

Тема: «Гетерозис та його використання в селекції»

1. Історія гетерозису
2. Типи та концепції гетерозису
3. Типи гібридів
4. Інцухт та його використання в селекції на гетерозис



Історія гетерозису

- Гетерозис, або гібридна сила, - це підвищення життєздатності, могутності, продуктивності гібридів першого покоління (F1) порівняно з батьківськими формами.
- Це явище відкрите понад 200 років тому, а практично його використовують лише близько 50 років.
- Термін «гетерозис» введений в науку Дж. Шеллом у 1914 році.

Типи та концепції гетерозису

■ *Розрізняють три типи гетерозису:*

- а) **соматичний** — проявляється у більш посиленому розвитку вегетативних органів гібридного організму;
- б) **репродуктивний** — характеризується більш посиленим розвитком репродуктивних органів в рослин (насіння, плодів тощо);
- в) **адаптивний** — ґрунтується на підвищеній пристосованості, конкурентності та підвищеній життєздатності рослин.

За сучасним виявленням гетерозисної сили розрізняють:

трансгетерозис, коли гібриди перевищують не лише батьківські форми, а й районовані сорти;

цисгетерозис, коли гібриди перевищують лише батьківський форми.

Оцінка гетерозису

1. “Гетерозис гіпотетичний”:

$$\Gamma_{\text{гіп}} = [(F1 - P_{\text{ср}}) / P_{\text{ср}}] \times 100, \%;$$

2. “Гетерозис справжній”:

$$\Gamma_{\text{спр}} = [(F1 - P_{\text{кращ}}) / P_{\text{кращ}}] \times 100, \%;$$

3. “Гетерозис конкурсний”:

$$\Gamma_{\text{кон}} = [(F1 - C_{\text{т}}) / C_{\text{т}}] \times 100, \%;$$

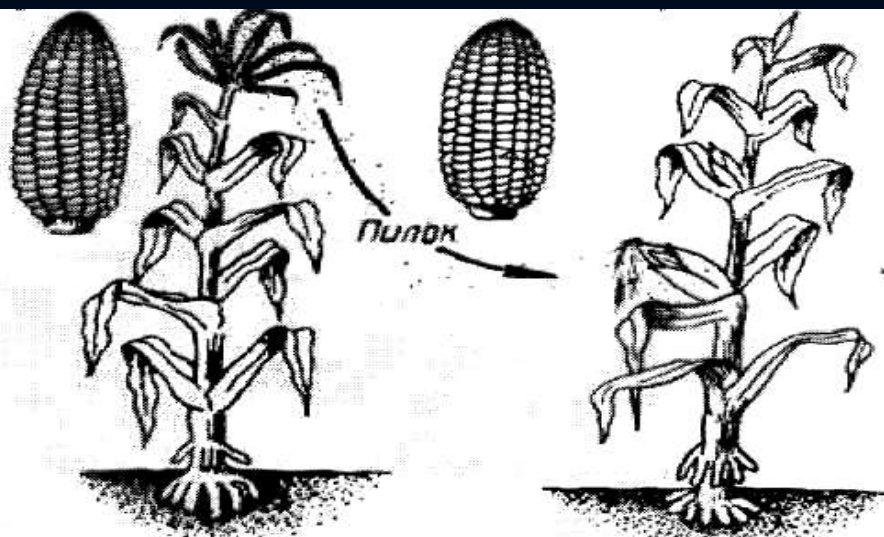
Існує кілька концепцій гетерозису:

- **концепція наддомінування** – розглядає переваги гібридів першого покоління над батьківськими формами як наслідок гетерозиготності, тобто переваги над гомозиготністю. Вона вказує на важливе значення для виникнення «гібридної сили» тієї спадкової різноякісності, що зумовлюється гетерозиготним станом більшості локусів. Саме ця теорія надає перевагу схрещуванню самоzapильних ліній (батьківських форм), які не є близькородинними;
- **концепція домінування**, запропонована Ч. Девенпортом в 1908 р. і суттєво розвинута Д. Джонсоном (1917), – розглядає гетерозис як наслідок дії великої кількості сприятливих домінантних та напівдомінантних факторів (генів);
- **концепція генетичного балансу**, розроблена І. Лернером та К.Матером в 50-х роках, розвинута Ф. Добржанським, М. Турбіним та іншими вченими. Ця теорія виходить з того, що розвиток ознаки визначається відносним впливом на неї багатьох і різних за характером дії спадкових факторів. Одні з них стимулюють прояв ознаки, оскільки націлені на те, щоб посилити її, інші – діють у протилежному напрямі.

