

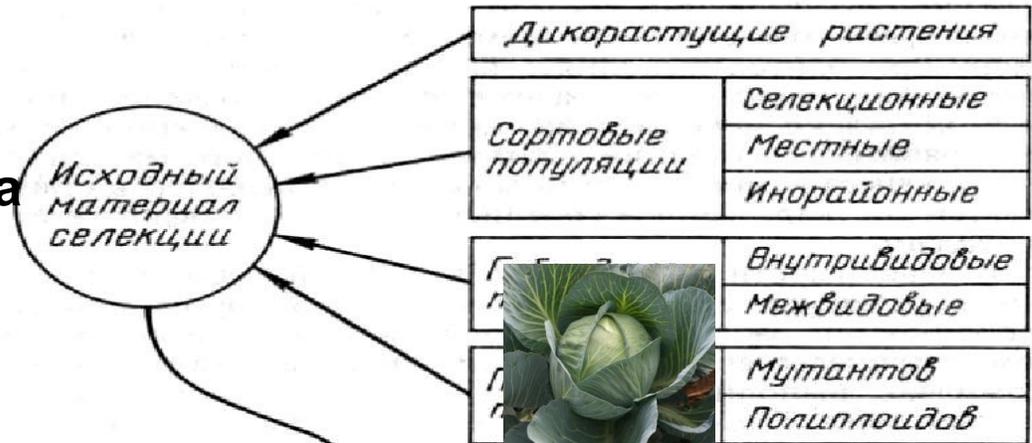
# ВНУТРИВИДОВАЯ И ОТДАЛЁННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ



# Схема селекционного процесса

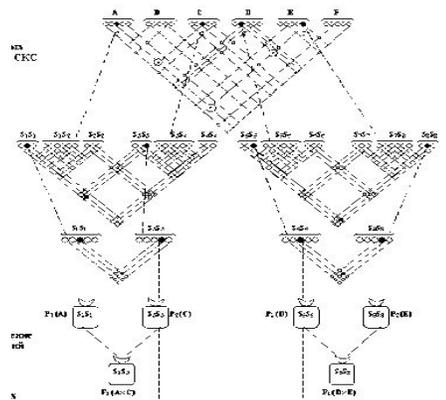
## I этап

Поиск и создание исходного материала



## II этап

Отбор



II этап. Отбор

Первое поколение	Оценка растений исходной популяции и выделение лучших для размножения
	Размножение, или создание популяций следующего поколения
Второе поколение	Оценка растений созданных популяций и выделение лучших для размножения
	Размножение, или создание популяций следующего поколения

и т.д. (до создания популяции, отвечающей целям селекционной работы)

III этап.

## III этап

Испытание



# Термины и понятия

**Сорт** – выведенная человеком группа хозяйственно-ценных по биологическим и морфологическим признакам растений, выращиваемых человеком с целью получения определенного продукта

**Сорт-популяция** – сорт перекрестноопыляющейся культуры - генетически неоднородная совокупность особей, но имеющая один или более признаков, по которым её можно отличить от других сортов.

**Сорт-линия** - сорт самоопыляющейся культуры – генетически однородная совокупность особей.

**Клон** – генетически однородная совокупность растений, полученных от отдельной особи посредством вегетативного размножения (сорта вегетативно размножаемых культур).

**F1 гибрид** – генетически однородная совокупность особей, полученная в результате гибридизации двух гомозиготных родительских линий.

**Чистая линия** – потомство, полученное в результате инбридинга (самоопыления) гомозиготного растения.



# Гибридизация

**Гибридизация** - процесс образования или получения гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке.

**Внутривидовая гибридизация** – скрещивание в пределах одного вида - основной метод создания исходного материала

**Отдалённая гибридизация** – скрещивание между разными систематическими группами, при которой происходит объединение разных геномов.  
Применяется, когда в пределах одного вида не удастся обнаружить формы с нужными признаками.



