

Гібридизація в селекції рослин

Гібридизація як метод створення нового вихідного матеріалу

- Всі сорти с.-г. культур створено з використанням методу добору. В якості вихідного матеріалу людиною початково використовувались дикорослі природні популяції.

Щодо успіхів перших селекціонерів, то аж до XVIII ст. письмові відомості практично відсутні. Ван Монс в Бельгії, Найт в Англії і Кутер у США (за Бороєвичем, 1984) наводять описи масових доборів у популяціях с.-г. рослин.

На початку XIX ст. американський фермер Джон де Кутер, вирощуючи пшеницю, звертає увагу на значну різноманітність типів цієї культури й приходить до ідеї щодо роздільного добору окремих колосків. При роздільному посіві відібраних колосків було відмічено більшу вирівняність, однорідність в межах кожного з потомств та відмінності між ними. Кращі з потомств було розмножено і таким чином одержано перші селекційні сорти, які знайшли в той час широке поширення у виробництві.

Таким чином, вихідну популяцію, яку початково використовували в якості кращого сорту, було проаналізовано та розкладено через її невирівняність на окремі складові лінії, з яких потім добирались кращі, розмножувались і використовувались надалі як нові селекційні сорти. Даний метод дістав назву аналітичної селекції. Таким чином, аналітичною називається селекція, яка основана на аналізі ліній, що складають певну популяцію, та доборі кращих з них.

- Гібридизація – це схрещування між собою двох і більше генетично різних батьківських форм. Організми, які одержують в результаті природного чи штучного схрещувань і які поєднують у собі спадкові ознаки і властивості батьківських форм, називають гібридами.

- Гібридизація поділяється на:

- - штучну, яка здійснюється людиною, та
- -природну (або спонтанну), при якій відбувається вільне переzapилення рослин у природних умовах, без втручання людини.

Слід відмітити, що остання досить поширена в природі. Схрещуються між собою рослини не тільки одного сорту, різновидності чи виду, але й рослини різних видів при близькому їх розміщенні. І не тільки перехреснозапильних, а й самозапильних культур. Наприклад, різні сорти м'якої ярої чи озимої пшениці, м'якої пшениці з твердою тощо. М.І. Вавілов в Бразилії спостерігав цілі поля з розщепленнями гібридів від спонтанних схрещувань вівса візантійського з вівсюгом. Безумовно, що дані біологічні особливості культур необхідно відповідним чином враховувати в селекційній та насінницькій роботі.

■ Гібридизація ділиться на:

- внутрішньовидову, коли батьківські форми, що схрещуються, належать до одного виду;
- віддалену: міжвидову, коли батьківські форми належать до одного виду, і міжродову - до різних родів рослин.
- Гібридизацію не слід розглядати, як просте підсумування ознак і властивостей батьківських форм, що схрещуються, оскільки вони передають потомству не ознаки і властивості, а гени, що їх контролюють.
- *Основою формоутворень при гібридизації є рекомбінації генів та трансгресії внаслідок випадкової перекомбінації (перегрупування) материнських і батьківських хромосом у мейозі, явище кросинговеру (перехресту – обміну гомологічними фрагментами гомологічних хромосом), транслокації (обмін ділянками у несестринських хромосом). В результаті, в кожному поколінні гібридів ознаки і властивості рослин, що контролюються певними генами, розвиваються заново. Поряд з ознаками батьківських форм появляються новоутворення.*

- Щодо явища трансгресії (від латинського transgressio - перехід), то воно було відкрите Нільсоном-Еле (Свалєфська селекційна станція) в 1910 р. Вченим вивчалось питання успадкування забарвлення зернівки в пшениці та вівса. Дослідженнями було встановлено, що в пшениці забарвлення зернівки контролюється трьома полімерними генами. В кожному з локусів можуть знаходитись алелі R1 і r1, R2 і r2, R3 і r3. У особин з генотипом r1 r1 r2 r2 r3 r3 зерно біле, у всіх інших – червоне. Максимальне вираження ознаки – темно-червоне забарвлення – спостерігається при 6 домінантних алелях - R1 R1 R2 R2 R3 R3.
- Схрестивши червонозерну пшеницю з білозерною, Нільсон – Еле в F2 одержує гібриди з переходами в забарвленні зерна від темно-червоного (генотип R1 R1 R2 R2 R3 R3) до білого (відповідно r1 r1 r2 r2 r3 r3). За інтенсивністю червоного забарвлення частина гібридних рослин перевершила вихідні батьківські форми. Таке явище, коли потомство за ступенем прояву ознаки в F2 перевершує батьківські форми, вчений назвав трансгресією.