Типи гібридів

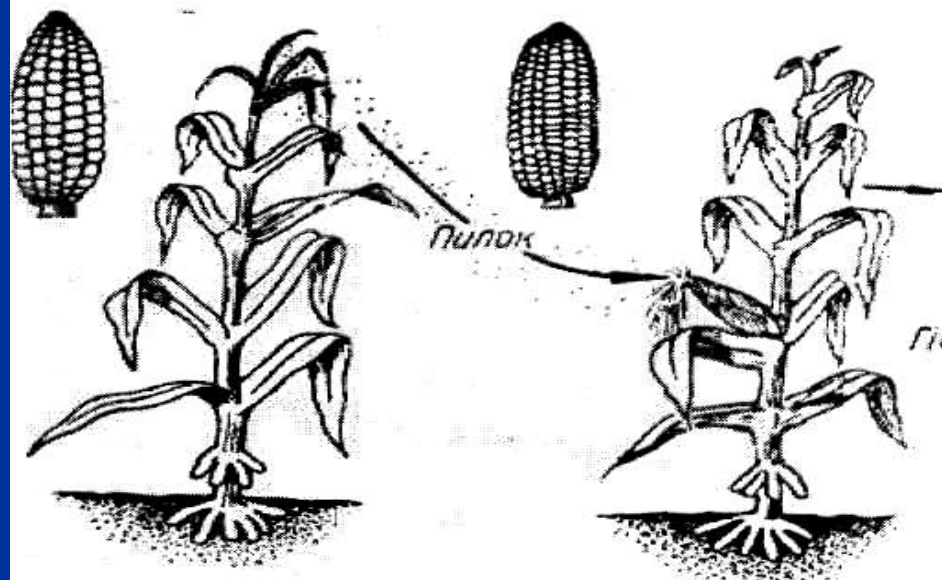
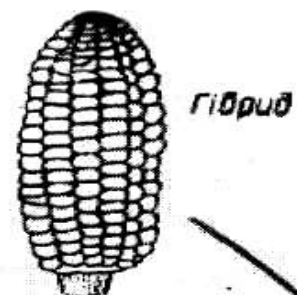
- Залежно від того, яка кількість батьківських пар бере участь у створенні гібриду, є різні типи гібридів. При правильному доборі вихідних форм всі типи гібридів можуть бути однаковими за продуктивністю.
- Якщо умовно позначити лінії літерами А, В, С і т. д., то формули гібридів записати можна так (типи гібридів подаються на прикладі гібридів кукурудзи).

- Прості міжлінійні $(A \times B)$
- Прості модифіковані $[(A \times A1) \times B]$ або $(A \times A1) \times (B \times B1)$
- Трилінійні $[(A \times B) \times C]$
- Трилінійні модифіковані $[(A \times B) \times B1] \times C$ або $(A \times A1) \times (B) \times C$
- Подвійні міжлінійні $[(A \times B) \times (C \times D)]$
- Подвійні міжлінійні модифіковані $[(A \times B) \times B1] \times (C \times D)$
- Складні міжлінійні:
- п'ятилінійні $[(A \times B \times C) \times (D \times E)]$ (Кулон MB)
- шестилінійні $[(A \times B \times C) \times [(D \times E \times F)]]$ (ВГ19MB)
- Сортолінійні та лінійносортові $(\text{сорт} \times A)$, або $[\text{сорт} \times (A \times B)]$
та $(A \times \text{сорт})$ чи $[(A \times B) \times \text{сорт}]$
- Синтетичні (гібридні) популяції – одержують при вільному
перезапиленні конкретно
підібраних гібридних батьківських
форм, вирощених на ізольованих
ділянках.

