів: один збірний диплоїдний однорічний вид — соняшник посівний *H. annuus*, решта 9 — багаторічні (ди-, тетра- і гексаплоїдні). Для вирощування використовують 2 види: однорічний диплоїдний вид *H. annuus* ($2n=34$) і багаторічний гексаплоїдний — топінамбур або земляна груша *H. tuberosus* ($2n=102$).

Соняшник посівний залежно від характерних особливостей зернівки та ступеня її виповненості поділяється на 3 типи: лузальний, межумок та олійний.

У табл. 7. описано основні ознаки, які відіграють важливу роль у селекції культури і є найбільш важливими.

Морфологічні ознаки

Антоціанове забарвлення. Існує один домінуючий ген Т, який контролює синтез антоціану у рослини, і лише на фоні його присутності можлива дія одного, двох або трьох комплементарних йому генів, які відповідають за антоціанове забарвлення окремих органів рослини. Наявність сильного антоціанового забарвлення гіпокотилля свідчить про високу стійкість до низьких температур (до -5°C).

Колір листків. У різних форм соняшника варіює від світло- до темно-зеленого. Визначається присутністю генів *Cg1...Cg4*.

Пухирчастість листя. Залежно від будови губчастої та стовпчастої тканин листка пухир частість може варіювати у діапазоні від дуже слабкої до дуже сильної і контролюється різними алелями гена *clb*.

Зубчастість листя. Зубчастість листкової пластинки можна оцінити за 9-бальною шкалою від дуже дрібних зубців, дрібних, помірних, грубих до дуже грубих. Останній тип є домінантним по відношенню до менш грубих типів.

Тип листкового черешка. Висота верхівки листка може знаходитись нижче, на рівні та вище розташування листкового черешка. Рослини з еректоїдним типом листків є толерантними до загущення у межах 150—200 тис. рослин/га. Еректоїдний черешок має менший кут відхилення від стебла ніж звичайний, що забезпечує рослинам кращі умови для фотосинтезу. Відомі два рецесивних гена еректоїдності — *er1* і *er2*.

Опушення верхівки стебла — домінантна ознака, яка пов'язана з посухостійкістю та перешкоджає проникненню збудників інфекції.

Колір трубчастих квіток. Визначається забарвленням віночка, приймочки та приквіток. У формуванні забарвлення приймочки приймають участь зчеплені гени *A*, *B* і *C*. Антоціанове забарвлення проявляється за наявності гена *A* та одного з генів *B* або *C*. Темно-фіолетове забарвлення приймочки домінує над жовтим з червоною облямівкою та успадковується моногенно.

Продукування та забарвлення пилку притаманне закріплювачам цитоплазматичної чоловічої стерильності та відновникам фертильності. Ознаки продукування та забарвлення пилку мають велике значення ід час сортополки у фазі цвітіння, де однією з основних ознак є стерильність або фертильність рослини.

Висота рослин. З метою отримання гібридів заввишки 100—140 см необхідно у якості батьківських форм використовувати короткостеблові лінії. Селекціонерами створені сорти, лінії та гібриди з різною висотою рослини: дуже низька (< 60 см), низька (60—100), середня (101—140), висока (141—180), дуже висока (>180 см).

Галуження рослин. Основна ознака, що обумовлює габітус рослини і є важливою ознакою у селекційній практиці при створенні батьківських самозапильних ліній. Як правило, стерильний аналог та її закріплювач повинні бути без наявних бічних пагонів, а відновник фертильності, навпаки, повинен мати інтенсивне галуження по всій висоті рослини, що подовжує період продукування пилку, підвищує пилкову продуктивність та забезпечує високий рівень запліднення материнської лінії гібрида. Лінія — відновник фертильності повинна мати галуження, що визначається рецесивними генами.

Класифікація галуження базується на розташуванні бічних пагонів на головному стеблі: лише біля основи — базальне, лише біля верхівки — апікальне і за всією висотою (суцільне). У цілому цю ознаку контролюють дві системи генів: домінантні — Vr1, Vr2, Vr3 та рецесивні - b1...b7.

Зовнішні листки обгортки кошика. Різняться за формою (видовжена, округла), довжиною верхівки (коротка, середня, довга, дуже довга), зеленим кольором зовнішнього боку (світлий, помірний, темний).

Орієнтація кошика відносно стебла. Ця ознака покращує адаптацію рослин до умов вирощування. Вертикальне та напівобернене донизу положення кошика сприяє стіканню вологи у дощовий період, що знижує ймовірність його ураження гнилями. Положення кошика (оберненим) донизу разом із прямим стеблом або легким викривленням стебла сприяє підвищенню продуктивності соняшнику за умов високої сонячної інсоляції.

У період дозрівання експресують 4 головні адитивно діючі гени — H_{va}, H_{vb}, H_{vc}, H_{vd}, що контролюють генетичне варіювання нахилу кошика від 0 до 180°. Кожен із 4-ох локусів включає три алелі. Таким чином, за нахил кошика відповідають 12 генів з адитивним ефектом, кожен з яких змінює нахил кошика на 15°. Усього реєструють 9 типів положення кошика відносно стебла від горизонтального (0°) до вертикального (90°), напівоберненого (135°) та оберненого донизу (180°).

Розмір кошика. Залежить від генотипу та середовища, тобто успадкування цієї кількісної ознаки має епігенетичний характер.

Окремі генотипи мають домінантні гени, що сприяють збільшенню розміру кошика.