К методам селекции традиционно относят **отбор, гибридизацию, мутагенез.**

Во второй половине XX в. стали применять принципиально новые методы (биотехнология)



# ОТБОР

```
graph TD; A[ОТБОР] --> B[Индивидуальный отбор]; A --> C[Массовым отбором];
```

**Индивидуальный отбор** основан на оценке по потомству отобранных и индивидуально размножаемых лучших растений

**Массовым отбором** называют такую форму отбора, при которой из исходной популяции сразу отбирается большое число растений, сходных по комплексу признаков

# ГИБРИДИЗАЦИЯ



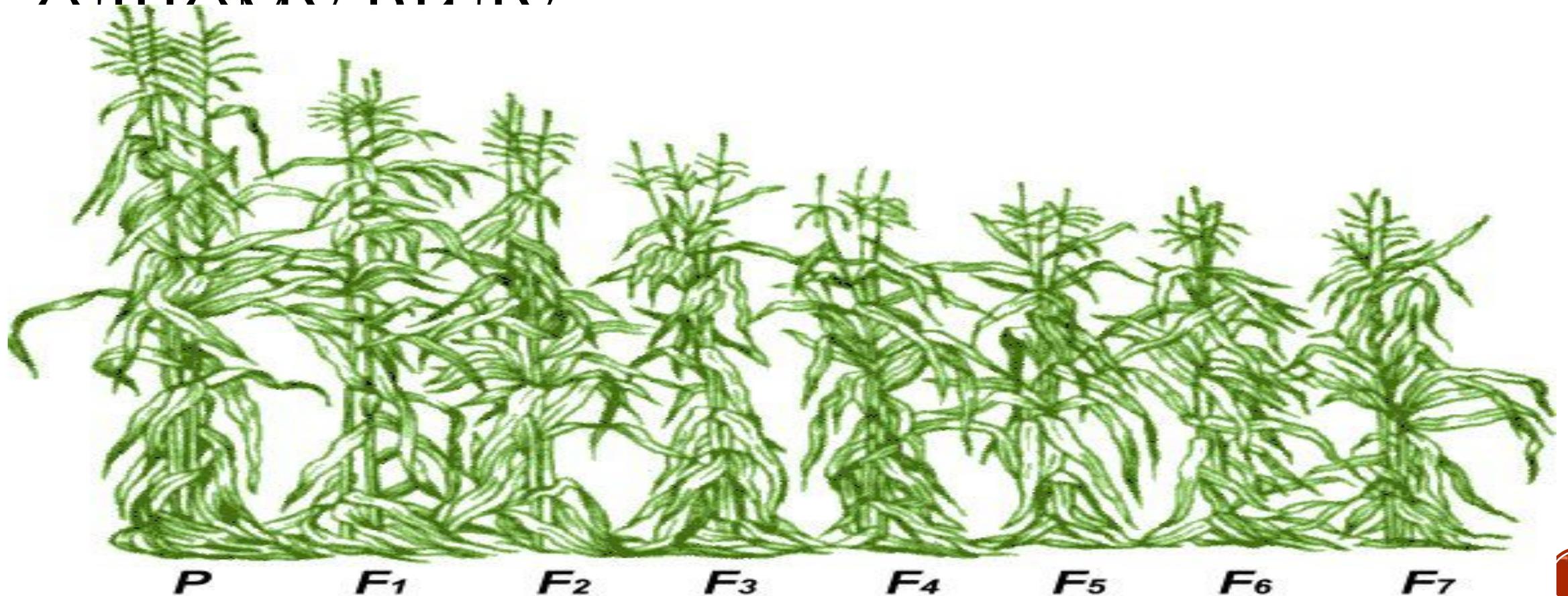
**Внутривидовая**  
(сорта/породы)



**Отдаленная**  
(виды/рода)



ВНУТРИВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ-  
ПОЛУЧЕНИЕ ГИБРИДНОГО ПОТОМСТВА В  
РЕЗУЛЬТАТЕ СКРЕЩИВАНИЯ ДВУХ ИЛИ  
НЕСКОЛЬКИХ СОРТОВ, ОТНОСЯЩИХСЯ К  
ОДНОМУ ВИДУ



# Концепция переноса генов

- Улучшение сельскохозяйственных культур это изменение генотипа растений в желаемом направлении, что часто связано с переносом генов из одного генетического источника в другой.
- У цветковых растений, гены обычно передаются **путем скрещивания или половой гибридизации.**
- Эта процедура заключается в совмещении генов двух родителей в новой генетической матрице.
- Следовательно, если родители генетически несовместимы то перенос генов половым путем не может произойти в принципе, или в лучшем случае затруднён.
- Продукт, полученный в результате скрещивания, называется гибридом.