- Ступінь позитивної трансгресії визначається за формулою:

- $$\frac{(X_{F2} - X_{P \max})}{X_{P \max}} \cdot 100$$
, де:

- X_P – максимальне значення ознаки у кращої батьківської форми;
 - X_{F2} - вище в порівнянні з X_P значення цієї ж ознаки у рослин F_2
-
- Частота трансгресії – це кількість рослин з вищими значеннями ознаки в порівнянні з батьківськими формами.
- Трансгресія може бути як позитивною, так і негативною. Але в будь-якому випадку – це джерело нової генетичної мінливості, яке веде до «розщеплень ознак» в обох напрямках у порівнянні з вихідними батьківськими формами. Так, в F_2 часто одержують більш ранні гібриди від ранньостиглих батьків, більш низькорослі відносно батьківських форм тощо. Але передумовою виникнення трансгресій є той факт, що ні одна з батьківських форм не має всіх домінантних чи рецесивних алелей генів, що контролюють певні ознаки. Це можна виявити лише з допомогою спеціальних досліджень. Тому на теперішній час успіхи трансгресивної селекції часто носять характер випадковості.

- Загалом, з усього різноманіття завдань, які доводиться вирішувати методом гібридизації, чисто умовно виділяють два основних:
- *комбінаційні схрещування;*
- *трансгресивну селекцію.*

- Щодо трансгресивної селекції, то даний напрямок базується на планомірних схрещуваннях з метою одержання позитивних трансгресій за урожайністю чи іншими характеристиками.
- Метою комбінаційних схрещувань (комбінативна селекція) є одержання генотипів, які поєднували б бажані ознаки і властивості батьківських форм та забезпечували б створення високопродуктивних сортів. Крім селекції на урожайність, даний метод використовується для покращення інших показників – стійкості проти вилягання, хвороб, одночасного дозрівання тощо.

- Селекція з використанням методу гібридизації буде успішною в разі дотримання наступних принципів:
- *1) чітко поставленого завдання (розроблена програма досліджень, модель нового сорту);*
- *2) правильного підбору батьківських пар для схрещувань;*
- *3) правильного використання відповідного типу схрещувань;*
- *4) правильної організації роботи з гібридними популяціями.*

- Узагальнення зібраного фактичного матеріалу дозволило розробити певні загальні принципи і методи добору батьківських пар для схрещувань.
- *До них відносяться:*
 - *еколого-географічний;*
 - *за елементами продуктивності;*
 - *за тривалістю окремих фаз вегетації;*
 - *за стійкістю проти хвороб та шкідників;*
 - *за допомогою комп'ютерної техніки;*
 - *для вирішення спеціальних селекційних завдань.*

- *Еколого-географічний принцип* добору батьківських пар для схрещувань передбачає об'єднання в новому сорті позитивних ознак та властивостей різних екотипів.
- *Екотип* – це відносно спадково стійка форма даного виду, властива певним ґрунтово-кліматичним умовам і пристосована до них.
- Так, наприклад, у північних районах добір створив скоростиглі сорти і форми зернових культур.
- У степових районах нашої країни з чорноземними ґрунтами, як і в подібних областях США, Австралії сформувались екотипи з підвищеним вмістом білка, з скловидним зерном та сильною клейковиною.
- В китайських пшениць виробилась екологічна властивість швидкого наливу зерна.
- Італійські пшениці, які сформувались в умовах теплого вологого клімату, характеризуються комплексним імунітетом проти стеблової іржі, мають коротке стебло, крупне, але з низьким вмістом білка (всього 9-10 %), зерно.
- До сучасного сорту с.-г. виробництвом ставляться досить високі вимоги. Ознаки та властивості, які він повинен мати, в комплексі в природі не існують, вони розділені серед географічно віддалених екотипів. Сутність методу добору батьківських пар за екологічним принципом в тому і полягає, щоб ознаки і властивості, розрізнені між екологічно і географічно віддаленими сортами і формами, в необхідному сполученні об'єднати, скомбінувати в новому сорті.