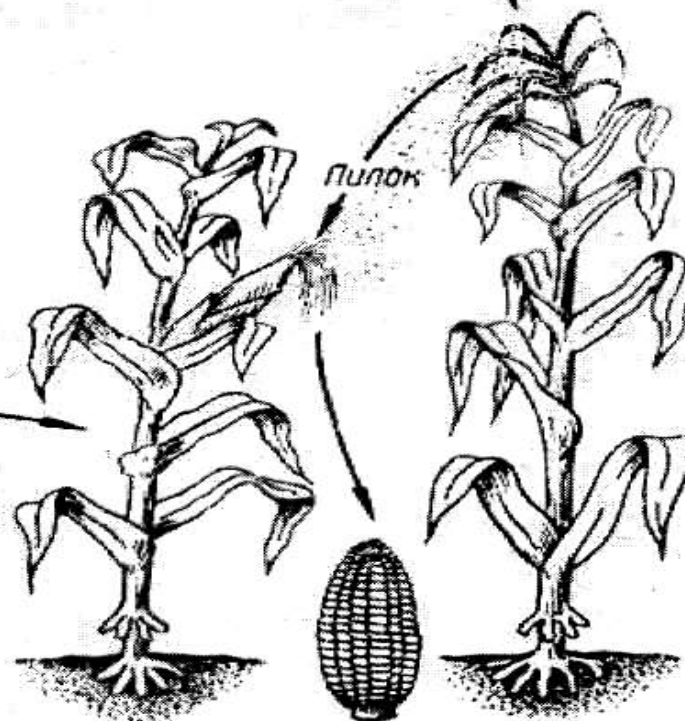


Інbredна лінія А

Інbredна лінія В



Гібрид АВ



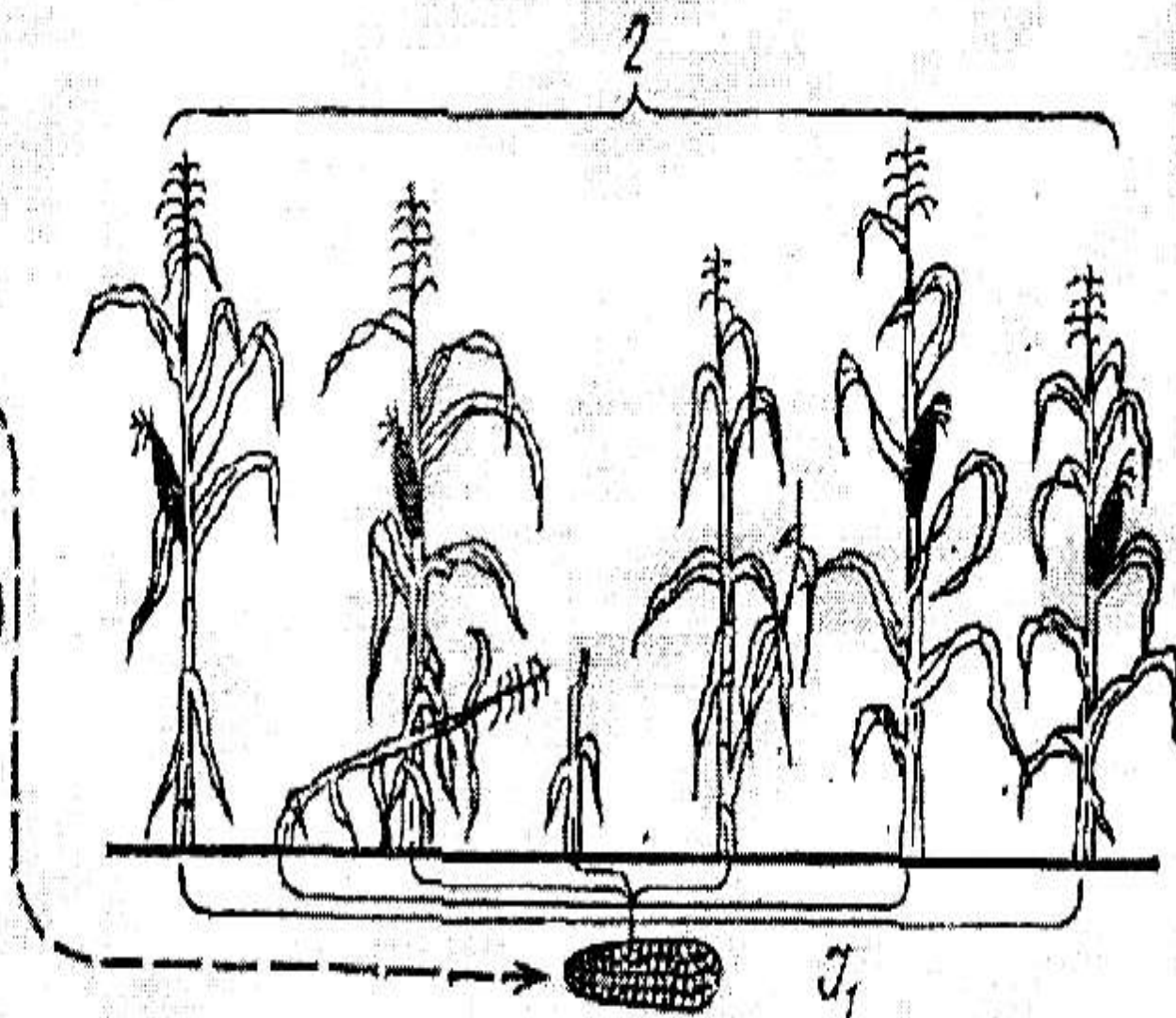
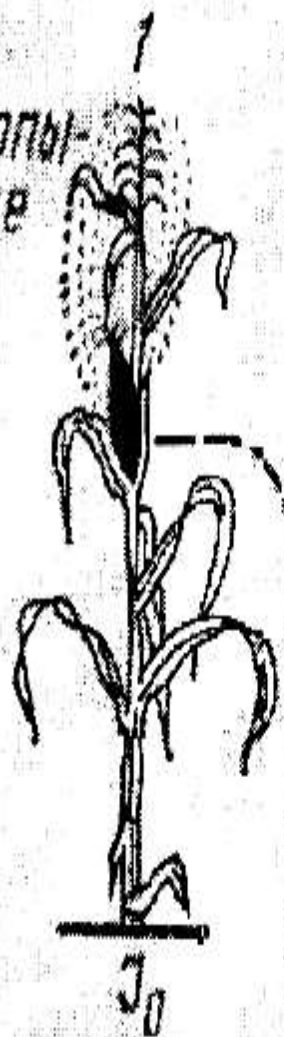
Подвійний гібрид

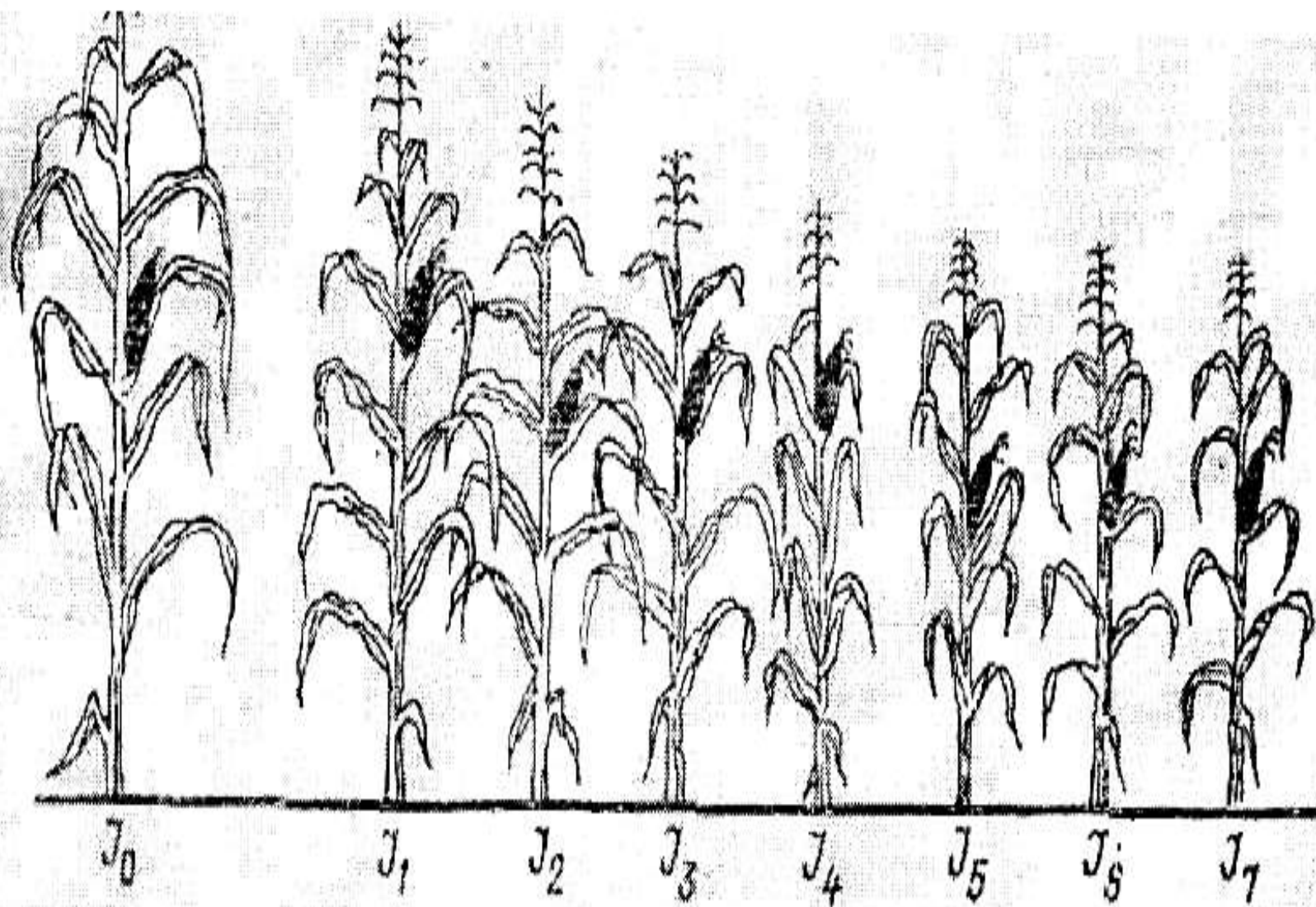
Інцухт та його використання в селекції на гетерозис

