

ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΒΕΛΤΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ (εφαρμογές)

1-

3

ΚΛΑΣΙΚΗ ΒΕΛΤΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ

4

Τα κυρίαρχα γνωρίσματα που απασχολούν τους βελτιωτές είναι τα κατ' εξοχή ποσοτικά γνωρίσματα της παραγωγικότητας, της προσαρμοστικότητας και της σταθερότητας συμπεριφοράς των ποικιλιών.

Η παραγωγή καρπού ή βιομάζας ή ινών ή οποιουδήποτε άλλου προϊόντος αποτελεί προτεραιότητα καθώς κυρίως αυτή αντανακλά στο τελικό οικονομικό αποτέλεσμα για το γεωργό ώστε να έχει κίνητρο να καλλιεργήσει μια ποικιλία. Το δυναμικό παραγωγικότητας ενός γονοτύπου εκφράζεται φαινοτυπικά από τη μορφολογική ευρωστία και τις φυσιολογικές λειτουργίες του φυτού, ενώ γενετικά είναι ένα σύνθετο ποσοτικό γνώρισμα που αλληλεπιδρά με το περιβάλλον.

Η προσαρμοστικότητα των ποικιλιών αναφέρεται στην ικανοποιητική συμπεριφορά σε διάφορα περιβάλλοντα (διατοπική και διαχρονική σταθερότητα). Η σταθερότητα καθιστά τις ποικιλίες αξιόπιστες και είναι το κυριότερο κριτήριο αποδοχής τους από τη γεωργική πράξη. Αυτό καθιστά το έργο του βελτιωτή περισσότερο πολύπλοκο, καθώς απαιτεί διατοπική και διαχρονική αξιολόγηση των υλικών του σ' όλα τα στάδια του βελτιωτικού προγράμματος.

Διάφορα άλλα γνωρίσματα επιδιώκεται να βελτιωθούν, όπως αντοχή σε διάφορες ασθένειες και έντομα (βιοτικές καταπονήσεις), αντοχή σε αβιοτικές καταπονήσεις (ακραίες θερμοκρασίες, ξηρασία, αλατότητα εδάφους κλπ), πρωιμότητα ωρίμανσης, μειωμένη καρπόπτωση, αρχιτεκτονική φυτού, βελτίωση της ποιότητας κλπ

5-6

Λόγω της πολυπλοκότητας των γνωρισμάτων που ενδιαφέρουν τη γεωργία, διάφοροι γενετικοί και μη γενετικοί παράγοντες επηρεάζουν τη φαινοτυπική έκφραση των γονοτύπων και δημιουργούν δυσκολίες στην αναγνώριση, από το φαινότυπο, των υπέρτερων γονοτύπων και αναγκάζουν τον βελτιωτή να επιλέγει μεγάλο αριθμό γονοτύπων.

7

Καθώς ένα βελτιωτικό πρόγραμμα είναι μακρόχρονο, το πρώτο στάδιο του εντοπισμού ή δημιουργίας γενετικής παραλλακτικότητας είναι πολύ σημαντικό για την επιτυχία του κατάληξη. Ο βελτιωτής με την εμπειρία του επιλέγει υλικά που πραγματικά περιέχουν ευνοϊκή γενετική παραλλακτικότητα (πχ φυσικοί πληθυσμοί) ή η διασταύρωσή τους οδηγεί στη δημιουργία νέας γενετικής παραλλακτικότητας.

Από τη στιγμή που δημιουργείται η γενετική παραλλακτικότητα αυτή αξιοποιείται με επιλογές γονοτύπων και απογονική αξιολόγησή τους. Η εναλλαγή επιλογή – απογονική αξιολόγηση είναι συνεχής για αρκετές γενεές γεωργικού πειραματισμού (μέχρι και επτά με οκτώ). Αποσκοπεί με την επιλογή στην αναγνώριση υπέρτερων γονοτύπων με βάση το φαινότυπό τους, ενώ με απογονική αξιολόγηση διερευνάται εάν η υπεροχή τους είναι κληρονομήσιμη. Στη φάση αυτή κρίσιμη είναι η μεθοδολογία βελτίωσης που εξαρτάται από το είδος του φυτού και τα χαρακτηριστικά που επιδιώκεται να βελτιωθούν, καθώς και η επιλογή των περιοχών όπου εφαρμόζεται ο γεωργικός πειραματισμός. Στο τέλος της φάσης αυτής ο βελτιωτής καταλήγει σε γονοτύπους που ενδεχόμενα μπορούν να αποτελέσουν νέες ποικιλίες.

Μετά από τελικές πειραματικές δοκιμές πιστοποίησης ότι πράγματι οι νέες ποικιλίες είναι διακριτές από άλλες ποικιλίες, έχουν επιθυμητά αγρονομικά χαρακτηριστικά που είναι κληρονομήσιμα, ακολουθεί η ταυτοποίηση και εγγραφή τους στο εθνικό και κοινοτικό κατάλογο ποικιλιών ώστε να είναι εμπορεύσιμες. Αμέσως μετά την εγγραφή τους μπορούν να μπουν στη διαδικασία της σποροπαραγωγής ώστε οι μικρές διαθέσιμες ποσότητες σπόρου της νέας ποικιλίας να πολλαπλασιαστούν σε επίπεδα που να ικανοποιούν τις ανάγκες της γεωργικής πράξης.

8

Φυσική γενετική παραλλακτικότητα, που είναι άμεσα αξιοποιήσιμη ως αφετηρία ενός βελτιωτικού προγράμματος, κυρίως απαντάται σε παραδοσιακές ποικιλίες (τοπικοί πληθυσμοί). Μια παραδοσιακή ποικιλία όταν άρχισε να καλλιεργείται πιθανά εμπεριείχε γενετική παραλλακτικότητα. Στη πορεία καλλιέργειάς της προστέθηκε νέα παραλλακτικότητα που προέκυψε από αναμίξεις, τυχαίες διασταυρώσεις και μεταλλάξεις.