- Поняття географічної віддаленості з початку ХХ ст. і до другої світової війни фактично співпадало з поняттям генетичної дивергентності, віддаленості. І при обміні селекційним матеріалом між науково-дослідними установами з різних географічних зон частіш за все мало місце і різне генетичне походження того чи іншого матеріалу. Після другої світової війни, коли розвиток торгових зв'язків між державами, відкриття кордонів тощо призвели до такого обміну інформацією та матеріалом, як ніколи раніше, географічна віддаленість втратила свій початковий зміст. В зв'язку з цим, цінність тих чи інших генотипів визначається не ступенем їх географічної віддаленості від місця схрещування, а тими ознаками і властивостями, які добір міг створити в умовах різних екологічних зон. М.І. Вавілов зазначав, що при схрещуваннях сортів різного екологічного походження можна отримати цінні поєднання ознак. Слід відмітити і часті трансгресії та новоутворення, які виникають при схрещуваннях генетично віддалених форм.
- Першим селекціонером, хто використав даний принцип добору і на його основі створив ряд прекрасних сортів плодових культур, був наш вітчизняний вчений І.В. Мічурін.
- Особливо великий вклад у розробку та удосконалення методу гібридизації віддалених еколого-географічних форм стосовно пшениці П.П. Лук'яненка. Використовуючи його, вчений створив більше 40 високопродуктивних високоякісних сортів озимої пшениці, з яких 17 було районовано. Шедевром вітчизняної та світової селекції став сорт м'якої озимої пшениці Безоста 1. Слід зазначити, що даний принцип добору батьківських пар досить широко використовується і сучасними селекціонерами. В якості материнських форм найчастіше використовуються місцеві, добре пристосовані до умов існування сорти.

- Добір батьківських пар за елементами продуктивності. Основним критерієм оцінки батьківських пар при використанні цього методу є продуктивність та елементи, що її обумовлюють. У зернобобових культур, наприклад, це висота рослини, число продуктивних вузлів та бобів на рослину, число бобів на один продуктивний вузол, виповненість боба, число насінин на рослину, маса 1000 насінин. Слід зазначити, що відмінності між сортами за цими ознаками інколи досить істотні. Якщо форми із значними відмінностями використати як батьківські в схрещуваннях, причому одна з них доповнюватиме іншу за максимальними значеннями різних компонентів продуктивності, то не виключена можливість одержання більш продуктивного потомства. Але слід враховувати відносно складну спадковість більшості кількісних ознак, їх сильну залежність від умов навколишнього середовища та високу мінливість. Тому використовувати даний метод без урахування інших показників можна лише у виключних випадках.

- *Добір пар на основі тривалості фаз вегетації.* При створенні нових сортів часто виникає необхідність сумістити високу урожайність із скоростиглістю. Проблема досить складна, оскільки між цими ознаками, як правило, існує негативний взаємозв'язок, тобто чим більш пізньостиглий сорт, тим вища його урожайність. Цей факт пояснюється тим, що за більш тривалий період вегетації рослини встигають накопичити і більшу масу органічної речовини.
- При селекції на скоростиглість слід враховувати, що тривалість вегетаційного періоду будь-якого сорту – складна ознака. Період вегетації, наприклад у зернобобових культур, складається з окремих фаз: сходи-цвітіння, цвітіння-налив бобів, налив бобів-дозрівання. Добираючи для схрещування сорти з різною тривалістю окремих фаз вегетації, можна добитися поєднання в гібрида найбільш коротких із них і таким чином одержати більш скоростиглий сорт. Причому в однієї з батьківських форм менш тривалими повинні бути одні фази, а в іншій – інші. Основна вимога при доборі батьківських пар за таким принципом – точне знання фенології вихідних форм. За своєю суттю метод аналогічний попередньому.

- *Добір пар на основі різної їх стійкості проти хвороб та шкідників.* В селекції на стійкість недостатньо добирати сорти, стійкі проти тієї чи іншої хвороби. Обов'язкове знання расового складу збудників хвороб, шкочочинності окремих рас та фаз найсильнішого ураження рослин певними хворобами, типів стійкості.
- **Встановлено два типи генетично обумовленої стійкості рослин проти хвороб:**
- *расоспецифічну (за Ван-дер-Планком — вертикальну);*
- *нерасоспецифічну (горизонтальну, польову).*