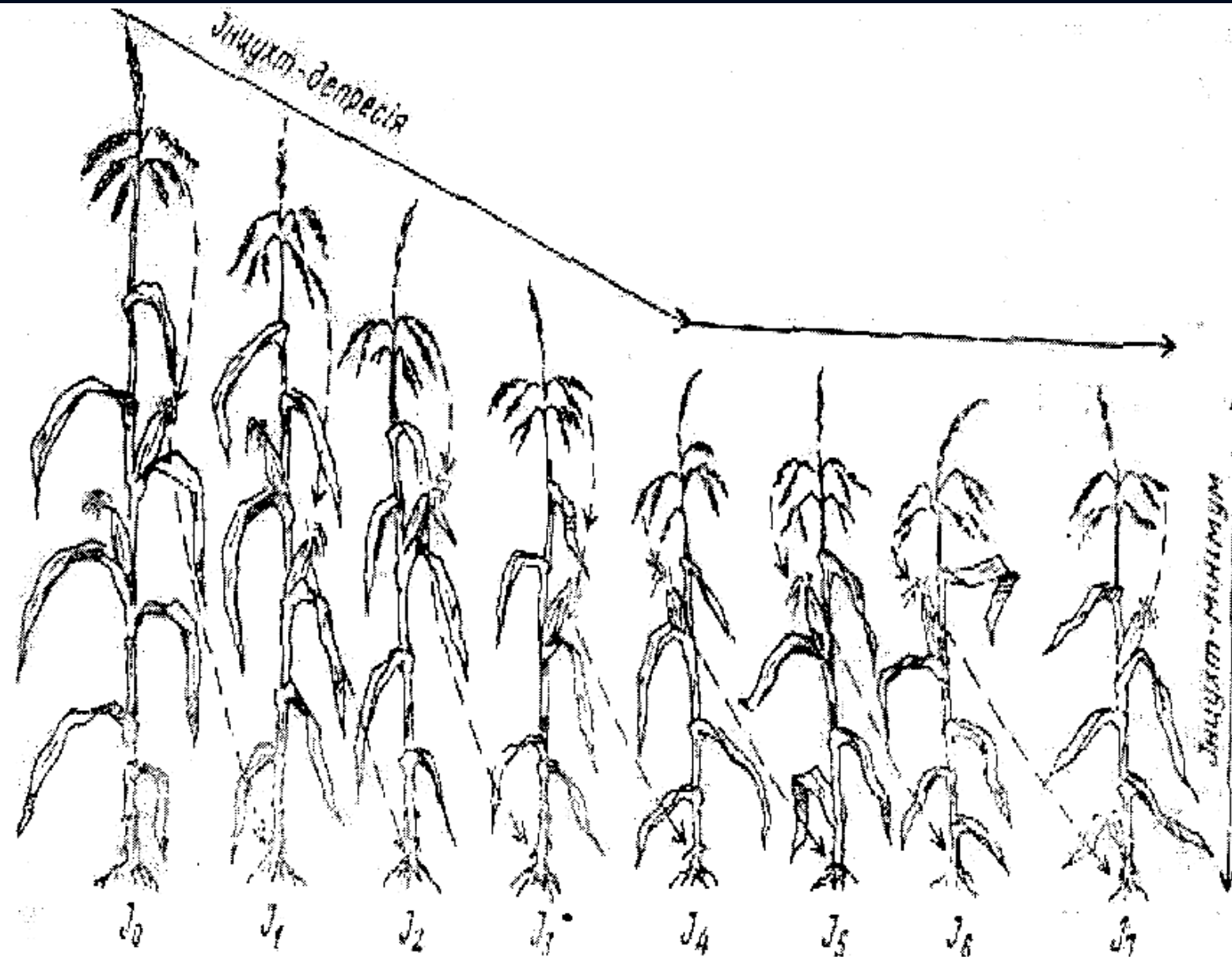
- Інцухт використовується для створення гомозиготних з високою комбінаційною здатністю та комплексом господарсько цінних ознак самозапильних (інбредних) ліній.
- Для цього проводять багаторазове послідовне примусове самозапилення цілком здорових рослин з наступним доббором протягом 5 – 7 років таких, що найменше депресують. Подібна депресія при інбридингу є результатом гомозиготизації певних генів, що контролюють ознаки життєдіяльності, безпліддя, альбінізму та інших дефектів росту й розвитку.