Форма кошика з боку сім'янок. Важлива селекційна ознака, яка впливає на архітектоніку рослини і на її продуктивність. Розрізняють 6 форм кошика від дуже увігнутої, плескатої, дуже опуклої до деформованої. Найбільш господарсько-цінною вважається плеската форма, яка притаманна більшості селекційних форм. Ознака деформованого кошика проявляється як рецесивна і корелює з високою загальною комбінаційною здатністю. Кошики, що мають дуже опуклу форму накопичують більше вологи на тильному боці, що веде до ураження гнилями.

Розмір сім'янки. Має генетичне варіювання по довжині від 0,5 до 2,5 см. При створенні олійних сортів та гібридів перевага надається селекційним зразкам, у яких сім'янки мають спів розмірну товщину та ширину.

Забарвлення сім'янки. Забарвлення сім'янки визначається наявністю розчинного пігменту фітомеланіну, який знаходиться у клітинах епідерми, гіподерми та панцирного шару - захисної зони, що не дозволяє гусеницям соняшникової вогнівки (*Homoesoma nebulella* Hb.) пошкоджувати сім'янку.

Варіює від білого до чорного через сірі або коричневі відтінки та смугасті форми. Білий колір вказує на відсутність фітомеланіну, сірий — на сполучення білого коліру з фітомеланіном. Поєднання фітомеланіну з чорним кольором посилює чорний колір, у разі наявності антоціану утворюється вугільно-чорний колір з блиском. Характер домінування наступний: білий > чорний > коричневий > сірий. У селекції олійного соняшнику недоцільно використовувати лінії, що мають вугільно-чорне забарвлення, оскільки антоціан погіршує колір олії. Промислові сорти та гібриди зазвичай мають темно-сірий колір з світло-сірими або більш темними смужками, або чорний без смужок.

Колір смужок. Епідерма оплодню може бути повністю пігментована, мати темні (пігментовані) смужки, які чергуються зі світлими (непігментованими), або бути повністю світлою. Ці ознаки контролюються

трьома алелями одного гена. Порядок домінування смугастості сім'янок наступний: білий колір з чорними смужками > чорний з білими смужками > чорний із сірими смужками > коричневий з білими смужками > сірий із білими смужками.

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики соняшника.

Контрольні запитання та завдання

1. Назвати домінантні та рецесивні морфологічні ознаки соняшника .
2. Назвіть домінантні та рецесивні ознаки квіток соняшника
3. Основні ознаки насіння соняшника

Практична робота №6

Тема. Вивчення генетичних механізмів контролю ознак цукрових буряків

Мета роботи: Вивчити видові особливості організації генетичного матеріалу, фенотипового і генотипового поліморфізму. Охарактеризувати ступінь генетичної обумовленості основних селекційних ознак, особливості селекції за ними.

Вихідні данні: методичні рекомендації до вивчення дисципліни, довідники, підручники.

Теоретичні відомості

Рід буряка *Beta* відноситься до родини *Chenopodiaceae*. Рід включає 15 видів, серед яких є одно-, дво- і багаторічні, диплоїдні ($2n=18$), тетраплоїдні ($2n=36$) і гексаплоїдні ($2n=54$) види. Культурні види — диплоїдні, дворічні, решта багаторічні. Форми культурного буряка (*B. vulgaris*) поділяються на два підвиди — європейський і азіатський та п'ять груп різновидностей.

B. vulgaris легко схрещується з *B. maritima* ($2n=18$), *B. patula* ($2n=18$) і *B. cicla* ($2n=18$).

Морфологічні ознаки

Колір коренеплоду. Основні типи забарвлення коренеплодів у буряка — біле, червоне і жовте — визначаються наявністю пігментів групи антоціанів. У буряка виявлено також 13 різних жовтих і оранжевих пігментів з групи флавоціанинів. Рослини буряка з червоними коренеплодами, окрім флавоціанинів, мають також п'ять фіолетових пігментів S₃ групи бетанінів. У цукрового і „безбарвного” кормового буряка флавоціанини виявлені тільки в гіпокотилі проростків і в молодих листочках поблизу бруньок росту. У ряді країн Західної Європи і США одержаний червоний цукровий буряк. Вивчення пігментів буряка привело до розробки схеми генетичного контролю синтезу пігментів двома генами G і R: ген G контролює синтез флавоціанинів, а в присутності ще і гена R до них додаються фіолетові бетаніни. Рецесивний стан чинника g веде до пригнічення синтезу всіх пігментів, так що навіть присутність домінантного алеля R не викликає синтезу пігменту. Таким чином, всі рослини з генотипом ggRR, ggRr і ggrr мають білі коренеплоди.

При гібридизації білого буряка з жовтим або з рожевим можуть виникати коренеплоди з червоним забарвленням. Такі червоні коренеплоди в F₂ розщеплюються на три групи: червона, жовта і біла в співвідношенні, що свідчить про можливість гібридного розщеплювання 9:3:4 (червоні : жовті : білі). На підставі цього запропоновані чинники G-g і R-r. Генотип Gr — жовте забарвлення коренеплоду, G разом з R — червоне, Rg — біле забарвлення. Подвійна гомозигота по рецесивним генам (ggrr) також має біле забарвлення.

Беручи до уваги забарвлення коренеплодів, гіпокотилля, проростків і бадилля, можна виділити ще сім груп. Кожна з цих груп матиме наступні генотипи: Rg — білий корінь, червоний гіпокотиль; RG' — блідо-червоний буряк; R'G' — смугастий червоний буряк; RG' — червоний корінь, зелене бадилля; R'g — білий корінь, червоне бадилля; rg — білий корінь, жовтий гіпокотиль; rW — жовтий корінь, зелене бадилля.