Η συνήθης πρακτική στα βελτιωτικά προγράμματα είναι η δημιουργία παραλλακτικότητας μέσω διασταυρώσεων, ιδιαίτερα σε είδη που μέχρι σήμερα έχουν υποστεί σημαντική βελτίωση. Σε τέτοια είδη η βελτίωση έχει ήδη δημιουργήσει μεγάλο αριθμό ποικιλιών, έχουν σχεδόν εξαλειφθεί οι παραδοσιακοί πληθυσμοί, άρα η παραλλακτικότητα στο είδος εντοπίζεται κυρίως στην παραλλακτικότητα μεταξύ των ποικιλιών του. Αυτή για να αξιοποιηθεί απαιτείται να γίνουν διασταυρώσεις που αρχικά θα δημιουργήσουν F_1 υβρίδια και στη συνέχεια ετερογενείς F_2 πληθυσμούς που αποτελούν το αρχικό υλικό 'βάσης' για την εφαρμογή επιλογών. Το μέγεθος της γενετικής παραλλακτικότητας στην F_2 εξαρτάται από τον αριθμό των γονιδιακών θέσεων στις οποίες διαφέρουν οι δύο γονείς. Όσο μεγαλύτερη είναι η γενετική απόκλιση των γονέων τόσο μεγαλύτερη παραλλακτικότητα θα προκύψει.

9

Με αφετηρία ένα πληθυσμό που είναι 100% ετερόζυγος, απαιτούνται 6-7 γενεές αυτογονιμοποίησης ώστε να προσεγγίσουμε την πλήρη ομοζυγωτία. Αυτός είναι ο βασικός λόγος που τα βελτιωτικά προγράμματα είναι μακρόχρονα, ώστε οι επιλεγόμενοι γονότυποι να σταθεροποιηθούν γενετικά.

10-17

Στην τυπική μέθοδο, το γενικό σχήμα ενός βελτιωτικού προγράμματος (γενεαλογική επιλογή) περιλαμβάνει τη διασταύρωση δύο γονέων για τη δημιουργία γενετικής παραλλακτικότητας (F_2), την επιλογή ενός αριθμού φυτών στην F_2 , τον αξιολόγηση των απογόνων των επιλεγόμενων φυτών και την επιλογή νέων (F_3), επανάληψη επιλογών και απογονικής αξιολόγησης (F_4 και F_5), και την αξιολόγηση των τελικών επιλογών (F_6 - F_{12}).

18

Η γενεαλογική επιλογή στα αυτογονιμοποιούμενα φυτά οδηγεί σε ποικιλίες «καθαρές σειρές» (πχ πιπεριά, βαμβάκι). Στα σταυρογονιμοποιούμενα με εφαρμογή ελεγχόμενων αυτογονιμοποιήσεων στις διαδοχικές γενεές οδηγεί σε καθαρές σειρές, που στη συνέχεια με διασταυρώσεις δίνουν υβρίδια (πχ καλαμπόκι), ενώ αν δεν εφαρμοστεί ελεγχόμενη επικονίαση το αποτέλεσμα είναι βελτιωμένοι πληθυσμοί.

19 – 29

Τα τελευταία χρόνια, έχει αναπτυχθεί μια καινοτόμος μέθοδος κλασικής βελτίωσης από Έλληνες ερευνητές. Δύο είναι οι βασικές διαφορές από την τυπική μέθοδο. Η πρώτη που αποτελεί τη βασική και απαραίτητη αρχή, είναι η επιλογή με μεγάλες αποστάσεις μεταξύ των φυτών (γονοτύπων) ώστε να εξασφαλίζεται έλλειψη ανταγωνισμού. Η δεύτερη, επίσης σημαντική αλλά μικρότερης σημασίας

ας, ότι γίνεται σε καινοτόμα σχέδια πειραματισμού με συστηματική διάταξη των γονοτύπων ώστε να εξασφαλίζουν τη μέγιστη δυνατή αντικειμενικότητα στη σύγκρισή τους.

30

ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ ΜΟΡΙΑΚΩΝ ΔΕΙΚΤΩΝ ΣΤΗ ΒΕΛΤΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ

31

32

Πολλά βελτιωτικά προγράμματα βασίζονται στη γενετική ποικιλότητα των τοπικών πληθυσμών. Οι καλλιεργούμενοι τοπικοί πληθυσμοί είναι συνήθως λιγότερο παραγωγικοί από τις εμπορικές ποικιλίες, από τη άλλη όμως είναι καλύτερα προσαρμοσμένοι στις ιδιαιτερότητες των εδαφοκλιματικών συνθηκών, ενώ παράγουν προϊόντα υψηλής αξίας. Στη βελτίωση φυτών είναι αναγκαίο να αξιοποιείται η γενετική ποικιλότητα για τη δημιουργία νέων ποικιλιών, συνεπώς, τέτοιοι πληθυσμοί αποτελούν πολύτιμο γενετικό υλικό. Μάλιστα, περισσότεροι από ένας τοπικοί πληθυσμοί μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να διευρυνθεί η γενετική βάση του υλικού εκκίνησης και κατ' επέκταση και των ποικιλιών που θα προκύψουν από ένα βελτιωτικό πρόγραμμα. Οι βελτιωτές συλλέγουν τοπικούς πληθυσμούς και τους αξιολογούν για να εντοπίσουν τους καταλληλότερους ως υλικά εκκίνησης. Μια πρώτη επιθυμητή γνώση είναι η γενετική συγγένεια μεταξύ τους ώστε να εστιάσουν σε αυτούς που αποκλίνουν.