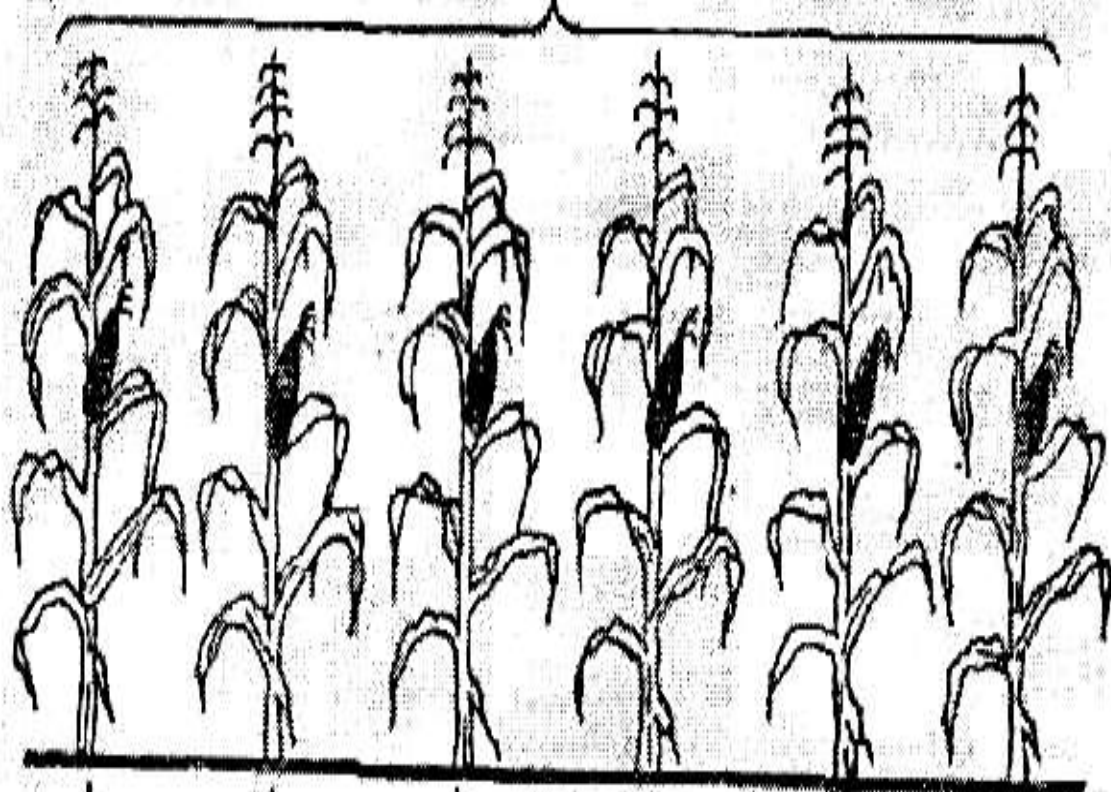
Самоопы-
ление







3
Самоопы-
ление



Методи одержання інбредних ліній:

- Найбільш ефективним в одержанні інбредних ліній є стандартний метод, який ґрунтується на самозапиленні в перший рік кількох сотень відібраних рослин з подальшим вибракуванням нетипових за зовнішнім виглядом. Між потомствами різних качанів та в межах потомства одного качана проводять добір. На третій рік насіння кожного качана відібраної родини висівають окремими рядками. Кращі рослини самозапильються. Зберігаються по 1 – 3 кращих качана. Так роблять доти, поки кожна інбредна лінія не стане гомозиготною (5 – 7 років).

- Суть гніздового методу полягає в тому, що з насіння кожного качана вирощують 3 – 4 рослини в одному гнізді, які в подальшому самозапилюються, а також паралельно включаються в схрещування для визначення їх комбінаційної цінності.

- Здатність гомозиготної самозапильної лінії чи сорту давати при схрещуванні з іншими лініями гетерозисне гібридне потомство, яке має підвищені життєздатність та врожайність, називається комбінаційною здатністю.

- **Загальна комбінаційна здатність (ЗКЗ)** певної батьківської форми (певного генотипу) виражається в її здатності давати гетерозисні гібриди при схрещуванні з різними іншими генотипами.
- **Специфічна комбінаційна здатність (СКЗ)** батьківської лінії характеризується її відношенням до певної конкретної іншої батьківської форми, до іншого конкретного генотипу.

Іншими словами, термін «загальна комбінаційна здатність» виражає середню цінність ліній у гібридних комбінаціях, а термін «специфічна комбінаційна здатність» — випадки, коли певні комбінації кращі або гірші, ніж можна було б очікувати, виходячи із середньої якості ліній.

Методи визначення комбінаційної здатності:

Для визначення комбінаційної здатності батьківських форм використовують такі методи:

1. діалельні схрещування;
2. топкрос;
3. полікрос;
4. вільне перезапилення.

