Тема 2.5. Використання явищ інцухту та гетерозису в селекції

1. Суть і значення гетерозису. Особливості та переваги гетерозисних гібридів. Типи гетерозисних гібридів кукурудзи.
2. Інцухт та його використання в селекції на гетерозис.
3. Комбінаційна здатність самозапильних ліній. Одержання самозапильних ліній.

1. *Суть і значення гетерозису. Особливості та переваги гетерозисних гібридів. Типи гетерозисних гібридів кукурудзи.*

Серед біологічних явищ, використання яких у сільськогосподарських рослин дає можливість значною мірою в найкоротші строки підвищити урожайність слід виділити явище гетерозису.

Перші теоретичні розробки явища гібридної сили на основі положень менделівської генетики припадають на 1904-1912 роки, і відомі як гіпотези домінування і наддомінування.

Особливий внесок у генетичні дослідження і розроблення сучасних методів використання явища гібридної сили зробили американські вчені Дж. Шелл, Е. Іст, Д. Джонсон. У 1914 р. Дж. Шелл запропонував називати підвищену силу гібридів терміном «гетерозигозис», а потім «гетерозис». Цей термін з 1917 р. став загальновизнаним. Підвищення сили розвитку, життєздатності і продуктивності гібридів першого покоління порівняно із батьківськими формами називають гетерозисом.

Не кожне схрещування супроводжується проявом у потомства гібридної сили. Лише певні пари батьківських форм дають гетерозисне потомство. Найчастіше гетерозис проявляється при схрещуванні географічно і генетично віддалених форм.

Повною мірою гетерозис проявляється лише у першому поколінні (F_1), а в наступних – гібридна сила організмів різко знижується, тобто гетерозис при насіннєвому розмноженні не закріплюється.



Мал.1 Прояв гетерозису

Підвищення продуктивності рослин за рахунок ефекту гетерозису може

поєднуватися з іншими цінними ознаками, наприклад з підвищеною стійкістю до хвороб, прискореним розвитком і раннім дозріванням, з поліпшенням якості продукції тощо. За наведеними ознаками гетерозис може виявлятися й незалежно, тобто може мати дискретний характер.

У наш час явище гетерозису широко використовують у селекції кукурудзи, сорго, соняшника, томатів, гарбузів, огірків, кавунів, цибулі, капусти, буряків цукрових, декоративних рослин та ін. культур. Останнім часом його почали використовувати і в селекції рису, пшениці, бавовнику та різних видів пальм. Створення і впровадження у виробництво гібридів кукурудзи дозволило підвищити на 20-30 % валові збори зерна на величезних площах, зайнятих цією культурою у різних країнах світу. Створені гібриди кукурудзи поєднують високу врожайність (до 20 т/га) із високою якістю насіння, посухостійкістю та стійкістю до хвороб.

Проте, в Україні лише гібриди кукурудзи і огірків майже повністю витіснили сорти із виробництва. Подібна тенденція також намітилася із цукровими буряками та соняшником. Щодо більшості овочевих культур, то гетерозисні гібриди поки, що не знайшли великого поширення в Україні.

Залежно від ознак, за якими виявляється гетерозис, шведський генетик А. Густафсон запропонував розрізняти три головних його типи: соматичний, репродуктивний і адаптивний.

Соматичний гетерозис виявляється в сильнішому розвитку вегетативних органів у гібридів порівняно з батьківськими формами.

Репродуктивний гетерозис характеризується кращим розвитком репродуктивних органів, підвищеною фертильністю і вищою врожайністю плодів і насіння.

Адаптивний гетерозис виявляється в підвищеній життєздатності гібридів, їх кращій пристосованості і стійкості до несприятливих умов середовища.

За ступенем виявлення гетерозисної сили розрізняють *трансгетерозис*, коли гібриди перевищують не тільки батьківські форми, а й районовані сорти, і *цисгетерозис*, коли гібриди перевищують лише батьківські форми.

Виробничий досвід показує, що використання кращих гетерозисних гібридів сільськогосподарських культур підвищує їх урожайність на 20 – 30, а в окремих випадках до 50 %.