Σε μια τέτοια μελέτη, διερευνήθηκε η γενετική συγγένεια 19 τοπικών πληθυσμών φασολιού διαφορετική γεωγραφική προέλευση, με στόχο την διερεύνηση της γενετικής απόκλισης με δείκτες RAPD. Χρησιμοποιήθηκαν τελικά 11 εκκινητές για την ενίσχυση στην PCR τμημάτων DNA που είχε απομονωθεί από φύλλα 10 φυτών από κάθε πληθυσμό. Στην ηλεκτροφόρηση προέκυψαν συνολικά 118 ζώνες από τις οποίες οι 56 ήταν πολυμορφικές (διέφεραν μεταξύ των πληθυσμών). Στην εικόνα 15.13 συνοψίζονται τα αποτελέσματα με τη μορφή δενδρογράμματος. Πληθυσμοί με κοινή γεωγραφική προέλευση (πχ FY1 και FY2 ή C1 και C2) εμφανίζουν το μεγαλύτερο συντελεστή ομοιότητας. Επίσης με βάση το συντελεστή ομοιότητας οι πληθυσμοί ταξινομούνται σε τέσσερις ομάδες. Παρατηρούνται πληθυσμοί με κοινή γεωγραφική προέλευση που ανήκουν σε διαφορετική ομάδα και αποκλίνουν γενετικά (πχ P5 και P4) που σημαίνει ότι υπάρχει πιθανότητα να διαφέρουν γενετικά. Επίσης υπάρχουν πληθυσμοί με διαφορετική γεωγραφική προέλευση που συγκλίνουν γενετικά (πχ FY1 και FY2 με P6 και F4). Στην περίπτωση αυτή, η γενετική ομοιότητα μπορεί να οφείλεται σε πιθανή μεταφορά ενός πληθυσμού από περιοχή σε περιοχή. Συνεπώς, για τους συγκεκριμένους εκκινητές, ο βελτιωτής έχει μια πρώτη γνώση για τη γενετική συγγένεια των πληθυσμών ώστε στο πρόγραμμά του να συμπεριλάβει γενετικά αποκλίνοντες. Πρέπει να επισημανθεί ότι μια τέτοια μελέτη είναι μεν ακριβής γενετικά, όμως έχει απόλυτα ενδεικτικό χαρακτήρα γιατί αφορά συγκεκριμένους εκκινητές και συνεπώς αντίστοιχες γενετικές θέσεις στο γονιδίωμα του φυτού. Μια παρόμοια μελέτη στους ίδιους πληθυσμούς με άλλους εκκινητές δεν αποκλείεται να έδινε διαφορετικά αποτελέσματα.

33

Πολύ όμως σημαντική είναι η διερεύνηση της ενδο-ποικιλιακής παραλλακτικότητας. Πριν την ανάπτυξη της μοριακής γενετικής πεποιθήση των βελτιωτών ήταν ότι οι μονογονοτυπικές ποικιλίες έχουν ένα γενότυπο που με κατάλληλες προϋποθέσεις μπορεί να διατηρηθεί σταθερός. Σήμερα όμως γνωρίζουμε ότι το γένωμα δεν είναι στατικό αλλά έχει ενδογενείς γενετικούς μηχανισμούς που ανασυνδυάζουν το γενετικό υλικό, δημιουργώντας νέα παραλλακτικότητα. Για παράδειγμα, σε μια έρευνα χρησιμοποιήθηκαν SSR δείκτες για να διερευνηθούν οι γενετικές διαφορές έξι καθαρών σειρών καλαμποκιού, ευρέως γνωστών (με συμμετοχή σε εμπορικά υβρίδια). Οι ερευνητές, για κάθε σειρά είχαν γενετικό υλικό από οκτώ διαφορετικές πηγές (πανεπιστήμια και ιδιωτικές εταιρεί-

ες των ΗΠΑ). Αυτό σημαίνει ότι η μελέτη συμπεριέλαβε DNA από συνολικά 48 γενετικά υλικά. Χρησιμοποιήθηκαν 44 εκκινητές με γνώμονα την ιδιότητα να ανιχνεύουν μοναδικές γονιδιακές θέσεις, την ικανότητα να καλύπτουν ευρέως το γένωμα και να έχουν υψηλά επίπεδα πολυμορφισμού. Από τη συνολική γενετική παραλλακτικότητα που προέκυψε, κατά μέσο όρο το 12,2% προερχόταν από γενετικές διαφορές εντός των καθαρών σειρών. Συγκεκριμένα, το 7,6% προερχόταν από διαφορές μεταξύ των διαφορετικών προελεύσεων, κάτι που απεικονίζεται στην εικόνα 15.14 για τρεις από τις έξι καθαρές σειρές, και το 4,6% από γενετικές διαφορές μέσα σε μια καθαρή σειρά της ίδιας προέλευσης. Τα επίπεδα αυτά ενδο-ποικιλιακής παραλλακτικότητας αξιολογήθηκαν σημαντικά ώστε να επηρεάζουν τη γενετική σταθερότητα των υβριδίων στα οποία συμμετέχουν οι σειρές ως γονείς.

Μελέτες παρόμοιες με την προηγούμενη έχουν αναδείξει και σε άλλα είδη σημαντική γενετική παραλλακτικότητα εντός ποικιλιών. Σε μια έρευνα με τέσσερις καθαρές σειρές ηλιάνθου, η τεχνική RFLP αποκάλυψε σημαντική γενετική παραλλακτικότητα σε τρεις από αυτές (Zhang et al., 1995). Στο ρύζι βρέθηκε σημαντική παραλλακτικότητα μέσα σε πέντε από τις 17 καθαρές σειρές που μελετήθηκαν με δείκτες RFLP και σε 24 από τις 64 που μελετήθηκαν με μικροδορυφόρους (Olufowote et al., 1997). Στη σόγια βρέθηκε σημαντική ενδο-ποικιλιακή παραλλακτικότητα, σε δύο ποικιλίες με δείκτες RFLP (Roth et al., 1989) και σε τρεις ποικιλίες με δείκτες SSR (Yates et al., 2012). Τα ευρήματα αυτά εγείρουν προβληματισμό ως προς τις τεχνικές διαχείρισης του σπόρου βελτιωτή για επίλεκτες εμπορικές ποικιλίες, με στόχο την αποφυγή γενετικής υποβάθμισης της ποικιλίας. Απαιτούνται κατάλληλες τεχνικές διαχείρισης της ποικιλίας ώστε να προσαρμόζεται στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες και να εξασφαλιστεί η διατήρηση της εμπορικής της αξίας μακροπρόθεσμα. Αυτό το ζήτημα αναλύεται στην ενότητα για τα ειδικά θέματα βελτίωσης.

34

Στην εικόνα απεικονίζεται ένας τρόπος προσδιορισμού ενός γονιδίου ανθεκτικότητας σε μια ασθένεια με τη χρήση δεικτών SSR. Διασταυρώνοντας ένα ανθεκτικό φυτό με ένα ευαίσθητο ο πολυμορφισμός που προκύπτει στους απογόνους αποκαλύπτει τη σύνδεση του γονιδίου ανθεκτικότητας (Λ) με την επανάληψη E4.

35

Οι μοριακοί δείκτες αξιοποιούνται για τον εντοπισμό ευρύτερων χρωμοσωμικών περιοχών που συνδέονται με ποσοτικά γνωρίσματα. Μια τέτοια περιοχή συνιστά ένα γενετικό τόπο ποσοτικού γνωρίσματος (QTL, quantitative trait loci). Οι δείκτες αυτοί χρησιμοποιούνται στη συνέχεια για αξιολόγηση γονοτύπων ως προς την πιθανότητα να φέρουν τις περιοχές αυτές.