Ген R, що обумовлює червоне забарвлення гіпокотилля, використовувався як маркерна ознака для визначення величини самоzapліднення у форм

цукрового буряка із зеленим гіпокотилем в умовах вільного цвітіння серед рослин із червоним гіпокотилем.

Форма коренеплоду. Цю ознаку описують конфігурацією коренеплоду, його розміром (довжина і ширина). Форма коренеплоду буряка обумовлюється часткою участі в його утворенні підсім'ядольного коліна і власне кореня. Залежно від того, якою мірою відбувається потовщення коренеплоду і на якому протязі вегетації воно здійснюється, відбуватиметься утворення коротких або подовжених коренеплодів. У буряка спостерігається домінування конічної форми коренеплоду цукрового буряка над циліндричною і овальною у кормового, а при схрещуванні цукрового з округлим кормовим спостерігають проміжний тип коренеплоду. Форма коренеплоду буряка контролюється дією щонайменше чотирьох генів, два з яких впливають на його довжину (L1, L2).

Наявність одного домінантного „гена подовження” викликає конусовидну, овально-циліндричну форму, а присутність двох таких домінантних генів — паличковидну. Рецесивний стан обох генів сприяє формуванню укорочених коренеплодів (округлих і плоско-округлих). Туповерхівкові або загострені коренеплоди утворюються під контролем іншої пари генів Sh1 і Sh2. Наявність чотирьох генів забезпечує велику генотипічну різноманітність форм коренеплодів.

Фізіологічні ознаки

Однонасінність плоду. Встановлено, що однонасінність плодів буряка контролюється геном m. Мутанти mm — однонасінні плоди. Однонасінний мутант SLC-101 виявлений американськими селекціонерами. Донорами стабільної однонасінності характеризуються зразки цукрового буряка з колекції ВІР: Mono Lereuple (Франція), Mona (Німеччина), PN Mono 2/72 (Польща). Гібриди F1 від схрещування однонасінних сортів із багатонасінними виявляються багатонасінними, але домінування є неповним. Разом із багатонасінними плодами з'являються дво- і однонасінні. У потомстві F2 однонасінність плодів становить приблизно 25%. Їх повторне схрещування з однонасінними формами або самозапилення призводить до утворення потомства з однонасінними плодами. Деякі однонасінні рослини F2 мають

двонасінні клубочки в нижній частині головного квітконосного стебла і на бічних гілках.

Визначають 4 алелі, які контролюють кількість насінин у плодах буряка: *mm* — однонасінні лінії з дуже рідкісною наявністю двонасінних клубочків; *M1M1* — лінії з однією-двома квітками у клубочку; *MBr MBr* — лінії з двонасінними клубочками; *M2M2* — лінії з великою кількістю квіток у клубочку.

У роботах С.І. Малецького (2004), С.С. Юданової і Е.І. Малецької (2005) було обґрунтовано принцип епігенетичного успадкування ознаки роздільно-зросло-квітковості (однонасінності) й інших репродуктивних ознак у цукрового буряка. У даних експериментах як епімутаген використовували 5-азациїдин, яким обробляли насіння лінії і гібрида цукрового буряка багатопаросткового (зрослоквіткового — ЗК) фенотипу. Деметилування генома епімутагеном викликало появу однопаросткових (роздільноквіткових — РК) рослин, чого не спостерігалося у контролі без обробки епімутагеном. Таким чином було показано, що успадкування РК-ЗК ознаки у буряків не відповідає принципам менделізму і його варіації в популяціях підкоряється епігенетичній формі успадкування.

Епімутаген не викликає змін у первинній структурі ДНК, але веде до зниження рівня метилування цитозину, інгібуючи ДНК-метилтрансферазу, що змінює експресію генів, які успадковуються як епімутації.

Цвітушність у буряка виявляється різною мірою залежно від генотипу і умов вирощування рослин. Таким чином, наведені дані свідчать про наявність олігогену В із серією алелей контролю однорічності. Встановлені випадки відхилення в характері успадкування цвітушності пов'язані, очевидно, з полігенністю ознаки, що і викликає появу в потомстві великої різноманітності одно- і дворічних рослин. Можливо, що олігоген має серію алелей В... Вп.

Самофертильність і самостерильність Цукровий буряк відноситься до достатньо суворим перехреснозапильникам, що обусловлено системою самонесумісності, яка контролюється алелями двох S-локусів. Висока самофертильність рослин, обумовлена дією Sf-алеля, з'являється досить рідко.

В зв'язку з цим дуже часто не вдається досягти значної самофертильності у ліній буряка, одержаних із звичайних популяцій. При самозапиленні у рослин відмічений повільний ріст пилкових трубок і відсутність запліднення. У тих випадках, коли пилкові трубки при самозапиленні досягають зародкового мішка і запліднили яйцеклітини, вступають в дію інші чинники, що призводять до загибелі зиготи. Порушення відбиваються на різних стадіях розвитку насінини. Різний ступінь зав'язування насіння при самозапиленні викликаний генетичними відмінностями використаних при самозапиленні рослин і різними кліматичними умовами.

Самофертильні форми буряка були вперше виявлені Т.Ф. Гринько (1927) при самозапиленні рослин цукрового буряка на Івановській дослідно-селекційній станції ВНІС, а потім у ряді інших установ. У США самофертильні форми буряка були виявлені серед нащадків, що характеризувалися стійкістю до курчавості листків, а відібрана в 40-х роках самофертильна форма виявилася однонасінним мутантом. При схрещуванні самофертильної однонасінної лінії SLC-101 з різними самостерильними багатонасінними сортами гібриди F₁, F₂ і нащадки всіх подальших поколінь самозапилення опинилися високосамофертильними. Це дало підставу вважати, що лінія SLC-101 містить фактор Sf. Після беккросів гібрида з самостерильним багатонасінним буряком відбувалося розщеплення потомства на високосамофертильні і самофертильні рослини в співвідношенні 1:1.