Типи гібридів кукурудзи.

• *Міжлінійні* – створюють схрещуванням самозапилених ліній між собою. Розрізняють залежно від кількості схрещуваних ліній: прості, трилінійні, подвійні, складні.

• *Прості гібриди* – схрещуванням двох ліній. Характеризуються високою однорідністю, вирівняністю, простотою насінництва, високою врожайністю. Недоліки: низька продуктивність батьківських форм. Для підвищення їх продуктивності використовують сестринські лінії, які створюють методом бекросу і добору.

Трилінійні гібриди – простий гібрид схрещується із лінією. Вирівнюваність їх менша. Урожайність наближається до простих гібридів.

• *Подвійні міжлінійні гібриди* – схрещування двох простих гібридів. Має низьку вартість насіння на материнській формі, простого високоврожайного гібриду.

• *Складні 5-6-7-8... лінійні гібриди*. У таких гібридів батьківські форми характеризуються високою продуктивністю й адаптивністю, що знижує собівартість не тільки товарного насіння, а й батьківських форм.

• *Синтетичні популяції* – створюються перезапиленням великої кількості кращих за комбінаційною здатністю ліній із наступним добором. У таких популяціях упродовж кількох років підтримується гетерозис внаслідок перекомбінування генів у розщеплюваного потомства.

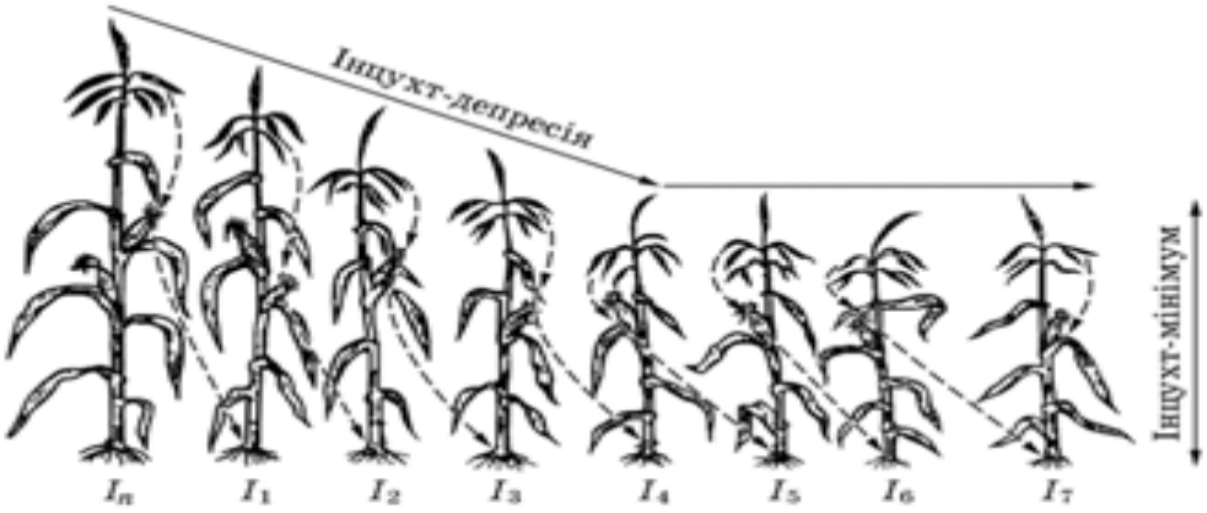
2. Інцухт та його використання в селекції на гетерозис.

Примусове запилення перехреснозапильної рослини власним пилком називається **інцухтом** або **інбридінгом.**

Зниження продуктивності і життєздатності організмів унаслідок примусового самозапилення у перехреснозапильних рослин називається **інцухт-депресією** або інбредним виродженням.