Στα ποσοτικά γνωρίσματα που κυρίως αφορούν την βελτίωση φυτών, οι περιβαλλοντικές επιδράσεις και οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ αλληλομόρφων και μη αλληλομόρφων γονιδίων, σε συνδυασμό με τον μεγάλο αριθμό γονιδιακών θέσεων που εμπλέκονται, δυσκολεύουν την αναγνώριση υπέρτερων γονοτύπων. Από τη σκοπιά αυτή η μοριακή ταυτοποίηση χρωμοσωμικών περιοχών του συνόλου του γενώματος που αντιστοιχούν σε μεμονωμένες γονιδιακές θέσεις ή ευρύτερα τμήματα με περισσότερες γονιδιακές θέσεις, προσφέρουν χρήσιμες πληροφορίες στο βελτιωτή. Οι μοριακοί δείκτες προσφέρονται για τέτοιου είδους μελέτες με τις οποίες ταυτοποιούνται διάφορες χρωμοσωμικές περιοχές που φέρουν ένα ή περισσότερα από τα γονίδια που συνεισφέρουν σε ένα ποσοτικό χαρακτηριστικό.

36

Η εικόνα δείχνει τα QTLs στην τομάτα που αφορούν τη σύσταση του καρπού σε διάφορες ενώσεις. Οι κύκλοι (διαφορετικό χρώμα για κάθε γνώρισμα) αντιστοιχούν στις θέσεις του γονιδιώματος που

αφορούν το γνώρισμα. Το μέγεθος του κύκλου είναι ανάλογο του αριθμού QTLs που εμπλέκονται στο γνώρισμα.

37

Ο χάρτης σύνδεσης QTL στο κριθάρι για την αντοχή του στην αρρώστια «σκωρίαση» που οφείλεται στο μύκητα *Puccinia striiformis*. Από τα 7 χρωμοσώματα μόνο τα χρ. 2 & 5 δεν εμπλέκονται στο γνώρισμα.

38

ΜΟΡΙΑΚΗ ΒΕΛΤΙΩΣΗ - Marker Assisted Selection (MAS)

39

Η βελτίωση φυτών χειρίζεται κυρίως πολυσύνθετα (ποσοτικά) γνωρίσματα που ελέγχονται από ασύνδετους και συνδεδεμένους γονιδιακούς τόπους. Περιβαλλοντικοί αλλά και γενετικοί παράγοντες επηρεάζουν τη φαινοτυπική έκφραση των ποσοτικών γνωρισμάτων. Καθώς μεγάλο μέρος της φαινοτυπικής παραλλακτικότητας δεν είναι γενετικής φύσης (προέλευσης) τα γνωρίσματα αυτά επιδεικνύουν μειωμένη κληρονομικότητα. Επίσης, η μειωμένη κληρονομικότητα είναι απόρροια και γενετικών παραγόντων όπως κυριαρχικές και επιστατικές γονιδιακές δράσεις, σύνδεση γονιδιακών τόπων, κλπ. Η μειωμένη κληρονομικότητα έχει ως συνέπεια τη μειωμένη αποτελεσματικότητα επιλογής. Ο βελτιωτής αναγκάζεται να επιλέγει μεγάλο αριθμό φυτών (γονοτύπων) ευελπιστώντας ότι μεταξύ αυτών βρίσκονται και κάποιοι που κληρονομούν στους απογόνους τους τα γνωρίσματα για τα οποία ξεχώρισαν φαινοτυπικά. Για αυτό ακολουθεί η απογονική αξιολόγηση ώστε να γίνει νέα επιλογή. Η δυσκολία γιγαντώνεται όταν γίνεται επιλογή για περισσότερα από ένα γνωρίσματα (το πιο συνηθισμένο) όταν αυτά σχετίζονται με αρνητικό τρόπο (δηλ. προσπαθώντας να βελτιώσεις το ένα να υποβαθμίζεται το άλλο).

Στο πρόβλημα αυτό ουσιαστική συμβολή προσφέρει η μοριακή γενετική. Μπορεί με ακρίβεια να προσδιορίσει ποιοι από τους επιλεγόμενους γονότυπους έχουν τα επιθυμητά γονίδια, κάτι που κυρίως ισχύει για μονογονιδιακά γνωρίσματα με απλή κληρονομικότητα. Με τον τρόπο αυτό θα μειώσει την ανάγκη για πολλές επιλογές και ταυτόχρονα θα βελτιώσει την αποτελεσματικότητα της επιλογής.

40

Για την αξιοποίηση των μοριακών δεικτών είναι αναγκαίοι οι χάρτες σύνδεσης.

Οι χάρτες σύνδεσης δείχνουν για διάφορες περιοχές του γονιδιώματος με ποιους δείκτες είναι συνδεδεμένες. Πχ η κόκκινη περιοχή είναι συνδεδεμένη με το δείκτη a, η καφέ με τον b κοκ. Έτσι διευκολύνουν την επιλογή του κατάλληλου δείκτη.

Υποθετικά, η κόκκινη περιοχή είναι συνδεδεμένη με το δείκτη a και το χρώμα του καρπού. Εάν προκύπτει αποτέλεσμα υβριδισμού το χρώμα του καρπού είναι κόκκινο, ενώ όταν δεν παρατηρείται υβριδισμός είναι κίτρινο.

Επίσης, η γαλάζια χρωμοσωμική περιοχή είναι συνδεδεμένη με το δείκτη d και το ύψος του φυτού. Όταν η μεταχείριση με κατάλληλο ένζυμο και ηλεκτροφόρηση δίνει μία ζώνη υβριδισμού το φυτό είναι ψηλό, και όταν δίνει δύο ζώνες υβριδισμού το φυτό είναι κοντό.