# Гибридизация и получение гибридных семян



Сбор пыльцы



Кастрация цветка



Опыление



Выделение семян



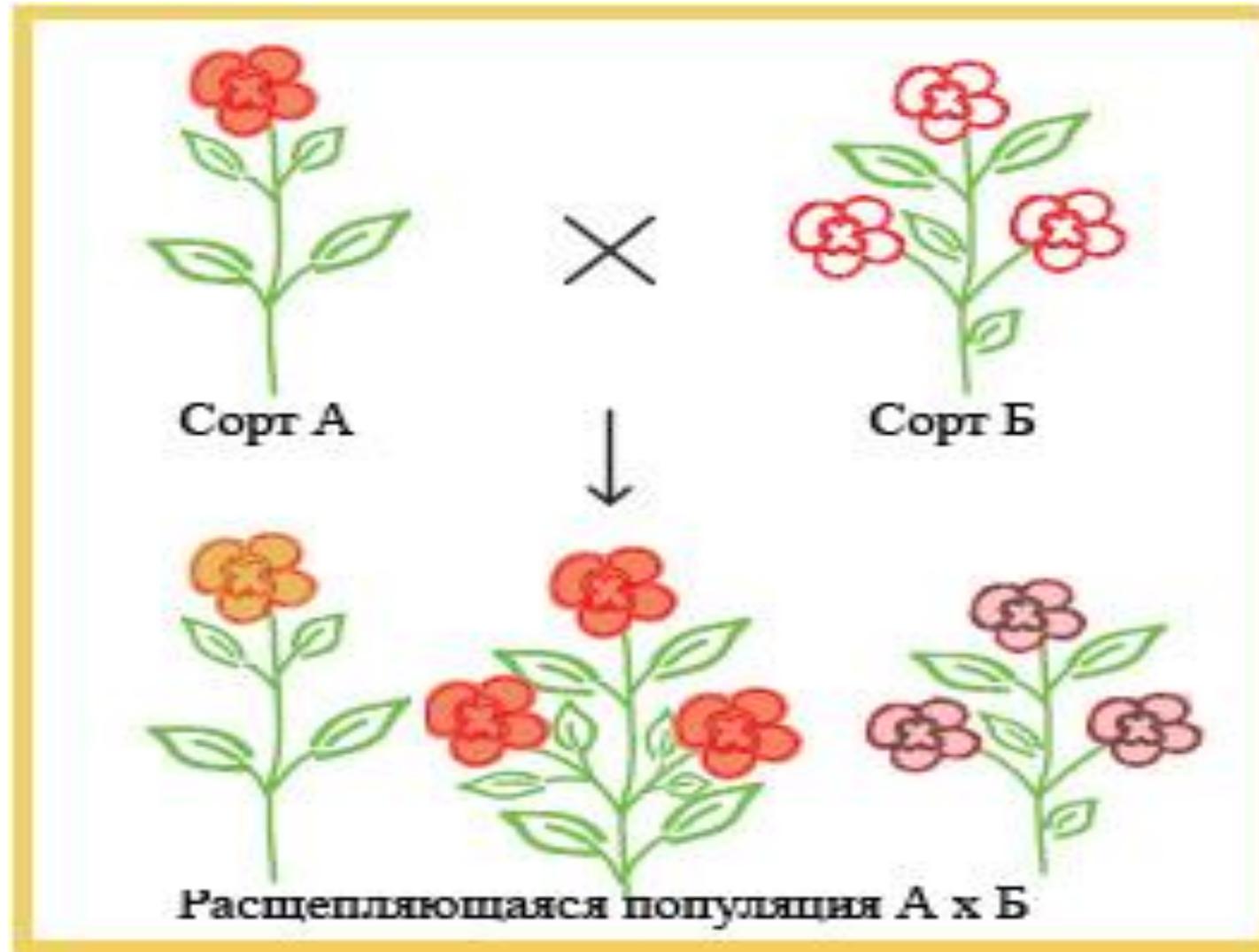
Созревание плодов



- Половая гибридизация может происходить естественным путём с помощью агентов опыления.
- Искусственная половая гибридизация является наиболее распространённым способом создания расщепляющихся популяций для отбора в селекции цветковых растений.
- В некоторых селекционных программах, гибриды (F1) являются конечным продуктом селекции растений.
- Тем не менее, в большинстве случаев, F1 гибриды подвергаются самоопылению (чтобы получить F2), для создания рекомбинантов (в результате рекомбинации родительских геномов) или расщепляющихся популяций в которых в дальнейшем с помощью отбора выделяют лучшие комбинации.



# Подбор пар для скрещивания



# Использование гибридизации в селекции растений

- 1. **Перенос генов.** Иногда, только определенный ген (или несколько) должны быть перенесены в адаптированный сорт. Скрещивание используется для процесса переноса генов с последующими возвратными скрещиваниями для получения комплекса желательных генов в адаптированном сорте.
- 2. **Рекомбинации.** Генетически разнородные родители могут скрещиваться для рекомбинации их желательных признаков. Целью рекомбинации, которая является ключевой основой селекции растений, заключается в формировании блоков сцепления желательных признаков.
- 3. **Освобождение от нежелательного сцепления.** В то время как создание блоков сцепления желательных признаков является одной из главных целей селекции растений, иногда скрещивания применяются, чтобы разорвать сцепление нежелательных признаков.



- 4. **Для гетерозиса.** Гибридная сила (гетерозис) является основой создания гибридов F1. Специально отобранные родительские пары скрещиваются по заданной схеме, чтобы получить гетерозисный гибрид.
- 5. **Для поддержания родительских линий.** При семеноводстве гибридов F1, проводят скрещивания для размножения родительских линий используемых в селекционных программах (например, линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) с помощью фертильных линий, так называемых закрепителей стерильности).