Інцухт-депресія особливо сильно виявляється в перших поколіннях після інцухту. Після n-інцухт-поколінь настає так званий **інцухт-мінімум**, тобто стан інбредного потомства, коли інцухт-депресія досягає свого найбільшого виявлення і подальшого зниження життєздатності рослин при інцухтуванні не відбувається. Аналогічне пояснення інцухт-мінімуму стосується окремих ознак: розмірів рослин, їхніх органів, стійкості до хвороб, кількості зерен тощо.

Кількість поколінь самозапилення для досягнення інцухт-мінімуму за різними полігенними ознаками може значно відрізнятися (Рис. 2)



Мал. 2 Схема одержання інцухт-ліній у кукурудзи

Сильне виявлення депресії в перших поколіннях Е. Іст пояснював переходом напівлетальних рецесивних генів у гомозиготний стан. Подальше

зниження інцухт-депресії в наступних поколіннях зумовлено тим, що більшість рецесивних напівлетальних генів уже перейшла в гомозиготний стан. Отже, інбридинг сприяє підвищенню гомозиготності.

Головним для виробництва у відкритті Дж. Шелла та Е. Іста було не вивчення явища інцухту, а те, що схрещування інцухт-ліній дає високопродуктивне потомство. Гібриди, виведені від схрещуваних інцухт-ліній, перевищують не тільки батьківські лінії, а й вихідні сорти. Створення самозапилених ліній, здійснюється згідно вимог до нових гібридів. Самозапилені лінії повинні мати високу насіннєву продуктивність, комбінаційну здатність, стійкість до вилягання, знижених температур, хвороб і шкідників, які визначені селекційною програмою.

3. *Комбінаційна здатність самозапильних ліній. Одержання самозапильних ліній.*

Методи створення самозапилених ліній: стандартний метод, гніздовий метод, метод кумулятивної селекції, метод педігрі або за родоводом, метод гаплоїдії, метод індукованого мутагенезу.

Стандартний метод. Більшість наявних нині гібридів створено за участю ліній, які виведено стандартним методом. Цей метод найпоширеніший. Він полягає в регулярному (до I4-I6) самозапиленні вихідного матеріалу і доборі рослин та качанів з бажаними ознаками.

Гніздовий метод полягає в тому, що вже на другий рік насіння з качанів, одержаних у результаті самозапилення, висівають по 3-4 штуки в одне гніздо. В гнізді самозапилюються тільки найкращі рослини.

Метод кумулятивної селекції передбачає створення самозапилених ліній стандартним методом і повторення циклу самозапилення і схрещування виділених у першому циклі (стандартним методом) кращих ліній.

Метод педігрі, або добір за родоводом подібний до кумулятивного добору. Цей метод виведення самозапилених ліній відрізняється від стандартного тільки спрямованим відбором вихідного матеріалу. При цьому вихідним матеріалом буде F2 гібрида між раніше відібраними лініями. В цього гібрида може бути створена лінія (стійка до вилягання, висока комбінаційна здатність тощо), ніж обидві попередні лінії.

Метод гаплоїдії полягає у виведенні та ідентифікації рослин з одинарним (гаплоїдним) набором хромосом наступне подвоєння яких дає найвищий ступінь гомозиготності.

У селекції на гетерозис добір батьківських пар для схрещування має вирішальне значення. Максимальний ефект гетерозису досягається лише за гібридизації спеціально підібраних сортів або ліній і за умови, що рослини материнської форми гібрида будуть запилені пилком батьківської форми. Селекційне вивчення ліній починають з випробування їх біологічних властивостей, які забезпечували найвищий ефект гетерозису під час схрещування, тобто виявлення їх комбінаційної здатності.

Комбінаційну здатність ліній неможливо оцінити візуально, за допомогою приладів або хімічних реакцій. Для вивчення комбінаційної цінності ліній існує поки що єдиний метод – схрещування з наступною

оцінкою гібридного потомства. Варіювання величини гетерозису у гібридів, створених від схрещування однієї і тієї самої батьківської лінії з різними іншими, привело до потреби розділити поняття комбінаційної здатності на дві категорії – *загальну і специфічну.*

Загальна комбінаційна здатність ліній відображає середню величину ефекту гетерозису, що спостерігається за схрещування лінії яка випробовується, з іншими. ЗКЗ оцінюється на основі діалельних схрещувань, методів топкросу, полікросу чи вільного запилення.