41

Η επιλογή μέσω μοριακών δεικτών αναφέρεται σε μια διαδικασία με την οποία η τεχνική των μοριακών δεικτών ενσωματώνεται σε ένα κλασικό πρόγραμμα βελτίωσης. Αν θεωρήσουμε ότι το τυπικό βελτιωτικό πρόγραμμα με αφετηρία μια F₂, η γενεαλογική επιλογή περιλαμβάνει μεγάλο α-

ριθμό γονοτύπων στις διαδοχικές γενεές, κυρίως όταν αφορά ποσοτικά γνωρίσματα λόγω της μικρής τους κληρονομικότητας. Οι μοριακοί δείκτες δίνουν τη δυνατότητα εντοπισμού των γονοτύπων που φέρουν τα γνωρίσματα με τα οποία είναι συνδεδεμένοι. Συνεπώς, η αξιοποίηση των μοριακών δεικτών μειώνει σημαντικά τον αριθμό των επιλεγόμενων γονοτύπων από τις πρώτες γενεές αλλά και σε αυτές που ακολουθούν, ενώ ταυτόχρονα καθιστά την επιλογή για τα γνωρίσματα αυτά ακριβέστερη. Η απογονική αξιολόγηση γίνεται για τα υπόλοιπα αγρονομικά γνωρίσματα που δεν είναι εφικτό να εντοπιστούν με τη μοριακή τεχνική. Η επιλογή μέσω δεικτών ουσιαστικά ξεκινά από το προπαρασκευαστικό στάδιο δημιουργίας γενετικής παραλλακτικότητας, οπότε ελέγχεται ότι τουλάχιστο ένας από τους γονείς της αρχικής διασταύρωσης της F1 είναι φορέας του δείκτη DNA για το επιθυμητό γνώρισμα. Τα φυτά της F1 επίσης αξιολογούνται μοριακά ώστε για το σχηματισμό της F2 να συγκομιστούν μόνο φυτά που φέρουν το δείκτη DNA. Στην F2 γίνεται διαλογή με μοριακούς δείκτες σε ένα μεγάλο αριθμό εν δυνάμει επιλεγόμενων γονοτύπων και τελικά επιλέγονται μόνο τα φυτά τα φυτά στο DNA των οποίων οι δείκτες υβριδίζονται. Η διαχείριση αυτή έχει ως αποτέλεσμα να προκύψει μικρότερος αριθμός F3 σειρών για απογονική αξιολόγηση στην επόμενη γενεά σε σχέση με τυπική γενεαλογική επιλογή. Στην F3 γενεά απομονώνεται DNA από τα εν δυνάμει επιλέξιμα φυτά των καλύτερων απογονικών σειρών, αναλύεται με τους μοριακούς δείκτες και επιλέγονται μόνο όσα φυτά έχουν τα επιθυμητά για τους δείκτες αλληλόμορφα. Η ίδια τακτική εφαρμόζεται και σε επόμενες γενεές, ενώ στις προχωρημένες γενεές δίνεται έμφαση σε γονοτύπους που είναι ομοζύγωτοι για τα επιθυμητά αλληλόμορφα του μοριακού δείκτη. Το αποτέλεσμα είναι μεγαλύτερη ακρίβεια επιλογής, παρόλο που σταδιακά μειώνεται το σύνολο των επιλεγόμενων γονοτύπων και των αντίστοιχων απογονικών σειρών.

Ένα από τα βασικά ερωτήματα είναι, για πόσα από τα γνωστά QTLs πρέπει να γίνει ταυτόχρονα επιλογή, ιδιαίτερα για τα πολυγονιδιακά ποσοτικά γνωρίσματα. Θεωρητικά, η επιλογή πρέπει να γίνεται για όλα τα QTLs που συμβάλλουν στο γνώρισμα κάτι όμως σχεδόν αδύνατο. Ο αριθμός των αναγκαίων ατόμων στον πληθυσμό αυξάνεται εκθετικά με αύξηση του αριθμού των QTLs που περιλαμβάνονται στην επιλογή. Επίσης, με αύξηση του αριθμού των QTLs μειώνεται η κληρονομικότητα και η σχετική αποτελεσματικότητα επιλογής. Συνεπώς, η επιλογή μέσω δεικτών είναι λιγότερο αποτελεσματική για ένα ποσοτικό γνώρισμα σε σύγκριση με ένα ποιοτικό γνώρισμα. Τυπικά η ταυτόχρονη επιλογή για τρία QTLs θεωρείται μια εφικτή προσέγγιση, αν και η εφαρμογή δεικτών SNP, ιδιαίτερα με τεχνολογίες ταχείας αυτοματοποιημένης ανίχνευσης, δίνει τη δυνατότητα για ταυτόχρονη επιλογή περισσότερων QTLs. Αναγκαστικά, στα ποσοτικά γνωρίσματα προτεραιότητα δίνεται σε μείζονα QTLs που μπορούν να εξηγήσουν το μεγαλύτερο ποσοστό φαινοτυπικής παραλλαγής και μπορούν να ανιχνευθούν με συνέπεια σε μια σειρά περιβαλλόντων και διαφορετικών πληθυσμών.

42

A. Μοριακή επιλογή για ποιοτικά γνωρίσματα

Ως ποιοτικά γνωρίσματα χαρακτηρίζονται χαρακτηριστικά που ελέγχονται μια κύρια ή λίγες γονιδιακές θέσεις. Είναι τα γνωρίσματα με την απλούστερη κληρονομία και για το λόγο αυτό ο χειρισμός τους στη βελτίωση φυτών είναι επίσης απλός. Στα καλλιεργούμενα είδη υπάρχουν γνωρίσματα μείζονος σημασίας που ανήκουν στην κατηγορία αυτή. Τέτοια γνωρίσματα είναι οι αντοχές σε ορισμένες ασθένειες ή έντομα, η αρρενοστεριότητα, το αυτοασυμβίβαστο, το σχήματα, τα χρώματα, ή ακόμη και η αρχιτεκτονική του φυτού. Στα ποιοτικά γνωρίσματα ένα ή μερικά κύρια QTLs είναι υπεύθυνα για το μεγαλύτερο μέρος της συνολικής φαινοτυπικής παραλλακτικότητας για το γνώρισμα. Η επιλογή με μοριακούς δείκτες που είναι συνδεδεμένοι με τα κύρια γονίδια του γνωρίσματος είναι πολύ αποτελεσματικότερη από τη φαινοτυπική επιλογή. Η αποτελεσματικότητα επιλογής για ένα γονίδιο είναι ακόμη μεγαλύτερη όταν ο δείκτης βρίσκεται μέσα στο γονίδιο. Εντούτοις, η επιλογή του δείκτη γίνεται με γνώμονα το επίπεδο πολυμορφισμού του δείκτη και την ευκολία ανίχνευσης της σύνδεσης.