- 6. **Для обеспечения разнообразия генофонда.** Селекционеры могут использовать интрогрессии (скрещивание и возвратные скрещивания отобранных образцов с желательными признаками) и объединение полученных генофондов, из которых они могут использовать материалы для улучшения культур.
- 7. **Для оценки родительских линий.** Инбредные линии, используемые для получения гибридных семян, оцениваются на комбинационную способность с целью подбора лучших родительских пар для скрещивания.
- 8. **Для генетического анализа.** Генетики осуществляют запланированные скрещивания для изучения генетики наследования исследуемых признаков.



# Искусственная гибридизация

- **Искусственная гибридизация** - это запланированное скрещивание отобранных родительских пар (контролируемое опыление).
- Существуют специальные методы для скрещивания различных видов, которые различаются в зависимости от морфологии цветка, биологии цветения, наличия генетических барьеров и влияния окружающей среды.
- Существует **ряд основных факторов**, которые рассматриваются в рамках подготовки к гибридизации:
  - **1. Родительские пары** должны быть неоднородными, но репродуктивно совместимыми. Родительские пары для скрещивания обычно подбирают из одного и того же вида. В основном, кукуруза скрещивается с кукурузой, а томаты с томатами.
  - **2. Родители вместе** должны иметь комплексы генов, необходимые для достижения селекционных целей.



- **3. Один из родителей**, как правило, обозначается как **материнский**. Особенно, когда гибридизации подвергаются самоопыляющиеся виды и если есть материнский эффект.
- **4. Материнский компонент** обоеполый цветок готовят к гибридизации путем удаления пыльников (**кастрация**).
- В некоторых селекционных программах при наличии у материнской родительской линии **мужской стерильности или самонесовместимости** необходимость в кастрации отпадает.
- **Искусственная гибридизация часто включает в себя искусственное опыление**, в результате чего селекционер переносит ручную пыльцу отцовского компонента скрещивания на рыльце женского.
- Однако, когда проводят гибридизацию в больших масштабах (например, **коммерческое семеноводство гибридов**), **ручное опыление используется редко**.