Специфічна комбінаційна здатність – здатність самозапилених ліній або сортів, що визначається величиною гетерозису в конкретних комбінаціях. СКЗ завжди визначається після попередньої спрощеної оцінки матеріалу за загальною комбінаційною здатністю. СКЗ визначається на основі діалельних схрещувань і виражається величиною ефекту гетерозису в тому чи іншому конкретному схрещуванні.

Метод *діалельних* схрещувань передбачає попарні схрещування кожної випробовуваної на комбінаційну здатність лінії або сорту між собою. Цей метод дає найповнішу інформацію про загальну і специфічну комбінаційну здатність селекційного матеріалу. Однак кількість можливих комбінацій у цьому аналізі зростає дуже швидко за збільшення кількості ліній. Під час вивчення трьох ліній буде шість можливих комбінацій (A×B, A×C, B×C, B×A, C×A, C×B), а без реципрокних схрещувань – три комбінації. На початку роботи із селекції самозапилених ліній селекціонер працює із значною їх кількістю. Наприклад, за наявності 100 ліній потрібно проаналізувати 9900 гібридних комбінацій і навіть за виключення реципрокних схрещувань – 4950 комбінацій.

Для зменшення обсягу роботи і витрат коштів за великої кількості ліній відбирають незначну їх частину, яка дає ефект гетерозису в схрещуванні з іншими лініями або сортами. Для цього попередньо оцінюють лінії за загальною комбінаційною здатністю. Основне завдання при цьому – виділити лінії з доброю загальною комбінаційною здатністю, тобто лінії, під час схрещування яких виявляється перевага гібридів порівняно з батьківськими формами.

Топкрос – це метод оцінки загальної комбінаційної здатності ліній, суть якого полягає в схрещуванні всіх оцінюваних ліній з однією формою, яку називають *аналізатором*, або *тестером*.

Тестером може бути сорт, гібрид або лінія залежно від культури і вимог до нього. Головне, щоб аналізатор був простий у використанні, давав максимальну інформацію про оцінювану лінію, відповідно до вимог програми зі схрещування. Добір такого аналізатора – важке і відповідальне завдання. Для підвищення точності оцінки ліній їх схрещують паралельно з двома–трьома тестерами. За цього методу не треба спеціальних посівів для перезапилення. Лінії, що оцінюються, вирощують на одній ділянці переміжними рядами з аналізатором. Наприклад, у кукурудзи на початку цвітіння на лініях видаляють чоловічі суцвіття. Оцінювані лінії як материнська форма запилюються вільно пилком аналізатора. У культур-

гермафродитів кожну оцінювану лінію ізолюють з тестером.

Одержане з материнських рослин гібридне насіння в наступному році вивчають за врожайністю та іншими показниками. Зрозуміло, що за оцінки 100 ліній методом топкросу вивчається всього 100 гібридів, що значно менше, ніж за методу діалельних схрещувань. За середніми показниками відбирають групу найпродуктивніших гібридів, отже, і випробовуваних ліній з високою загальною комбінаційною здатністю.

У деяких випадках для визначення комбінаційної здатності доцільно використовувати *полікрос*. Цей метод ґрунтується на вільному перезапиленні оцінюваної групи ліній з іншими лініями за розміщення їх на спільній ділянці. При цьому важливе значення мають кількість повторностей, розмір ділянок, послідовність їх розміщення, добір випробовуваних форм з однаковими строками цвітіння.

Порівняння окремих полікросів за продуктивністю та іншими показниками між собою дає можливість відібрати форми з доброю комбінаційною здатністю.

Метод полікросу є ефективним способом селекції на гетерозис у тих видів перехреснозапильних культур, у яких важко щороку виводити гібридне насіння F_1 для виробничих посівів (буряки, жито, гречка, люцерна тощо).

Найчастіше кращі лінії, виділені методом полікросу, використовують для створення синтетичних гібридів (складних синтетичних популяцій).