- **Діалельні схрещування** проводять як прямі ($A \times B$), так і зворотні ($B \times A$), одержуючи при цьому $n(n-1)$ можливих комбінацій. Кожна лінія може бути використана як материнська або як батьківська і є тестером відносно іншої. Користуючись цим методом, можна одержати найбільш повну інформацію про СКЗ, а також про ЗКЗ.
У такі схрещування включають 8 – 10 ліній, бо при більшій кількості їх дуже зростає кількість можливих комбінацій.
- **Топкрос** – найпоширеніший метод визначення комбінаційної здатності. Він полягає у схрещуванні кожної випробуваної лінії з одним або кількома (2 – 3) тестерами, які мають широку генетичну основу (сорт-популяцію, синтетика, подвійні та прості міжлінійні гібриди). Цей метод економічно вигідніший, ніж метод діалельних схрещувань, тому що кількість можливих комбінацій набагато менша.

Урожайність тест-кросних гібридів, т/га.

Лінія	♀ Прип'ять	♀ Бершадь	♀ Пролісок	♀ ТОСС 156 МВ	Середнє значення
F2-1	4,91	5,12	4,30	4,04	4,59
АК 135-1	5,10	5,47	5,48	5,61	5,42
АК 135-2	5,23	5,87	5,11	6,30	5,63
054К	4,62	5,40	3,73	3,65	4,35
Дунай 1	5,12	5,84	4,60	4,90	5,12
Дунай 2	4,94	5,93	4,84	5,83	5,39
П -140-1	4,52	5,21	4,12	5,29	4,79
В 37	4,12	6,10	4,29	5,43	4,99
Середнє значення	4,82	5,62	4,56	5,13	5,04
НІР, т/га	0,579				

Комбінаційна здатність

самозапилених ліній та тестерів

Лінія	Константи СКЗ, т/га				Ефекти ЗКЗ, т/га
	♀Прип'ять	♀Бершадь	♀Пролісок	♀ТОСС 156 МВ	
F ₂₋₁	0,54	-0,05	0,19	-0,64	-0,44
АК 135-1	-0,10	-0,53	0,54	0,10	0,38
АК 135-2	-0,18	-0,34	-0,04	0,58	0,59
054К	0,49	0,47	-0,14	-0,79	-0,68
Дунай 1	0,22	0,14	-0,04	-0,31	0,08
Дунай 2	-0,23	-0,04	-0,07	0,35	0,35
П -140-1	-0,05	-0,16	-0,19	0,41	-0,24
В 37	-0,65	0,53	-0,22	0,35	-0,04
Ефекти ЗКЗ, т/га	-0,21	0,58	-0,47	0,097	

Примітка: для ліній НІР₀₅ = 0,210 т/га;

для тестерів НІР₀₅ = 0,227 т/га.

Порівняння із середньою ЗКЗ; для ліній НІР₀₅ = 0,113 т/га;

для тестерів НІР₀₅ = 0,145 т/га.

Комбінаційна здатність самозапиленних ліній та тестерів.

Лінія	Константи СКЗ, т/га				Ефекти ЗКЗ, т/га
	♀Прип'ять	♀Бершадь	♀Пролісок	♀ТОСС 156	
Чернівецька 21	-0,05			-0,04	-0,31
F2-2		0,42	-0,33		0,15
Ом 198	0,97			-1,07	-0,34
Дунай 2		0,65	-0,56		0,40
Бг 251-3	-1,04			0,94	0,93
П 140-I		-0,75	0,84		-0,75
Косл 17	0,06			-0,15	-0,76
F2		0,22	-0,13		0,21
Ак 135	0,41			-0,51	-0,43
КІ 14		-0,29	0,38		-0,45
Од 18	-0,74			0,65	0,32
Бг 251-1		0,33	-0,23		0,14
Бг 251-2	0,07			-0,16	0,92
П 140-II		-0,26	0,36		-0,02
Ефекти ЗКЗ,т/га	-1,01	-0,08	-0,01	1,11	

Примітка: для ліній НІР05 =0,638 т/га;

для тестерів НІР05 =0,836 т/га.

Порівняння із середньою ЗКЗ; для ліній НІР05 = 0,615 т/га;

для тестерів НІР05 = 0,295 т/га.

Схема отримання самозапиленних ліній стандартним методом

1-й рік	Розсадник добору – I ₀	Проводять самозапилення не менше 250 рослин при використанні вихідним матеріалом сортів, міжсорткових, сортолінійних гібридів або синтетиків та 20-50 рослин міжлінійних гібридів.
2-й рік	I ₁ - Гірші родини (30-40 рослин) вибраковують	В кращих родин (30-40 рослин) піддають самозапиленню 8-12 рослин
3-й рік	I ₂ - Гірші родини (30-40 рослин) вибраковують повністю	У відібраних родин в кращих рядках піддають самозапиленню по 6-8 рослин
4-й рік	I ₃ - Насіння з кожного самозапиленого початка ділять і висівають: а. продовження самозапилення і добору кращих рослин	б. для схрещування з тестером
5-й рік	I ₄ - Продовження роботи по створенню самозапиленних ліній	Випробування гібридів від топкросів
6-й рік	I ₅ - Продовження роботи по створенню самозапиленних ліній	Випробування гібридів від топкросів
7-й рік	I ₆ - Добір кращих ліній з високою загальною комбінаційною здатністю і включення їх в діалельні схрещування	Добір кращих ліній з високою загальною комбінаційною здатністю і включення їх в діалельні схрещування

Рекурентний (періодичний) добір

1-й рік	Вихідний матеріал (вільнозапильний сорт, гібрид(простий, подвійний...))	1. Добір елітних рослин. 2. Примусове самозапилення (інбридінг). 3. Схрещування з тестером.
2-й рік	Топкросні гібриди	Випробування нащадків від схрещування з тестером на ЗКЗ по урожайності.
3-й рік	Інбредні родини І ₁	Вільне перезапилення кращих інбредних нащадків: 1. Створюють суміш з однакової кількості насіння кращих ліній; 2. Кращі лінії висівають на окремих рядках і вручну проводять схрещування по діалельній схемі.
4-й рік	Популяція синтетика 1.	Початок нового циклу добру. Самозапилення і схрещування з тестером.