- **Расоспецифічна** стійкість проявляється реакцією надчутливості або підвищеної чутливості рослин до певних рас патогена, коли клітини при проникненні в них гіфів грибків швидко гинуть. При цьому патогенне начало швидко локалізується з утворенням так званих некрозів. Даний тип стійкості контролюється моногенно чи декількома головними генами (олігогенами) з сильно вираженим ефектом дії. З появою нових рас сорт стає сприйнятливим.
- **Інший вид стійкості, польова**, обумовлений значною кількістю генів, так званих полігенів. Це «малі» гени, ефект дії кожного з яких незначний, але які разом проявляють кумулятивну дію. Такий тип стійкості формується протягом тривалого часу, в процесі природного та штучного доборів. І оскільки сорти є однаково стійкими до всіх рас патогена, то здатні зберігати цю стійкість протягом тривалого часу, незважаючи на зміни в расовому складі паразита.
- Таким чином, горизонтальна стійкість забезпечує сортам неповний (кількість рослин з симптомами незначного ураження не повинна перевищувати 5 %), але тривалий захист. При схрещуванні сортів з різним ступенем горизонтальної стійкості можливий варіант її посилення.
- Польова стійкість повинна забезпечити створюваним сортам основу імунітету. Додатково їм необхідно надати обумовлену основними генами расоспецифічну стійкість, яка забезпечить вищий загальний рівень стійкості проти найбільш поширених та шкочинних рас патогена. Отже, оптимальним варіантом буде залучення до схрещувань батьківських форм з обома типами стійкості проти певних хвороб.
- До особливих видів генетичної стійкості відноситься **толерантність**.
- До толерантних відносяться сорти, на яких патогени розвиваються, але вони витримують таке ураження без значного зниження врожаю. Оскільки створити сорт з комплексною стійкістю проти декількох патогенних видів одного роду дуже важко, не кажучи вже за різні роди, селекція на толерантність має величезне значення.

- **Добір пар за допомогою комп'ютерної техніки.** На теперішній час селекціонер по кожній культурі в своєму розпорядженні має сотні, а то й тисячі сортозразків. З подальшим збільшенням їх кількості зростатиме і число можливих комбінацій схрещувань. В зв'язку з цим постає питання щодо використання комп'ютерної техніки для добору батьківських пар. Для цього в комп'ютер згідно певної програми заносяться дані значень ознак і властивостей досліджуваних сортозразків. Комп'ютером визначається, при схрещуваннях яких з них з найвищою ймовірністю буде досягнуто оптимальне поєднання у гібридів певних позитивних ознак та властивостей.
- **Добір пар при вирішенні спеціальних селекційних завдань.** В залежності від завдань, які ставлять перед собою селекціонери, інколи доводиться використовувати специфічні методи добору батьківських форм для схрещувань. Так, наприклад, часто виникає потреба у схрещуваннях з метою позбавлення існуючого сорту від певного дефекту. В такому випадку його схрещують із сортом – донором цієї ознаки тощо.
- Розглянуті принципи добору батьківських пар для схрещувань далеко не охоплюють всіх підходів до вирішення проблеми. Їх слід розглядати як орієнтовні. В практичній селекції вони поглиблюються, доповнюються, видозмінюються відповідно до поставлених завдань, залежно від біологічних особливостей культури, наявності вихідного матеріалу.

- Відомий югославський генетик і селекціонер С.Бороєвич виділив три концепції добору батьківських пар для схрещувань:
- *концепція сорту;*
- *концепція ознаки;*
- *концепція гена.*

- Концепція сорту базується на доборі для схрещувань якомога більшої кількості сортів, без попереднього вивчення їх відмінностей та цінності. Такий підхід розрахований на випадковий успіх і особливо широко використовувався на ранніх етапах розвитку селекції. Безумовно, що деякі з комбінацій виявилися досить результативними і забезпечили отримання перспективних ліній та сортів. Проте в цілому програма містить багато невизначеності та ризику, про що свідчить вибракування більшої частини комбінацій схрещувань, на які було витрачено багато часу та зусиль. На теперішній час дана концепція не знаходить широкого використання в прогресивних селекційних програмах. Нею селекціонери можуть певним чином керуватися на початку їх виконання, коли з якихось причин немає часу на детальні дослідження наявних в розпорядженні сортозразків.

- Більш надійною та доступною в роботі є концепція ознаки, під якою розуміють добір батьківських пар для схрещувань за ознаками, які прагнуть об'єднати в нових сортах. Даний підхід є найбільш поширеним у нинішній селекційній практиці, і для успішного його використання необхідно добре знати як характеристики сортозразків за основними ознаками, так і ступінь їх генетичної дивергентності. При однаковій генетичній участі батьківських форм слід враховувати і той факт, що кожна з них повинна мати якомога більше позитивних і менше – негативних ознак. Такі схрещування є цілеспрямованими і планомірними. Очевидно, що при підборі батьківських пар для схрещувань на основі цієї концепції число комбінацій у порівнянні з концепцією сорту значно зменшується, а шанс отримання перспективних ліній та сортів, навпаки, зростає.