43

Έστω ότι ο βελτιωτής ενδιαφέρεται να βελτιώσει τους καρπούς τομάτας για το χρώμα, την υφή και το σχήμα. Ο γονιδιακός τόπος για το χρώμα είναι στο χρωμόσωμα 2, ενώ οι αντίστοιχοι για υφή και σχήμα είναι συνδεδεμένοι στο χρωμόσωμα 1.

44

Υποθετικά, ο βελτιωτής ενδιαφέρεται και κάνει επιλογές φυτών για καρπούς με κόκκινο χρώμα, λεία (smooth) υφή και σφαιρικό (normal) σχήμα.

Στο χρωμόσωμα 2 της τομάτας εμπλέκεται μια γονιδιακή θέση στο χρώμα του καρπού που μπορεί να είναι κόκκινο ή κίτρινο. Με την υπόθεση ότι επιθυμητό είναι το κόκκινο χρώμα που οφείλεται στο κυρίαρχο αλληλόμορφο A, φαινοτυπική επιλογή φυτών με κόκκινους καρπούς, εκτός από τα ομοζύγωτα AA που κληρονομούν σταθερά, περιλαμβάνει και ετεροζύγωτα Aa που σε επόμενη γενεά θα δώσουν και απογόνους με κίτρινους καρπούς. Αυτό σημαίνει μερική κληρονόμηση του γνωρίσματος και μερική αποτελεσματικότητα στην επιλογή. Απαιτούνται επόμενες γενεές για απογονικό έλεγχο των επιλεγόμενων φυτών ώστε να αποκλειστούν οι ετεροζύγωτοι γενότυποι. Στην περίπτωση αυτή, η χρήση μοριακού δείκτη βοηθά στον εντοπισμό φυτών στα οποία το γνώρισμα είναι σταθεροποιημένο. Στο σύνολο των φυτών με κόκκινους καρπούς (A_{-}), εφόσον η γενετική διαφορά των αλληλομόρφων A και a είναι μοριακά ανιχνεύσιμη, δείκτης συνδεδεμένος με τη γονιδιακή θέση διαχωρίζει ετεροζύγωτους και ομοζύγωτους γενότυπους και ο βελτιωτής τελικά επιλέγει μόνο τους ομοζύγωτους. Έτσι, η χρήση του δείκτη σε φυτά της F2 θα μείωνε τον όγκο απογονικού ελέγχου στην επόμενη γενεά κατά περίπου 2/3. Πρέπει όμως να επισημανθεί ότι εστιάζοντας μόνο στους ομοζύγωτους γενότυπους από τις πρώτες γενεές ενός προγράμματος, υπάρχει σοβαρός κίνδυνος απώλειας ευνοϊκής γενετικής παραλλακτικότητας για άλλα (κυρίως ποσοτικά) γνωρίσματα που ενδιαφέρουν το βελτιωτή.

45

Η χρήση μοριακών δεικτών είναι ιδιαίτερα ευεργετική για στενά συνδεδεμένα ποιοτικά γνωρίσματα, τόσο για την ταυτόχρονη βελτίωσή τους όσο και για την έμμεση υποβάθμιση ενός γνωρίσματος όταν συσχετίζεται αρνητικά με το γνώρισμα στο οποίο εφαρμόζεται επιλογή. Για παράδειγμα, στην περίπτωση της υφής και του σχήματος του καρπού της τομάτας, τα δύο γνωρίσματα είναι συνδεδεμένα και βρίσκονται στο χρωμόσωμα 1 σε απόσταση περίπου 17 μονάδων ανταλλαγής. Έστω ότι ο βελτιωτής θέλει να σταθεροποιήσει το λείο της επιφάνειας (αλληλόμορφο B) και το σφαιρικό του σχήματος (αλληλόμορφο Γ) σε ομοζύγωτη κατάσταση (BG//BG). Εάν τα επιθυμητά αλληλόμορφα δεν βρίσκονται στο ίδιο ομόλογο χρωμόσωμα, δηλ. έχουν ετερόπλευρη διάταξη (Bγ//βΓ), από την αυτογονιμοποίηση ενός υβριδίου ο βελτιωτής δύσκολα μπορεί να απομονώσει ομοζύγωτα για λεία επιφάνεια και σφαιρικό σχήμα καρπού.

46-47

Στην περίπτωση της ετερόπλευρης διάταξης ο επιθυμητός φαινοτυπικός συνδυασμός καθίσταται κληρονομήσιμος εάν κατά την πρόφαση και μετάφαση της 1^{ης} μειωτικής διαίρεσης γίνει διασκελισμός (χίασμα) των μη αδελφών χρωματίδων που θα καταλήξει σε ανταλλαγή. Εάν αυτό συμβεί σε σημείο μεταξύ των δύο γονιδιακών τόπων, ένας από τους ανασυνδυασμένους γαμέτες φέρει και τα δύο επιθυμητά αλληλόμορφα και η σταθεροποίησή τους σε ομόζυγη κατάσταση είναι εφικτή. Στην περίπτωση αυτή, μοριακός δείκτης που συνδέεται με το συγκεκριμένο ανασυνδυασμένο τμήμα θα προσδιόριζε τα άτομα που το φέρουν το τμήμα αυτό και ο βελτιωτής θα αξιολογούσε απογονικά μόνο αυτά στην επόμενη γενεά.

48

Η πιθανότητα επιχιασμού είναι μικρή και απόγονοι από ανταλλαγή (νεοσυνδυασμοί) προκύπτουν σε μικρά ποσοστά. Στην προκειμένη περίπτωση με βάση την πιθανότητα ανταλλαγής (17%), όπως δείχνει η εικόνα, στο σύνολο των απογόνων το 50,7% έχουν λείους και σφαιρικούς καρπούς (του-

λάχιστο μια φορά και τα δυο επιθυμητά αλληλόμορφα Β και Γ), ενώ μόλις το 16,3% προέρχονται από ανταλλαγή και ευνοϊκούς νεοσυνδυασμούς, δηλ. έχουν στο ίδιο ομόλογο τα επιθυμητά αλληλόμορφα Β και Γ (ΒΓ//__). Στην αποκλειστικά φαινοτυπική επιλογή ο βελτιωτής θα επέλεγε το σύνολο των απογόνων που έχουν λείους και σφαιρικούς καρπούς (δηλ. το 50,7%) και σε επόμενες γενεές θα αναζητούσε τους ευνοϊκούς νεοσυνδυασμούς. Με τη χρήση όμως μοριακών δεικτών μπορεί να εντοπίσει γενοτύπους με ευνοϊκούς νεοσυνδυασμούς ή ακόμη και τους ομοζύγωτους ευνοϊκούς (στην περίπτωση μας μόλις το 0,72% του συνόλου των απογόνων). Με ακόμη στενότερη σύνδεση και την ανταλλαγή σπανιότερη, απαιτούνται πολλές γενεές αυτογονιμοποίησης για τη σταθεροποίηση των ευνοϊκών νεοσυνδυασμών.