Реципрокний рекурентний добір

1-й рік	Популяція А	Популяція В	1-й цикл Вихідний матеріал
	Добір елітних рослин, примусове самозапилення (інбридінг), перезапилення кращих рослин із популяції В.	Добір елітних рослин, примусове самозапилення (інбридінг), перезапилення кращих рослин із популяції В.	
2-й рік	Випробування тестерних гібридів ♀ В X ♂А	Випробування тестерних гібридів ♀ А X ♂В	Випробування нащадків від схрещування з тестером
3-й рік	Висівають нащадків від самозапилення, які дали добрі результати в тестерних схрещуваннях	Висівають нащадків від самозапилення, які дали добрі результати в тестерних схрещуваннях	Вільне перезапилення кращих самозапилених ліній
4-й рік	Популяція А1	Популяція В1	2-й цикл Вихідний матеріал

- У селекційній практиці для визначення гетерозисної моделі і джерел зародкової плазми використовують тесткросні і діалельні схрещування. Це найбільш популярні та ефективні методи, тому що вони відображають не тільки генетичну віддаленість між компонентами схрещування, а й адаптивність до умов вирощування, у яких ведеться випробування. Незважаючи на розвиток інших методів, ідентифікація плазм і гетерозисних груп при використанні різних схем схрещування залишається головним методом оцінки і класифікації ліній за рівнем прояву гетерозису та селекційними ознаками.

- Визначення комбінаційної здатності проводиться шляхом діалельних або аналізуючих схрещувань. Метод топкросних схрещувань серед інших відомих методів оцінки КЗ є найбільш поширеним. При його використанні є можливість отримання одразу всіх відомих типів гібридів. У зв'язку з тим, що КЗ є з однієї сторони - функцією складної взаємодії генотипу, що вивчається і генотипу аналізатора, а з іншої – взаємодії їх з умовами навколишнього середовища. Об'єктивність оцінки форм, що вивчаються в значній мірі визначається як вибраним для цієї цілі аналізатором, так і ґрунтово-кліматичними умовами експеримента.

- Точність оцінки КЗ методом топкросу в значній мірі залежить від правильного вибору тестера. Кращим тестером є той, що дозволяє отримати з достатньою точністю і швидкістю максимальну кількість інформації. В літературі не існує єдиної думки відносно принципів добору тестерів для оцінки КЗ в системі топкросів: тестер повинен бути з широкою або вузькою генетичною основою, з високою або низькою ЗКЗ, на протязі якого часу необхідно оцінювати ЗКЗ і СКЗ набору ліній.

- Правильний вибір тестера суттєво важливий. Дослідження, що відносяться до різних сторін взаємодії лінії та тестера, показали наступне:

- 1-при певній кількості ділянок найбільш точної оцінки ЗКЗ можна досягти від збільшення числа тестерів одночасно із збільшенням числа ліній, і найменше – від збільшення повторностей;
- 2 - по мірі того як генетична мінливість в межах батьківської форми, яка використовується як тестер, збільшується взаємодія лінія / тестер зменшується. При будь-якому тестері з обмеженою генетичною мінливістю показники специфічні і для прогнозування результатів випробування з іншими неспорідненими тестерами не мають великого значення; 3- найкращі самозапилені лінії внаслідок їх схильності до маскування різниці між лініями, що досліджуються не придатні як тестери для випробування на ЗКЗ.

- Найчастіше як тестери використовують самозапилені лінії та прості гібриди.
- Коломацька В.Л., як тестери використовувала самозапилену лінію Р 502 та гібриди Р 502/Р 165, Вс 5b/Р 502.
- Грібінча В.М. та Партас Е.К., використали самозапилені лінії А 632 і В 73 із гетерозисної групи Рейд (BSSS) як тестери для диференціації ліній зародкової плазми Ланкастер.
- Овсяннікова Н.С. застосовувала різні за генетичною природою тестери:
 - лінії Р 502, ВС 5, простий гібрид См 174/ВС 5в. Барсуков І.П. тестерами використовував лінії Ух 5 і Ух 9 та простий гібрид Ух 382/См99.
- Боденко Н.А., та Гаркава О.М., для оцінки комбінаційної здатності групи ліній схрещували з простими гібридами: 346М/ДК427; 346М/ДК347; 346М/ДК 710; 502М/ДК 710; 502М/ДК347; Дк 710/ДК 427 та ін..

- Заїка С.П. та Перевертун Л.І., проводили схрещування ранньостиглих ліній з 3-ма ранньостиглими тестерами – лініями відомого родоводу F2, Со 125 та S 72 та тестування селекційних номерів І4-І7 з промисловими ранньостиглими лініями F2 та Со 125 і середньоранньою Р 346.
- Олешко О.А. для самозапилених сімей, до складу яких увійшли ранньостиглі лінії плазми Лакауне і середньопізні лінії плазм Ланкастер і Рейд (BSSS) використовував тестери – сестринський гібрид ДК 406М/ДК 710 та простий гібрид П 346/ДК 710, а для самозапилених ліній отриманих за участю генетичної плазми Айодент – гібриди П 346М/ДК 427 та П 346С/ДК 366 .
- Ільченко Л.А. лінії споріднені з А 619 (Ланкастер) схрещувала з двома тестерами плазми Айодент: лінія ГК 26М і сестринський гібрид ГК 26М/ДК 437зМ .
- Дудка О.С. з метою класифікації та ідентифікації десяти ранньостиглих і середньостиглих ліній проводив тестерні схрещування з лініями відомого родоводу: F2, ЮВ 7, Со 125, S 61, L 13, Р 346.
- Кравченко В.А., та Супрунов А.І., Чумак М.В., Лавренчук М.Ф. схрещували різні за консистенцією зерна групи кукурудзи.
- Горчаков В.А. як тестери використовували самозапилені лінії Ма 21, МК 167, Т 22 та W 401.