- В 70-их роках минулого сторіччя спочатку в практиці роботи відділів ВІРу, а потім і селекційних установ країни поступово склалася тенденція називати одні зразки **джерелами**, а інші — **донорами** певних ознак.
- Щодо джерел, *то так називають виділені за фенотипом форми з необхідним селекціонеру значенням будь-якої цінної ознаки, які належать до вирощуваних чи споріднених видів (родів) с.-г. рослин.*
- Досить чітке визначення терміна “донор” вперше було дано Т.Я.Зарубайлом (1976): *це лише сорти і лінії з високими показниками тієї чи іншої ознаки, які можуть передавати цю ознаку іншим сортам порівняно легко і не передадуть разом з нею небажаних ознак, від яких важко і навіть неможливо буде позбавитися без одночасної втрати корисної ознаки.*

- За визначенням А.Ф.Мережка (1984), донорами є генетично вивчені джерела, які:
- 1) схрещуються з покращуваними сортами та забезпечують життєздатне фертильне потомство;
- 2) достатньо універсальні і забезпечують бажаний ефект у значній кількості комбінацій схрещувань;
- 3) не мають істотних недоліків, які тісно пов'язані з цією ознакою і знижують урожай до економічно неприйняттого рівня.
- Однією з обов'язкових умов для включення того чи іншого зразка в число донорів є наявність генетичних характеристик, які дозволяють прогнозувати можливі результати його використання в селекції. Лише знаючи генотипи залучуваних за тією чи іншою ознакою сортів у схрещування, особливості їх взаємодії можна вести добір батьківських пар для гібридизації на науковій основі. У всіх інших випадках ця робота більшою чи меншою мірою носитиме емпіричний характер.

- **Концепція гена** означає добір батьківських пар для схрещувань на основі даних про генетичну структуру ознак, за якими ведеться селекція. Слід зазначити, що на теперішній час генетичні основи ряду ознак вивчено в багатьох видів та сортів культурних рослин: визначено кількість генів, контролюючих той чи інший фенотип, та характер їх алельної і неалельної взаємодії, встановлено особливості фенотипового прояву різних алелей, роль цитоплазми тощо. Ці знання дозволяють підбирати відповідно поставлених вимог сорти-донори певних ознак та здійснювати більш обґрунтований добір батьківських пар для гібридизації. Як підкреслював відомий австралійський генетик і селекціонер Френкель ще в післявоєнні роки, селекція не може обпиратися на спостереження, а зобов'язана і повинна керувати генами кількісних ознак.
- Досить часто перед селекціонерами постають проблеми, які не вдається розв'язати з використанням методу внутрішньовидової гібридизації. Так, наприклад, всі сорти культурного виду картоплі *Solanum tuberosum* уражувались різними расами фітофтори, раком, нематодами тощо, в результаті чого урожай в несприятливі роки різко зменшувався. В межах даного виду джерел стійкості виділити не вдавалось, проте вони були виявлені серед видів *Solanum demissum*, *S. andigenum* тощо.

- **Схрещування рослин, які належать до різних видів і родів, називаються віддаленими.**
- *Віддалена гібридизація ділиться на:*
- *міжвидову (наприклад, схрещування м'якої пшениці з твердою, соняшника з топінамбуром, квасолі звичайної з багатоквітковою та ін.) і*
- *міжродову (схрещування пшениці з житом, пшениці з пирієм, егілопсом, елімусом та ін.).*

- Віддалені схрещування рослин застосовуються з метою:
- 1. Поліпшення сортів культурних рослин шляхом передачі їм однієї або декількох цінних ознак від дикорослих чи інших культурних видів.

Слід зазначити, що культурні форми рослин уже не мають тієї попередньої пристосованості до існування в природних умовах, яка властива значній кількості диких видів. Основним призначенням останніх є забезпечення збереження виду із збільшенням, по-можливості, чисельності потомства.

- 2. Найбільш бажаного поєднання цінних ознак, якого можна добитися схрещуванням близькоспоріднених видів: м'якої пшениці, наприклад, з твердою. Такі відносно константні міжвидові гібриди можуть утворюватись і в природних умовах, як, наприклад, гібридна люцерна, що виникла від схрещування люцерни синьої із жовтою, серповидною.
- 3. Одержання нового вираження ознаки, яке не властиве жодній із батьківських форм внаслідок дії комплементарних генів. Це має величезне значення в селекції декоративних культур, пряно смакових, ефіроолійних, де сама по собі новизна завжди користується значним успіхом. При значних відмінностях між компонентами схрещувань ймовірність одержання незвичайних форм завжди існує.