# Биология цветения в гибридизации

- Цветок играет главную роль в гибридизации.
- Успех программы скрещивания зависит от состояния цветка относительно его строения, готовности и восприимчивости к опылению, зрелости и других факторов.
- Фактически техника скрещивания зависит от биологии цветения (время созревания пыльцы, полный или неполный цветок, самоопыление или перекрестное опыление, размер и форма цветка).



## ■ *Индукция цветения*

- Важно, чтобы растения которые должны быть скрещены были **здоровыми и правильно сформированными**.
- Скрещиваемые родительские пары растений должны быть обеспечены надлежащим освещением и фотопериодом, влагообеспеченностью, температурой, питанием и защитой от вредителей и болезней.
- У некоторых видов для индукции цветения необходима специальная обработка температурой (**яровизация**).
- Кроме того, температура влияет на жизнеспособность пыльцы цветков.
- Следовательно, **экстремальные температуры** могут отрицательно повлиять на количество и качество пыльцы необходимой для успешного искусственного опыления.



# Внутривидовая гибридизация

Внутривидовая гибридизация - простой и эффективный метод



# Синхронизация цветения

- Селекционер, работая с определёнными видами растений, должен хорошо знать **особенности цветения: продолжительность** цветения, количество **времени от посадки до цветения**, механизмы естественного раскрытия пыльников и оплодотворения, времени пика образования пыльцы, **для обеспечения наилучших результатов скрещивания.**
- Для того, чтобы родительские пары, участвующие в программе скрещивания цвели в одно и то же время, некоторыми селекционерами используется практика **шахматной посадки родительских пар в разное время.**
- У чувствительных к длине дня видов по мере необходимости можно **контролировать фотопериод** для увеличения или уменьшения цветения, с целью синхронизации цветения родителей участвующих в скрещиваниях.
- Можно менять температуры и плотности посадки, проводить удаление старых цветов для индуцирования распускания новых, и прищипку (например, удаление апексов побегов, чтобы вызвать кущение или ветвление с образованием дополнительных цветков).



# Выбор материнского компонента скрещивания и соответствующих цветков

- После отбора родительских линий участвующих в искусственном скрещивании, необходимо обозначить одного из родителей, как женское, а также определить, **какие конкретные цветки** на родительском растении **лучше использовать для скрещивания**.
- С точки зрения размеров цветка то, **большие цветки предпочтительнее**, чем маленькие.
- Признаки зрелости цветка видоспецифичны. Как правило, **при отсутствии изоляции полностью открытый цветок уже бывает опылён нежелательной пылью**.
- Цветки сои кастрируются в стадии бутона, как только лепестки начинают показываться из бутона. Цветки риса готовы в стадии раскрытия, в то время как цветки пшеницы лучше всего кастрировать, когда цветки светло-зеленые с хорошо развитыми пыльниками и пушистым рыльцем, которые составляют около четверти длины цветка.
- Кроме того, цветки, находящиеся в одном и том же соцветии имеют различные уровни зрелости.
- У таких видов, как бобы, первое соцветие больше подходит для скрещивания, чем более поздние, а также, цветки у основания и в середине соцветия дают лучшие результаты, чем на верхушке соцветия.

▪



# Кастрация

- Процесс удаления пыльников, при котором из обоеполого цветка получается женский цветок, называется кастрацией.
- Следует сразу отметить, что кастрация не является универсальным требованием при искусственном скрещивании растений.
- Виды, обладающие механизмами регулирования оплодотворения (например, мужская стерильность, самонесовместимость, протогиния, однодомность, двудомность) можно скрещивать без утомительной и трудоемкой процедуры кастрации.