Цитоплазматична чоловіча стерильність

- Селекціонера цікавить ЦЧС, яка була відкрита в 1931 р. одночасно двома вченими: М.І. Хаджіновим в СРСР і М. Rhoades в США.
- Чоловіча стерильність обумовлена взаємодією особливого типу стерильної цитоплазми (S) і рецесивних алелей ядерних генів rf. У даний час у кукурудзи відомо і вивчено 4 типу ЦЧС: техаський — Т, молдавський — М, парагвайський — С, болівійський — Б.
- Домінантні алелі Rf ядерних генів відновлюють фертильність пилку і при реалізації їх в стерильній цитоплазмі. Комплементарні гени Rf1 і Rf2 є відновлювачами техаського типу ЦЧС (ЦЧС-Т), ген Rf3 молдавського (ЦЧС-М), гени Rf4, Rf5 і Rf6 — парагвайського (ЦЧС-С), ген Rfvar — болівійського (ЦЧС-Б). У природних популяціях домінантні алелі Rf1-Rf3 зустрічаються значно рідше, ніж рецесивні. Для отримання комерційних гетерозисних гібридів першого покоління (F1) заздалегідь повинні бути створені самозапилені лінії з наступними генотипами:

- фертильна самозапилена лінія — закріплювач стерильності — $Nrfrf$;
- стерильна самозапилена лінія із стерильним пишком — $Srfrf$, що має однакові ядерні гени із закріплювачем стерильності, але має стерильну цитоплазму (стерильний аналог фертильного закріплювача стерильності).
- самозапилена лінія — відновлювач фертильності - $NRfRf$ або $SRfRf$. Насінництво і підтримка на високому рівні стерильності пишку у чоловічостерильних ліній проводиться в наукових селекційних установах на просторово ізольованих від інших посівів кукурудзи ділянках гібридизації по схемі: материнська стерильна лінія $\text{♀}Srfrf$ x лінія-закріплювач стерильності $\text{♂}^{\wedge}Nrfrf = Srfrf$.

Схема створення стерильного аналога лінії А

1-й рік	- IxA ♀ IцитSrfrf x ♂ AцитNrfrf → F1 цитS rfrf	I/A 50/50
2-й рік	-(IxA)xA ♀ F1 цитSrfrf x ♂ AцитNrfrf → Fb1 цитS rfrf	25/75
3-й рік	-(IxA2)xA ♀ Fb1 цитS rfrf x ♂ AцитNrfrf → Fb2 цитS rfrf	12,5/87,5
4-й рік	-(IxA3)xA ♀ Fb2 цитS rfrf x ♂ AцитNrfrf → Fb3 цитS rfrf	6,25/93,75
5-й рік	-(IxA4)xA ♀ Fb3 цитS rfrf x ♂ AцитNrfrf → Fb4 цитS rfrf	3,125/96,875
6-й рік	-(IxA5)xA ♀ Fb4 цитS rfrf x ♂ AцитNrfrf → Fb5 цитS rfrf	1,5625/98,4375
I – лінія-джерело стерильності; А – лінія, якій необхідно передати ЦЧС; I/A- співвідношення ядерного матеріалу.		

Схема створення аналога відновлювача фертильності лінії А на фертильній основі

1-й рік	- ВхА	$\text{♀} \text{В}_{\text{цитNRfRf}} \times \text{♂} \text{А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{F1}_{\text{цитN Rfrf}}$
2-й рік	$(\text{ВхА})\text{хА}$	$\text{♀} \text{F1}_{\text{цитN Rfrf}} \times \text{♂} \text{А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb1}_{\text{цитN Rfrf}} + \text{цитNrfrf}$
3-й рік	$(\text{ВхА}^2)\text{хА}$	$\text{♀} \text{Fb1}_{\text{цитN Rfrf}} \times \text{♂} \text{А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb2}_{\text{цитN Rfrf}} + \text{цитNrfrf}$
В – джерело фертильності; А – лінія, якій необхідно передати здатність відновлення фертильності.		

Схема створення аналога відновлювача фертильності лінії А на стерильній основі

1-й рік	- ВхА	$\text{♀ В}_{\text{цитS Rfrf}} \times \text{♂ А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{F1}_{\text{цитS Rfrf}}$
2-й рік	-(ВхА)хА	$\text{♀ F1}_{\text{цитS Rfrf}} \times \text{♂ А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb1}_{\text{цитS Rfrf}} + \text{цитS rfrf}$
3-й рік	-(ВхА2)хА	$\text{♀ Fb1}_{\text{цитS Rfrf}} \times \text{♂ А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb2}_{\text{цитS Rfrf}} + \text{цитS rfrf}$
4-й рік	-(ВхА3)хА	$\text{♀ Fb2}_{\text{цитS Rfrf}} \times \text{♂ А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb3}_{\text{цитS Rfrf}} + \text{цитS rfrf}$
5-й рік	-(ВхА4)хА	$\text{♀ Fb3}_{\text{цитS Rfrf}} \times \text{♂ А}_{\text{цитNrfrf}} \rightarrow \text{Fb4}_{\text{цитS Rfrf}} + \text{цитS rfrf}$

В – джерело фертильності;

А – лінія, якій необхідно передати здатність відновлення фертильності.