Генетику автофертильності буряка вперше вивчав F. Owen. Він висунув гіпотезу про гаметофітний контроль несумісності у буряка двома локусами. Популяційно-генетичні моделі СНС у буряка були розглянуті С.І. Малецьким. Висловлена можливість як комплементарної, так і епістатичної взаємодії між алелями двох S-локусів.

Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС)

ЦЧС при реципрокних схрещуваннях виявляється тільки у материнських рослин. При розтині бутонів видно блідо-зелені із втиснутими стінками недорозвинені пиляки. Дослідження ЦЧС у буряка показали, що число

стерильних рослин у різних сортів істотно розрізняється: у цукрових — 2—6%, у кормових — 0,01—0,5, у столових — до 0,02%.

Практичну цінність представляють однонасінні лінії з ЦЧС з Японії (TK-8 SM) і США (Sp 69550—01), що мають запилювачі O-типу. Для пояснення генетичної природи ЦЧС у буряка була запропонована гіпотеза, згідно якої зустрічаються рослини з двома типами цитоплазми. Рослини з N-цитоплазмою мають двостатеві квітки з нормально розвиненими пиляками і функціонуючими пилковими зернами, при S-цитоплазмі рослини можуть бути повністю стерильними по пилку або фертильними. Стерильність по пилку виявляється при поєднанні стерильної S-цитоплазми з двома рецесивними генами ядра x і z . При гомозиготному стані обох рецесивних генів рослині виявляються повністю стерильними. Присутність одного або обох генів у домінантному стані призводить до утворення напівстерильних рослин двох типів.

Рослини з ЦЧС розмножують шляхом схрещування зі спеціально підібраними запилювачами, які мають нормальну N-цитоплазму і ядерні гени x і z у рецесивному стані. Ефективним методом отримання рослин буряків з ЦЧС вважається переклад їх на стерильну основу шляхом повторних насичуючих схрещувань. У цукрових буряків чоловічий стерильний аналог інбридної лінії СТ-9 отримано після трьох-чотирьох насичуючих схрещувань. Потомство другого схрещування, що має ЦЧС, було схоже з інбредною лінією СТ-9. Проте не всі фертильні лінії однаково успішно можна перевести на стерильну основу.

Для створення аналогів на стерильній основі використовують два методи. Перший полягає в проведенні індивідуальних схрещувань під ізоляторами і подальшому вивченні гібридних нащадків кожної комбінації, інший — в проведенні групових беккросів при отриманні аналогів буряка з чоловічою стерильністю. Перевага другого методу в тому, що популяції сорту або лінії-запилювачі генетично не збідняються, в стерильному аналогові повністю зберігається певна генетична рівновага.

Біохімічні ознаки

Цукристість коренеплоду. Основна складова частина вуглеводів буряка — цукри. Вміст їх у коренеплодах цукрового буряка зазвичай складає 16—19%, кормового — 6—10%, столового — 8—12%. Хімічний склад коренеплодів значною мірою схильний до мінливості під впливом багатьох чинників, проте в цілому кожна група буряка характеризується певними межами його варіювання.

Узагальнивши результати численних схрещувань, В.Ф. Савицький виділив у гібридів F1 випадки проміжного успадкування (середня цукристість в порівнянні з батьківськими формами) і домінування. Проміжне успадкування цукристості спостерігали при міжсорткових схрещуваннях. Мабуть, воно обумовлене гетерозиготністю за основними факторами цукристості, так як у F2 спостерігається розщеплення на ознаки, близькі до батьківських форм.

При домінуванні цукристість коренеплодів гібридів досягає рівня найбільш цукристого батька. Це спостерігається при схрещуванні коренеплідного буряка з мангольдами. З'ясовано, що цукристість визначається адитивно-домінантною генетичною системою. Генетична різноманітність популяцій у перехреснозапилених рослин буряка може бути виявлена за допомогою самоzapилення.

Стійкість до патогенів

Коренейд. Хвороба поширена в районах з помірним теплим або прохолодним кліматом. Викликається грибами *Phoma betae*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Pythium*, *Rhizoctonia* та ін., які ушкоджують кореневу систему і підсім'ядольне коліно. Стійкість до захворювання залежить контролюється полігенно.

Церкоспороз. Церкоспороз — одне з найбільш небезпечних та поширених захворювань буряка, яке викликається грибом *Cercospora beticola*. Сортів повністю стійких до хвороби не існує однак прояв в тій чи іншій мірі може варіювати. Реакція на ураження визначається групою генів (не менше, ніж 4—5 парами), причому за слабого ураження деякі гени неактивні або їх функції їх ослаблені; успадкованість складає 60—70%. Виявлені дві раси *C. beticola*,

причому раса 1 була вірулентна до всіх ліній буряка, а раса 2 проявляла диференціальну вірулентність до різних ліній.

Виділені три основні вогнища формування церкоспоростійких сортів буряка: північноадриатичний, північноамериканський і північнокавказький. При повторних реципрокних схрещуваннях дикорослого виду *V. maritima* з культурним буряком був одержаний початковий матеріал, стійкий до церкоспорозу. Ознака стійкості до церкоспорозу нерідко пов'язана із стійкістю до інших хвороб — чорної гнилі коріння, мозаїки, вірусної жовтяниці, курчавості верхівки.