49

Μια ιδιαίτερη περίπτωση κλασικής βελτίωσης είναι η αναδιασταύρωση ποικιλιών ‘καθάρων σειρών’ με εμπορική αξία. Γίνεται για τη μεταφορά για τη μεταφορά ενός μόνο μονογονιδιακού γνωρίσματος, πχ μια αντοχή σε ασθένεια που μπορεί να υπάρχει σε μια άλλη καθαρή σειρά (ή και πληθυσμό) με μικρή εμπορική αξία, που είναι ο δότης (Δ) του γνωρίσματος. Η ποικιλία (Π) διασταυρώνεται αρχικά με τον δότη για τη λήψη της F1, και ακολουθούν διαδοχικές αναδιασταυρώσεις με την αρχική ποικιλία, ώστε, μετά και επιχιάσματα και ανταλλαγές τελικά να έχει το σύνολο του γονιδιώματος και επιπλέον το γονίδιο ‘στόχος’.

Η επιλογή γενοτύπων στις διαδοχικές αναδιασταυρώσεις για το γονίδιο ‘στόχος’ με μοριακούς δείκτες γίνεται με ακρίβεια. Σε κάθε γενεά εντοπίζονται και διατηρούνται για την επόμενη μόνο οι γονότυποι που φέρουν το γονίδιο. Παράλληλα με μοριακούς δείκτες εντοπίζονται και άλλα επιθυμητά μονογονιδιακά γνωρίσματα της ποικιλίας για να μη ‘χαθούν’. Έτσι περιορίζεται ο όγκος γενοτύπων που αξιολογεί ο βελτιωτής σε κάθε γενεά. Συνεπώς οι μοριακοί δείκτες αυξάνουν την αποτελεσματικότητα και επιταχύνουν την όλη διαδικασία.

Με τον τρόπο αυτό θα μπορούσαν να ενσωματωθούν σε εμπορικές ποικιλίες γονίδια ή QTLs που εντοπίζονται να συνδέονται με επιθυμητά χαρακτηριστικά, όπως η αποτελεσματικότητα αξιοποίησης του νερού, η ανθεκτικότητα στην ξηρασία, η πολυδυμία (πολλαπλοί καρποί) κλπ.

50

B. Μοριακή επιλογή για ποσοτικά γνωρίσματα

51

Η πλειοψηφία των αγρονομικά σημαντικών γνωρισμάτων είναι ποσοτικά και ελέγχονται από πολλαπλά QTLs. Η επιλογή με μοριακούς δείκτες για τη βελτίωση τέτοιων γνωρισμάτων είναι πολύπλοκη λόγω των πολλών γονιδίων, της επίστασης και της αλληλεπίδρασης γενοτύπου – περιβάλλοντος. Καθένα από τα εμπλεκόμενα γονίδια ασκεί μια μικρή επίδραση στη φαινοτυπική έκφραση του γνωρίσματος ενώ επηρεάζεται και από το περιβάλλον. Η αστάθεια στη φαινοτυπική έκφραση των ποσοτικών γνωρισμάτων καθιστά ιδιαίτερα δύσκολο να συσχετισθούν οι μοριακοί δείκτες με τον φαινοτυπικό πολυμορφισμό. Η αλληλεπίδραση γενοτύπου – περιβάλλοντος μειώνει την αποτελεσματικότητα της επιλογής με τους μοριακούς δείκτες και η επίσταση συντελεί σε απόκλιση της επίδρασης των QTLs στο γνώρισμα. Παρά όμως το πλήθος των QTL χαρτών στις προηγούμενες δεκαετίες, η εφαρμογή και αξιοποίηση των πληροφοριών που προσφέρουν στη βελτίωση φυτών είναι μικρή για τους εξής λόγους

1. Η μεγάλη αλληλεπίδραση QTL – περιβάλλοντος καθιστά τη φαινοτυπική έκφραση ασταθή από περιοχή σε περιοχή αλλά και από χρονιά σε χρονιά.
2. Η έλλειψη καθολικότητας στη σύνδεση δεικτών με QTLs αποθαρρύνει τους βελτιωτές να εφαρμόσουν επιλογή με δείκτες.
3. Η έλλειψη ακρίβειας στη στατιστική ανάλυση προκαλεί υπερεκτίμηση ή υποεκτίμηση στον αριθμό των εμπλεκόμενων QTLs και της επίδρασής τους στο γνώρισμα.
4. Συχνά, δεν υπάρχουν (μείζονα) QTLs με σημαντικές επιδράσεις στο γνώρισμα και απαιτείται να προσδιοριστεί ένας μεγάλος αριθμός QTLs, κάτι που περιπλέκει ακόμη περισσότερο την ανίχνευση συσχετίσεων των QTLs με μοριακούς δείκτες.

Επιγραμματικά, τα εμπόδια είναι

- Το πλήθος των QTLs
- Η επίδραση του περιβάλλοντος
- Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των QTLs
- Η δυσκολία στατιστικής ανάλυσης ταυτόχρονα πολλών QTLs

Για την αντιμετώπιση αυτών των εμποδίων, αντίστοιχα, πρακτικά στα ποσοτικά γνωρίσματα εφαρμόζεται