- 4. Одержання гетерозисних гібридів.

Уперше соматичний гетерозис у потомствах міжвидових гібридів спостерігав І.Г.Кельрейтер ще понад 200 років тому.

- 5. Віддалена гібридизація дає змогу створювати нові культурні рослини, які в природі не існували. І в цьому її принципова відмінність від внутрішньовидової. Насамперед, це створена Г.Д.Карпеченком рафанобрасіка у 1924 р. від схрещування редьки (*Raphanus sativus* L. , $2n=18$) з капустою (*Brassica oleracea*, $2n=18$). Гібрид виявився абсолютно непридатним для господарського використання, оскільки мав корінці капусти та вершки редьки. Але, вказаний вченим спосіб відновлення плодючості стерильних віддалених гібридів увійшов у світову практику і дав чимало цінних рослин, наприклад, тритикале, йошту (агруссмородину), янгбері (малиноожину) та ін.
- Як писав М.І.Дубінін, “путем скрещивания растений, принадлежащих к различным видам и родам, можно осуществлять коренные преобразования их природы и создавать новые формы, разновидности и виды”.

- 7. Це можливість ресинтезу культурних видів. Не для кожної культурної рослини існує чи існував у минулому свій вихідний дикий тип. Деякі види культурних рослин представлені лише селекційними сортами і не мають дикорослих форм, як, наприклад, слива, вишня, кукурудза, квасоля та ін. Тому певний інтерес викликає питання їх філогенетичних зв'язків і походження. Штучне відтворення існуючого виду називається ресинтезом. Так у 1935 р., В.О. Рибін здійснив схрещування між аличею ($2n=16$) та терном ($2n=32$), що дало змогу створити амфідиплоїд, подібний до сливи. Припускають, що саме внаслідок природної гібридизації терну з аличею та спонтанного подвоєння числа хромосому гібрида і виникла культурна слива.

Значення робіт вітчизняних та зарубіжних учених.

- Засновником експериментальної віддаленої гібридизації в рослин по праву вважається німецький ботанік Кельрейтер, який працював у Російській академії наук. В 1760 р. ним було вперше одержано міжвидовий гібрид тютюну. У наступні роки здійснено схрещування та одержано гібриди від 50 різних видів. Кельрейтером було показано шлях подолання стерильності гібридів 1-го покоління з допомогою зворотніх схрещувань, вперше відмічено явище гетерозису.

- Але без досліджень нашого вітчизняного вченого І.В.Мічуріна та американського вченого Бербанка гібридизація ще не була методом селекції.
- І.В.Мічурін міжвидові схрещування почав здійснювати в 1856р. Він схрещував різні види баштанних культур, плодово-ягідних: яблуню з грушею, сливу з абрикосом, вишню з сливою та ін. Всього вченим було створено понад 300 сортів плодових і ягідних культур. Значний внесок І.В.Мічурінін було зроблено і в розвиток теорії віддаленої гібридизації, зокрема з вивчення питання добору батьківських пар для схрещувань, подолання несхрещуваності видів тощо.
- Значну кількість сортів плодових, овочевих і декоративних культур було створено і американським ученим Л. Бербанком, в т.ч. і широко відомі створені ним плумкоти – гібрид сливи з абрикосом.

- *Значний внесок у теорію і практику віддаленої гібридизації (щодо схрещувань пшениці з житом) зробили Г.К. і Н.Г. Мейстери, М.А.Тюмяков (НДІСГ Південного Сходу), О.П.Шехурдін і Л.А.Сапегіни – щодо схрещувань твердої пшениці з м'якою; Ф.Г.Кириченко синтезував цінні сорти озимої твердої пшениці.*
- Над важливою проблемою створення зимостійких за умов Сибіру форм пшенично-житніх амфідиплоїдів працював В.Є.Писарев.
- В Інституті рослинництва ім. В.Я.Юр'єва А.Ф.Шуліндіним було створено 42-хромосомні тритикале.
- Широко відомі сорти тютюну, які займали до 85 % площ цієї культури і мали комплексний імунітет проти найбільш поширеного вірусу тютюнової мозаїки, кореневих гнилей та борошнистої роси, були створені М.Ф.Терновським схрещуванням культурних і диких видів.
- Не можна не відмітити і успіхи в селекції картоплі, яких досягнуто С.М.Букасовим і О.Я.Камеразом, А.А.Осипчуком та А.А. Подгаєцьким з використанням обговорюваного методу роботи.
- Від схрещувань різних видів сояшнику В.С.Пустовойтом та Г.В.Пустовойт створено урожайні сорти з високими вмістом олії та стійкістю проти хвороб.