У колекції ВІР є порівняно стійкі до церкоспорозу зразки цукрового буряка: Beta 242/5; Beta R-19 з Угорщини; Полі і Гібрид Полі з Болгарії; US 201 НН-10 із США; Первомайская 028 з Росії.

Пероноспороз. Хвороба викликається грибом *Peronospora schachtii*, що створює різні раси. Створення стійкого селекційного матеріалу було успішним на тлі штучного зараження у фазі проростків. При цьому спостерігалось посилення ознаки стійкості в подальших поколіннях, яка контролюється полігенною системою. Успішним виявляється добір на фоні штучного зараження селекційного матеріалу у фазі проростків.

Вірусні хвороби. У буряка поширені три вірусні захворювання — жовтяниця, мозаїка і кучерявість верхівки, з яких перша найбільш небезпечна. Вірусна жовтяниця викликається двома незалежними вірусами — жовтяниці і слабкої жовтяниці. Жовтяниця часто поширена в суміші з мозаїкою, причому шкідливість змішаної інфекції вища, ніж чистої. Основний носій цих захворювань — персикова попелиця *Myzus persicae*, носій кучерявості верхівки — клоп *Piesnia quadratum*. Джерелами стійкості є: до вірусної жовтяниці — дикорослий вид *V. maritima*, до вірусу кучерявості верхівки — *V. corolliflora* Zoss. У результаті добору найбільш стійких форм можна одержувати цінний вихідний матеріал. У ряді країн виділені стійкі до вірусів самозапильні лінії і шляхом їх схрещування створені гібридні сорти цукрового буряка, стійкі до вірусу жовтяниці (US Н-7 із США).

Нематоди. Сорти культурного буряка не володіють стійкістю до нематоди *Heterodera schachtii*. З диких видів перспективним є використання секції *Patellares*. Міжвидові гібриди *B. vulgaris* x *B. procumbens* в F1, як правило, стерильні. Шляхом щеплення сіянців на рослини культурного буряка і подальшого двократного беккросування вдається відновити фертильність, але імунітет при цьому значно послаблюється. Перспективним є перенесення окремих хромосом, відповідальних за імунітет, від дикорослих видів у культурні.

Форма звіту про виконання завдання

Звіт подається у формі пояснювальної записки в якій необхідно розкрити суть і основи генетики цукрових буряків.

Контрольні запитання та завдання

1. Назвати домінуючі та рецесивні морфологічні ознаки цукрових буряків .
2. Назвіть домінуючі та рецесивні фізіологічні ознаки цукрових буряків
3. Основні біохімічні ознаки цукрових буряків.

Додатки

Додаток 1

Список генів м'якої пшениці, відповідальних за основні господарсько-цінні ознаки та властивості

Символ	Хромосома	Ознака	Тип ознаки
1	2	3	4
B1, B2, B3, Hd	1D, 5A, 4B, 6B	Безостість-остистість	Домінантна-рецесивна
e1	7B	Ранньостиглість	Рецесивна
Glu	1A, 1B, 1D	Субодиниці глютеніна	
Hg	1A	Опушення колоскової луски	Домінантна
Hl, hl	4A	Опушення листка	Домінантна
lg-1, lg-2	2B, 2D	Відсутність лігули	Рецесивна
ms-1a, ms-1b, ms-1c, ms-2, ms-3	4A, 5A, 4D	Чоловіча стерильність	Рецесивна
Pc	7B	Антоціанове забарвлення стебла	Домінантна
Ppd1-3	2A, 2B, 2D	Нечутливість до фотоперіодизму	Домінантна
Q/q	5A	Скверхедний-спельтоїдний тип колосу	Домінантна/рецесивна
R-1, R-2, R-3	3A, 3B, 3D	Червоний колір зернівки	Домінантна
Rc-1...4	6B, 7A, 7B, 7D	Антоціанове забарвлення колеоптиля	Домінантна
Rf-1...5	1A, 1B, 6B, 6D, 7D	Відновлення фертильності при ЦЧС	Домінантна
Rg-1, Rg-2	1B, 1D	Червоний колір колоскової луски	Домінантна
rht-1, rht-2	4A, 4D	Короткостебельність	Рецесивна

1	2	3	4
SS	2A, 2B, 2D	Додаткові колоски	Домінантна
Tg	2D	Міцна колоскова луска	Домінантна
Tin	1A	Інгібітор кушіння	Домінантна
Vrd-1, Vrd-2, Vrd-3		Реакція на тривалість періоду яровизації (ТПЯ)	коротка ТПЯ — домінантна
W-1, w-1, W-2a, W-2b	2B, 2D	Восковий наліт	домінантна, рецесивна
Sr-1...Sr-37	Усі крім 1A, 4D, 5A, 5B	Стійкість до лінійної іржі (<i>Puccinia graminis</i>)	Домінантна
Lr-1...Lr-41	Усі крім 3A, 5A, 6A, 4D, 6D	Стійкість до бурої іржі (<i>Puccinia recondita</i>)	Домінантна
Yr-1..2, Yr-3a...3c, Yr-4a..4b, Yr-5...17	1B/1R, 1B(1R), 1B, 2A, 2B, 2D, 4B, 7B, 2D/M, 2AS	Стійкість до жовтої іржі (<i>Puccinia striiformis</i>)	Домінантна
Bt-1...Bt-10	1B, 2B, 2D	Стійкість до твердої сажки (<i>Tilletia tritici</i>)	Домінантна
Cre	2B	Стійкість до зернової нематоди (<i>Heterodera avenae</i>)	Домінантна
Crp	5B	Стійкість до гелмінтоспоріозу (<i>Cochliobolus sativus</i>)	Домінантна
Gb-1, gb-1, Gb-2...Gb-5	1A, 7D	Стійкість до злакової попелиці (<i>Toxoptera graminum</i>)	Домінантна
Pm1, Pm2, Pm3a...c, Pm4a..b, Pm5...12, Mld, Mlk	1A, 2A, 4A, 6A, 7A, 1B, 2B, 6B, 7B, 1D, 5D	Стійкість до борошнистої роси роси (<i>Erysiphe graminis</i>)	Домінантна
Ut-1...Ut-4	-	Стійкість до летючої сажки (<i>Ustilago tritici</i>)	Домінантна