- η επιλογή με δείκτες περιορίζεται μόνο για λίγα μείζονα QTLs (αυτά που έχουν μεγάλη συμβολή).
- Το πρόβλημα της επίδρασης του περιβάλλοντος μετριάζεται από επανειλημμένες δοκιμές και αξιολογήσεις στον πειραματικό αγρό ώστε ο βελτιωτής να προσεγγίσει με μεγαλύτερη ακρίβεια τις επιδράσεις των QTLs και να αξιολογήσει τη σταθερότητα συμπεριφοράς.
- Για τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των QTLs, ένας τρόπος είναι η πυραμιδοποίηση. Πχ εφαρμόζονται διαδοχικοί κύκλοι αναδιασταύρωσης όπως περιγράφηκε προηγούμενα (διάφανεια 36). Έστω τέσσερα μείζονα QTLs, A, B, C, D. Στον πρώτο κύκλο αναδιασταύρωσης ενσωματώνεται στην ποικιλία Π το A και προκύπτει η ποικιλία Π^A. Στο δεύτερο κύκλο αναδιασταυρώνεται η Π^A για ενσωμάτωση του B και προκύπτει ποικιλία Π^{AB}, με τον τρίτο κύκλο προκύπτει η Π^{ABC} και με ένα τέταρτο κύκλο η Π^{ABCD}.
- Η ανάπτυξη της βιοπληροφορικής σε συνδυασμό με την πληθώρα μοριακών δεικτών (κυρίως SNPs) για πολλαπλά QTLs δίνει τη δυνατότητα μιας ολοκληρωμένης προσέγγισης στη μοριακή βελτίωση ποσοτικών γνωρισμάτων (γονιδιωματική επιλογή)

Η γονιδιωματική επιλογή (genomic selection) αξιοποιεί το σύνολο των διαθέσιμων μοριακών δεικτών για μια μορφή ταυτόχρονης επιλογής για χιλιάδες γονοτοπικές θέσεις που καλύπτουν ολόκληρο το γονιδίωμα. Είναι εφικτή χάρις στην ανάπτυξη μεγάλου αριθμού μονοκλεουτιδικών δεικτών SNP. Τα δεδομένα από γενετικούς δείκτες υψηλής πυκνότητας αποτυπώνουν το μεγαλύτερο μέρος της παραλλακτικότητας που οφείλεται σε πολλαπλά QTLs μικρής επίδρασης. Φαινοτυπικά δεδομένα από πολλά περιβάλλοντα και πληροφορίες για τη γενεαλογία και συγγένεια των γονοτύπων συνδυάζονται με δεδομένα που αφορούν τις επιδράσεις των μοριακών δεικτών, οπότε με στατιστικές προσεγγίσεις διερευνώνται στον πληθυσμό σημαντικές συσχετίσεις των φαινοτύπων με τους γενοτύπους QTL κατά μήκος του γενώματος. Από το μέσο όρο της βελτιωτικής αξίας σε κάθε QTL προκύπτει η εκτιμώμενη γονιδιωματική βελτιωτική αξία (genomic estimated breeding value) του γενοτύπου. Η επιλογή των γονοτύπων βασίζεται στην εκτιμώμενη γονιδιωματική βελτιωτική αξία ως μέσο πρόβλεψης της φαινοτυπικής έκφρασης σύνθετων γνωρισμάτων. Η γονιδιωματική επιλογή επιταχύνει τους κύκλους επιλογής και αυξάνει την ακρίβεια της επιλογής. Ωστόσο, δεν έχει γίνει δημοφιλής μεθοδολογία στην βελτίωση φυτών και ο κύριος λόγος οφείλεται στην έλλειψη επαρκών γνώσεων για την πρακτική της εφαρμογή. Επίσης, απαιτεί εργαστηριακό εξοπλισμό και υπολογιστές υψηλής τεχνολογίας σε συνδυασμό με κατάλληλες στατιστικές αναλύσεις. Εκτιμάται ότι, καθώς το κόστος της τεχνολογίας συνεχώς μειώνεται και η ακρίβεια της γενοτύπησης βελτιώνεται, η γονιδιωματική επιλογή είναι μια πιθανή μελλοντική μέθοδος βελτίωσης φυτών.

53 ΕΠΙΛΟΓΟΣ

Εν κατακλείδι, η κλασική βελτίωση είναι «υποχρεωμένη» να προσεγγίζει τα γνωρίσματα έμμεσα (φαινοτυπικά), γιατί είναι πολυσύνθετα (ποσοτικά) των οποίων η κληρονομικότητα επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες, γενετικούς και μη γενετικούς. Οι παράγοντες αυτοί μειώνουν την κληρο-

νομικότητα και κατ' επέκταση την αποτελεσματικότητα επιλογής με βάση τον φαινότυπο. Η μοριακή βελτίωση διαθέτει εργαλεία που συμβάλλουν σε βελτίωση της αποτελεσματικότητας επιλογής. Τα εργαλεία αυτά εντοπίζουν μεμονωμένα γονίδια, ταυτοποιούν γονοτύπους για ποιοτικά γνωρίσματα και εντοπίζουν χρωμοσωμικές περιοχές που σχετίζονται με ποσοτικά γνωρίσματα. Συνεπώς η στενή συνεργασία μεταξύ κλασικής και μοριακής βελτίωσης ανοίγει το δρόμο για βελτίωση φυτών με μεγαλύτερη ακρίβεια, συντομότερο χρόνο, και μικρότερο κόστος.

55

Η βελτίωση φυτών στον 21ο αιώνα θα μπορούσε να απεικονιστεί με μια πυραμίδα. Στη βάση της πυραμίδας είναι η κλασική βελτίωση που από μόνη της είναι σε θέση να δημιουργήσει νέες ποικιλίες, όπως άλλωστε έκανε μέχρι σήμερα. Η διαδικασία δημιουργίας όμως νέων ποικιλιών γίνεται ευκολότερα, γρηγορότερα, με μικρότερο κόστος, αλλά και με μεγαλύτερη ακρίβεια, με τη συνδρομή της μοριακής βελτίωσης που βρίσκεται στο μέσο της πυραμίδας. Στην κορυφή της πυραμίδας, ως επέκταση της μοριακής βελτίωσης, είναι η γενετική μηχανική (genetic engineering or transformation) η οποία βελτιώνει ακόμη περισσότερο επίλεκτες ποικιλίες μέσω γενετικής τροποποίησης για γνωρίσματα με απλή κληρονομηση, όπως για παράδειγμα είναι η ενσωμάτωση ξένων γονιδίων που παράγουν ένζυμα για αντοχή σε έντομα ή σε ζιζανιοκτόνα με ήπια υπολειμματικότητα. Ενώ κλασική και μοριακή βελτίωση λειτουργούν παράλληλα για τη δημιουργία της νέας ποικιλίας, η γενετική μηχανική είναι μια ανεξάρτητη διαδικασία, που όμως προϋποθέτει το 'προϊόν' των δύο προηγούμενων κλάδων.

56

Ο σύγχρονος βελτιωτής, δραστηριοποιείται είτε στην κλασική είτε τη μοριακή βελτίωση, όμως με πολλή στενή συνεργασία μεταξύ τους.