Класифікація віддалених схрещувань

Першу класифікацію віддалених схрещувань було зроблено Г.Д.Карпеченком.

Він розділив їх на дві основні групи:

- *конгруентні та інконгруентні.*
- При конгруентних схрещуваннях батьківські форми мають “відповідні” хромосоми, які, незважаючи на певні відмінності, можуть більш - менш нормально кон'югувати, не зумовлюючи значного зниження фертильності.
- При інконгруентних схрещуваннях батьківські форми мають “невідповідні” хромосоми або різну їх кількість, в результаті чого гібриди 1-го покоління виявляються частково чи повністю стерильними.

- Узагальнюючи результати багаторічних досліджень різних міжвидових гібридів злаків, відомий український селекціонер і генетик, автор вітчизняних сортів тритикале **А.Ф.Шулиндін запропонував наступну класифікацію віддалених схрещувань:**
- *1-а група* – це схрещування генетично близьких видів пшениць з однаковим числом хромосом (наприклад, *Tr. durum* x *Tr. turgidum*) та високою їх гомологічністю, коли гібридне потомство є фертильним. Плодючість потомства обумовлена повною чи частковою гомологічністю хромосом, в результаті чого у гібридів 1-го покоління мейоз протікає більш чи менш нормально і вони самофертильні, а одержане гібридне потомство нагадує потомство від міжсорткових схрещувань.
- Добре схрещуються буряки звичайні з листовими, кукурудза з теосинте. При роботі з буркуном (багаторічною бобовою травою) порівняно легко вдалося передати низький вміст кумарину буркуну білому від буркуну зубчастого. Кумарин є особливою ароматичною речовиною, яка надає корму специфічного запаху, але на організм тварин шкідливої дії не чинить.

- 2-гу групу складають схрещування видів одного роду, але з різним числом хромосом. Щоб такий міжвидовий гібрид був фертильним, у схрещуваних видів хоча б деяке число хромосом повинне бути повністю чи частково гомологічним. У протилежному випадку мейоз у гібрида так сильно порушується, що утворювані гамети через різне число хромосом та їх склад є нежиттєздатними. Так, висока стерильність властива міжвидовим гібридам рису, бавовника, інших культур. Як показали дослідження, каріотипи різних видів рису (з яких 2/3 – диплоїди з $2n=24$, решта – тетраплоїди з $2n=48$), відрізняються за складом і структурою хромосом. І як виявилось, геном культурного виду AA є несумісним з іншими геномами. Експериментально одержані аллополіплоїди характеризуються чоловічою ядерною стерильністю.
- Досить низьке зав'язування насіння і при схрещуваннях диплоїдних видів з поліплоїдними. У пшениці, наприклад, менше 10 %. Схрестити диплоїдну пшеницю з гексаплоїдною ще важче.
- Гібридизація поліплоїдних видів вдається легше. Фертильні гібриди можуть виникати навіть у тих випадках, коли батьківські форми знаходяться на різних рівнях плоїдності і, отже, розрізняються за числом хромосом. Але це можливо лише за умови, якщо батьківські види мають спільні геноми. Наприклад, м'яка і тверда пшениці з відповідно геномними формулами AABBDD і AABB. З цієї ж причини без ускладнень схрещується 42-хромосомна пшениця маха з усіма 28-хромосомними видами.

- *3-а група* – це міжродові схрещування, найвіддаленіша гібридизація. Зрозуміло, що із збільшенням генетичних відмінностей у компонентів схрещувань зростають і труднощі схрещувань. Для їх подолання необхідні спеціальні прийоми. Однією з перших класичних робіт з міжродової гібридизації є робота Г.Д. Карпеченка і його рафанобрасіка. На даний час міжродові схрещування використовуються досить широко. Це пшенично-житні гібриди, пшенично-егілопсні, пшенично-еліпусні тощо.

Труднощі при віддаленій гібридизації та способи їх подолання.

- Основним труднощами при віддаленій гібридизації є:
- несхрещуваність генетично далеких видів і родів;
- несхожість гібридного насіння;
- стерильність гібридів F_1 .