Гени найбільш корисних ознак ячменю *Hordeum vulgare* L

Ознака	Домінантна ознака	Рецесивна ознака	Символи генів
1	2	3	4
Щільність колоса	Щільний	Рихлий	acr (ril)
Ширина листків	Вузькі	Нормальної ширини	Ang
Наявність антоціанів, катехінів	Наявні	Відсутні	ant1...ant24
Довжина ості	Довгі	Короткі	7 алелей ari
Наявність вушок	Наявні	Відсутні	aur-a
Ширина листків	Нормальні листки	Широкі листки	bb, bb3
Ширина листків	Широкі	Нормальної ширини	Bb2
Форма колоскової вісі	Негілляста	Гілляста	Bir
Колір алейронового шару	Блакитний	Білий	B1, B12, B14, B15 (комплементарні гени)
Ламкість колоскової осі	Ламка к	Неламка	Bt1, Bt2
Тип росту	Нормальний ріст	Карликовість	cud, lzd, min-en-min, nld, sid, sld, uz
Характер воскового нальоту листків	Сильний	Відсутній	26 генів cer-a...cer-y
Характер виколошування	Раннє	нормальне	Ea, Ea2, ea4, Ea5, ea7, ea _κ
Форма рослини	Нормальна	еректоїдна	ert-a...ert-z
Форма зернівки	Нормальна	Видовжена	Lgr
Наявність лігули	Наявна	Відсутня	Li
Характер кущистості	Нормальна	Низька	Lnt
Здатність до стеблуння	Багатостебловість	Одностебловість	us, us2

Плівчастість зерна	Плівчастозерність	Голозерність	N
1	2	3	4
Вміст лізину у зерні та тип поверхні ендосперму	Нормальний вміст лізину, гладкий ендосперм	Високий вміст лізину, зморшкуватий ендосперм	lys, lys2...lys6, lys3a
Тип ості	Зазубрені	Гладкі	R, R2...R4
Фертильність бокових колосків	Фертильні	Стерильні	I ⁿ — I ⁱ
Стійкість до фузаріозу F.blight	Сприйнятливість	Стійкість	Fb
Стійкість до кореневої нематоди H.avenae	Стійкість	Сприйнятливість	Ha1, Ha2
Стійкість до гельмінтоспоріозу H.gramineum і H.sativum	Стійкість	Сприйнятливість	Hg, Hg2, Hg3
Стійкість до борошнистої роси E.graminis hordei	Сприйнятливість	Стійкість	mlo1...mlo11
Стійкість до іржі ячм. P. hordei	Стійкість	Сприйнятливість	Rph1...Rph5, Rps4
Стійкість до вірусу жовтої мозаїки ячменю (ВЖКЯ)	Стійкість	Сприйнятливість	Rym1(Im1), Rym2(Im2)
Стійкість до твердої сажки ячменю U. Hordei	Стійкість	Сприйнятливість	uh3, uh4 Uh, Uh2
Стійкість до летючої сажки ячменю U. Nuda	Стійкість	Сприйнятливість	un7 Un, Un2...Un6

Додаток 3

Найбільш корисні фенотипові ознаки кукурудзи

Домінантна ознака	Рецесивна ознака	Символ	Хромосома
1	2	3	4
Антоціановий колір органів рослини	Зелений	A1, A2, B1, Bz1, Bz2, C2, P11, Pr1, R1	3L, 5S, 2S, 9S, 1L, 4L, 6L, 5L, 10L
Опушена піхва листка	Не опушена	Hs1	7S

1	2	3	4
Восковий наліт на листках сходів	Глянцеві сходи	G11.G118	2, 3, 4, 5, 8, 9
Нормальні рослини	Компактні напівкарлики	br1..br3, bv1, bv2, cr1, ct1, ct2, mi1, na1, na2, py1, rd1, rd2, td1	1L, 5L, 3S, 8, 1S, 1, 3L, 6L
Нормальні рослини	Карлики (dwarf)	d1..d3, d5	3S, 3, 9S, 2S
Карлики	Нормальний ріст	D8	1L
Нормальні вторинні кореневища	Відсутні	rt1	3S
Наявність лігули	Безлігульність	lg1, lg2	2S, 3L
Безлігульність	Наявність лігули	Lg3	3
Фертильність	Генна чоловіча стерильність	ms1..ms5, ms7..14, ms17, ms28, ms43	6, 9L, 3, 6S, 5, 7L, 8L, 1, 10L
Відновлення фертильності	ЦЧС cms-T	Rf1, Rf2	3, 9
- „ -	ЦЧС cms-S (M)	Rf3	2L
- “ -	ЦЧС cms-C	Rf4..Rf6	-
Нецукрові підвиди кукурудзи	Цукрова	su-1, su-2	4S 6L
Нормальний вміст амілози, 27 %	Збільшений вміст амілози	ael du1, du2,	5L, -, -
Невосковидна кукурудза	Восковидна	Wx	9S
Нормальний ендосперм	Крохмалистий ендосперм зі збільшеним вмістом лізину і метіоніну	fl-2	4S
Нормальний ендосперм	Тьмянний, борошністий енд-м зі збільшеним вмістом лізину 70 %	o1, o2, o5..o13	4, 7S, 7, 10L
Жовтий ендосперм	Білий	Y1	6L
Сприйнятливність до листкової попелиці	Стійкість до Aphis	aph 1	-
Стійкість до гельмінтоспоріозу	Сприйнятливність до H. Carbonum	Hm1, hm2	1L, 9L
Сприйнятливність до H. maydis	Стійкість до H. Maydis	rhm1	6S
Стійкість до вірусу кукурудзяної мозаїки	Сприйнятливність	Mv1	-
Стійкість до іржі Puccinia sorghi	Сприйнятливність	Rp1, Rp3..Rp6	

Список основних вивчених генетичних ознак гороху, які
використовуються у селекційному процесі

Символ алелі	Назва	Хромосома	Ознака
1	2	3	4
a — A	Anthocyaninhibition	1	Пригнічення утворення антоціану. пігментації стебел, квітів, бобів, насіння
acu - Acu	Acutifolius		Листочки з загостреною верхівкою
Aero-Aero	Supraeromaculata	1	Сильна сіра мозаїчністьприлистків і листочків
fl — Flw, Flv, Fl	Aeromaculata	6	Відсутність сірої мозаїчної плямистості
af -Af	Afilia	1	Безлисточковість
af tac	Circle heterofilia		“Хамелеон” — ярусна гетерофілія
bl - Bl	Incerata	4	Відсутність воскового нальоту
brac - Brac	Frondosus		Квітки з великими приквітниками
coh — Coh	Brevi-internodium	5	Скорочення міжвузлів
cona — Cona	“ __ “	6	“ __ “
cot - Cot	“ __ “	1	“ __ “
cov - Cov	Coeruleovirens	5	Темно-сизо-зелений колір листків
cpa - Cpa	Concavum		Вигнута форма боба
def - Def	development funiculus	7	Зростання сім'яніжки зі ступкою боба
det - Det	Determinante-type	5	Детермінантний тип росту стебла
dn — Dn	Day neutralis		Нечутливість до довжини дня
dne – Dne	“ __ “	3	„ — „
sn – Sn	“ __ “	2	“ __ “ ранне цвітіння
Hr - hr	High response to photoperiod	3	Висока чутливість до фотоперіоду

1	2	3	4
E — e	Earliness	6	Ранне зацвітання
fa 1,2 — Fa 1,2	Fasciata	4	Фасціація стебла
fas — Fas	“ — “	3	“ — “
fn — Fn	Flower-number	2	Збільшення квіток в китиці
fna — Fna	“ — “	4	“ — “
fo — Fo	Folia oblonga	4	Збільшення індекса довжина / ширина прилистків, листочків, чашолистиків
fom — Fom	“ — “	1	“ — “
fob — Fob	“ — “		Редукція ширини та ін.
1	2	3	4
fol — Fol	“ — “	1	“ — “
Him — him	Hilum major	1	Широкий рубчик
ho — Ho	Horisontal branches		Пазушні пагони ростуть горизонтально
i - I	Cotyledons green	1	Зелені сім'ядолі
lat - Lat	Latum	4	Збільшена площа прилистків і листочків удвічі
le — led - Le	Brevi-internodium	4	Короткі міжвузля, корені, темні листки і боби, пізне цвітіння
lh - Lh	“ — “		Короткі міжвузля
lk - Lk	“ — “		“ — “
lm - Lm	“ — “	6	“ — “
ls - Ls	“ — “		“ — “
lw - Lw	“ — “		“ — “
n - N	Pod-well verythick	4	Дуже товсті стулки бобу
nod 1, 2 - Nod	Many nodules		Багато бульбочок
p - P	Pod-wellsclerenchyma	6	Пергаментний шар окремимисмугами, біб на вигляд цукровий
v - V	“ — “	4	“ — “
ppvv	Absence of parchent layer	4, 6	Відсутність пергаментного шару в бобі
Pl - pl	Black hilum	6	Чорний рубчик

1	2	3	4
r - R	Rugosus	7	Насіння зморшкувате, крохмальні зерна складні
rb - Rb	“ — “	3	Насіння зморшкувате, крохмальні зерна прості
st - St	Stipules reduced	3	Редуковані прилистки
sym-1—17	Symbiotic nitrogen fixation		Гени бульбочкоформування
tac - Tac	Tendrilled acacia		Листки з апікальним листочком і 0—2 вусиками
tlw, tlpet - Tl	Clavícula	7	Листочки замість вусиків
af tl		1, 7	Багатократно непарнопірчастий
wa, was, wb, wel, wex, win, wp, wsp	Waxless	2, 3, 4, 6, 7	Повна або часткова відсутність воскового нальоту