- Основною причиною несхрещуваності різних видів і родів є відмінність, несумісність їх генотипів. При цьому найчастіше спостерігаються наступні явища:
- через фізіологічне гальмування проростання пилку приймочкою маточки останній взагалі не проростає (жито х ячмінь);
- пилки проростає, але пилкові трубки здуваються, деформуються і гинуть у тканинах маточки- має місце гальмування росту пилкової трубки тканинами стопчика (жито х пшеницю);
- інколи пилкові трубки досягають зародкового мішка, але запліднення не відбувається (пшениця х кукурудза).
- *За А.Ф.Шулиндіним (1972), це прогамний тип несумісності.*

- *Сингамна несумісність* спостерігається в період подвійного запліднення. При цьому спостерігаються наступні аномалії: повна відсутність запліднення (спермії затримуються в синергиді або в просторі між яйцеклітиною і центральною клітиною); часткове, або одинарне запліднення, коли зародок гине на стадії декількох клітин.
- *Ембріональна несумісність* виявляється після нормального запліднення, в період розвитку проембрію і початкових стадій утворення ендосперму. Спостерігається сповільнений поділ клітин гібридного насіння, структурні зміни ендосперму, відсутність диференціації зародка на органи. У даному випадку мова йде про невідповідність метаболізму зародка і материнської рослини, що спричинює лізис насіння.
- *Постембріональна несумісність* проявляється в нездатності гібридного насіння проростати при наявності зародка і ендосперму, а також в загибелі сходів. Останнє має місце у міжвидових гібридів від схрещувань сортів ярої твердої та озимої м'якої пшени ці.

- Селекціонерам давно відомі ці та інші перешкоди, і вони навчилися їх долати різними способами, зокрема:
- використанням реципрокних схрещувань. За материнську форму краще брати вид з більшим числом хромосом;
- запиленням на різних стадіях розвитку тичинок і маточки, що дає змогу продовжити тривалість проростання пилкових трубок і вони досягають зародкового мішка раніше, ніж дегенерує яйцеклітина;
- укорочуванням стопчика маточки, що зменшує відстань, яку має долати пилкова трубка;
- обробкою маточки материнської рослини стимуляторами росту – гіберелліновою кислотою, гетероауксином;
- стимуляцією проростання пилку опроміненням його низькими дозами γ -променів, ультрафіолетовими і лазерними променями;
- видаленням приймочок перед запиленням та заміною їх кусочком агару з цукром та желатином;
- запиленням сумішшю пилку різних видів. Цей спосіб був запропонований і використовувався І.В.Мічуріним при одержанні гібридів між яблунею і грушею, айвою і грушею, вишнею і черемухою тощо. Мабуть, пилки різних видів стимулює ріст пилкових трубок, зменшує абортівність малонасінних плодів.

- **Для подолання несхожості гібридного насіння** застосовують метод експлантації зародків на живильне середовище (починаючи зі стадії зиготи). Гібридні зародки добре ростуть у пробірках до пересаджування їх в ґрунт. Даний метод досить широко використовується в селекції льону, ячменю, конюшини, рису. Для визначення ступеня життєздатності гібридного насіння індійськими вченими розроблений метод рентгеноскопичного аналізу насіння, який дає змогу відрізнити нормально сформоване насіння від недорозвиненого.

- У стерильних гібридів найчастіше недорозвиненими генеративні бувають органи, зокрема чоловічі – пиляки. Іноді вони навіть не лопаються, інколи розкриваються, але пилок низької якості.
- Для подолання безпліддя гібридів F1 застосовують:
- *зворотні схрещування;*
- *обробку колхіцином.*
- Щодо застосування беккроссів, то можливі два варіанти:
- запилення пилком однієї з батьківських форм. Це один з найчастіше вживаних способів, який у більшості випадків забезпечує хороші результати, особливо коли один з компонентів схрещувань планується використати як донор певної ознаки. Очевидним є те, що в наступних поколіннях спостерігатиметься “повернення” ознак і властивостей тієї батьківської форми, пилок якої використовується для повторного запилення.
- запилення пилком рослин 1-го покоління. Досить часто серед них все-таки буває декілька рослин з фертильним пилком. Їх і використовують для запилення стерильних рослин цього ж покоління. При цьому «повернення» до ознак батьківських форм менш виражене.
- Щодо застосування колхіцину, то даний метод дозволяє одержувати у більшості випадків фертильні форми із збалансованим числом хромосом, які поєднують ознаки батьківських форм.