Додаток 5

Ідентифіковані гени і донори олігогенної стійкості до хвороб у гороху

Збудник хвороби	Ген стійкості	Хромосома, (зчеплення з ін. генами)	Донори стійкості
1	2	3	4
<i>Arhanomyces euteiches</i> (Афаномікоз)	Домінантний	(Le, A або Pl)	G213 Capella — толернт.
<i>Ascochyta pisi</i> (Блідоплямистий Аскохітоз)	Rap1 Rap2 Rap3 Rap4	IV (Le?) I (I, Gri) IV (Le?)	Nicolson, Rondo Servo (vir 5072)
<i>Ascochyta pinodes</i> сін. <i>Mycosphaerella pinodes</i> (Темноплямистий аскохітоз)	Rmps1, Rmps2, Rmps3, Rmps4 Rmpf1, Rmpf2, Rmpf3, Rmpf4	IV	Jl 103, Jl 252, Jl 1089, Jl 96 Jl 103, Jl 252, Jl 1089
<i>Erysiphe pisi</i> (Борошнеста роса)	Er1 Er2	III (Bra)	Jl 210, Jl 1210 Jl 2480
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>pisi</i> (Фузаріозне в'янення) раса 1 раса 2 раса 4 раса 5 раса 6	Fw1 Fw2 Рецесивний Fw5 / Fw1 Fw3	IV (td-Fw-Br) IV IV	NGB 1741

1	2	3	4
Peronosporosa syringae pv.pisi (Несправжня борошниста роса)	Rpv 1 Rpv 2 Rpv	I (d-Rpv-af)	NGB 1363, 1396 NGB 1363 NGB 1527
Pseudomonas syringae pv.pisi (Бактеріоз раси 1—7)	5 доміантних 1 рецесивний		Messire p.1,2,3,5 Fortuna— горизон. ст-сть до усіх рас, крім 6; P.abyss. (JI2202, JI 1640) — ст.-сть до усіх 7 рас
Вірус жовтої мозаїки квасоли (BYMV) і звичайної мозаїки гороху (PCMV)	mo	II (K-5-mo) (wb-K-Pgm-p2-mo (mo-2-sbm))	NGB 1737
Вірус деформуючої мозаїки гороху (PEMV)	En	III (Adh-1-En - s t)	NGB 2176
Вірус мозаїки листків гороху (PLMV)	Pmv		
Вірус скручування листків гороху (PLRV)	Lr		NGB 2066
Вірус мозаїки насіння гороху (PSbMV)	sbm1 sbm2 sbm3 sbm4	VI (wlo2-sbm1) VI (Pl-sbm1-P) II (mo-sbm2)	NGB 1778

Додаток 6

Основні господарсько-цінні ознаки соняшника

Ознака	Доміантний	Рецесивний
1	2	3
Забарвлення стебла та листя(T> t)	Антоціанове	Зелене
Опушеність верхівки стебла	Значна опушеність	Слабка опушеність
Висота рослин	Нормальна висота	Короткостебловість
Зубчастість листків	Груба	Дрібна

1	2	3
Орієнтація кошика у просторі (Hba, Hbb, Hbc, Hbd)	Прямостоячий кошик	Різна ступінь пониклості кошика
Форма кошика	Пласка	Деформована
Колір сім'янки	Білий	Інші кольори
Забарвлення пиляків	Помаранчеві	Безбарвні
Забарвлення пилку	Жовте	Безбарвне
Форма крайових квіток	Язичкова	Трубчаста форма
Колір листкової обгортки (dg)	Зелений	темно-зелений
Забарвлення листків (Cg1, Cg2, Cg3, Cg4)	Зелене	світло-, темно-зелене
Смугастість плодової оболонки	+	-
Наявність рубчика на сім'янці	-	+
Пухирчастість листя (Clb – clb)	Слабка	Сильна
Форма черешка (er1, er2)	Звичайний	Еректоїдний
Панцирність сім'янки	+	-
Лузжистість	Груба	Тонка
Колір сім'янки	Білий, чорний, коричневий	Усі інші
Колір смужок на сім'янках та сім'янок	білий з чорними смужкам, чорний з білими смужками, чорний з сірими смужками, коричневий з білими смужками	чорний з білими смужками, чорний з сірими смужками, коричневий з білими смужками, сірий з білими смужками
Ядерна чоловіча фертильність/стерильність $M_{s10} > m_{s10}$ $10M_{s11} > m_{s11}$	Ядерна чоловіча фертильність	Ядерна чоловіча стерильність

Рекомендована література

Базова

1. М.М.Чекалін, В.С.Тищенко, М.В.Баташова. Селекція і генетика окремих культур. – ООО Фора, – 2008. – 287 с.
2. Спеціальна селекція і насінництво польових культур /За ред. акад. Кириченка В.В.// Навчальний посібник.–Харків.–2010
3. Спеціальна селекція польових культур/ За ред. М.Я. Молоцького// Навчальний посібник. – Біла Церква.–2010.–368 с.
4. М.В.Роїк. Буряки. – К. – 2001. – С.1-55.

Допоміжна

1. Генетика культурних рослин: Зернові культури. Під ред. В. Д.Кобылянского, Т. С. Фадеевой. – Л.: Агропромиздат. – 1986. –264 с.
2. Генетика культурних рослин: Кукуруза, рис, просо, овес. Під ред. В. Ф. Дорофеева, Т. С. Фадеевой, В. И. Буренина. – Л. Агропромиздат. – 1990. –284 с.
3. Генетика культурних рослин: Зернобобові, овочеві, багачеві. Під ред. Т. С. Фадеевой, В. И. Буренина. – Л. Агропромиздат . – 1990. – 278 с.
4. Генетика культурних рослин. Лен, картофель і др. Під ред. В. Н. Драгавцева –Л. – Агропромиздат. – 1998. – 269 с.
5. Частна селекція польових культур. Під ред. Коновалова Ю.Б. М. – Агропромиздат. Учебники для вузів. – 1990. – 543 с.