# Факторы, которые следует учитывать для достижения успешного скрещивания

- Помимо выбора правильных цветков для скрещивания необходимо знать продолжительность восприимчивости рыльца и жизнеспособности пыльцы.
- Максимальное время, которое может быть допущено между кастрацией и опылением, варьируется в зависимости от вида. Иногда удобно кастрировать цветки и опылить, в тот же день или позже. Следует учитывать, что длительная задержка между этими двумя операциями увеличивает вероятность загрязнения от нежелательной пыльцы. Чтобы уменьшить этот риск, кастрированные цветки могут быть покрыты изоляторами (например, пергаментовыми или тканевыми мешками).
- Качество и количество пыльцы меняется в зависимости от погоды и времени суток. Например, у нута, некоторые селекционеры предпочитают кастрировать цветки вечером, а опылять утром.
- Так как кастрация у таких видов как пшеница и ячмень проводится до того как пыльники созревают, то опыление осуществляется только через 2-3 дня, когда рыльце становится восприимчивым. В редких случаях, например, у сахарной свеклы, опыление может следовать непосредственно за кастрацией или может быть отложено на срок до 12 дней.



# Методы кастрации

- Существует инструментальные и химические методы кастрации, которые использует селекционер. Щипцы или пинцеты являются одними из наиболее широко используемых инструментов при кастрации цветков. Используются различные формы и размеры этих инструментов в зависимости от размера и структуры цветка. Методы кастрации могут быть классифицированы как прямые или косвенные.
- *Прямая кастрация пыльников*
- Методика удаления пыльников из выбранных цветков является наиболее распространенной процедурой кастрации цветков (как правило, с помощью щипцов). При работе с растениями имеющими соцветия, важно проредить цветки, удаляя в первую очередь незрелые и старые. Это позволит улучшить выживаемость кастрированных цветков. Селекционерами различных культур разработаны удобные способы удаления пыльников.
- Иногда для получения доступа к пыльникам, сначала удаляют чашелистики и лепестки. У сои и кунжута, квалифицированный человек может удалить лепестки и пыльники с одной попытки. У цветков сои, тычинка легко ломается в результате физической обработки нежного цветка при кастрации. У пшеницы и ячменя, цветки обрезаются ножницами.



# ***Косвенная кастрация пыльников***

- В этих методах, пыльники разрушаются без удаления из цветка. Это достигается несколькими способами.
- **1. Термоинактивация.** Соцветие сначала прореживают, оставляя только цветки в определённой стадии развития для кастрации. Затем соцветие погружают в горячую воду (например, находящуюся в термосе), чтобы убить пыльцу, но не нанести вреда пестику. Температура и экспозиция кастрации варьирует в зависимости от вида растения (например, + 43 ° С в течение 5 минут у риса; +47- +48 ° С в течение 10 минут у сорго). Соцветиям дают высохнуть до опыления около 30-60 минут.
- **2. Спиртовая кастрация.** У таких видов, как люцерна, соцветие кисть погружают в 57 % этанол на 10 секунд, а затем промывают в воде в течение нескольких секунд.
- **3. Использование коммерческих гаметоцидов .** Эти химические вещества, предназначены для уничтожения пыльников (например, арсенатом метил натрия).
- Если опыление не будет производиться непосредственно за кастрацией, цветки должны быть изолированы и отмечены соответствующей этикеткой, чтобы исключить загрязнения нежелательной пылью.



# Опыление

## ■ Сбор и хранение

- У некоторых видов (например, у сои) опыление немедленно следует за кастрацией. В этом случае нет необходимости в хранении. **Свежая пыльца дает наилучший результат при скрещивании.** Цветки с обильной свежей пылью могут быть собраны и помещены в **чашку Петри** или подобный подходящий контейнер для дальнейшего использования. У некоторых видов используются **механические вибраторы** для сбора пыльцы (например, у **томата**). На пике цветения количество пыльцы в пыльниках максимальное. Как правило, пыльца быстро теряет жизнеспособность. Однако у некоторых видов, пыльца может храниться при низкой температуре и соответствующей для вида влажности в течение длительного периода времени.

## ■ Нанесение пыльцы

- Как правило, пыльца наносится непосредственно на рыльце с помощью тонкой кисти или пыля непосредственно на рыльце пестика из цветка источника пыльцы (например, сами тычинки могут быть использованы в качестве кисти). Иногда зубочистки или ушные палочки используются для нанесения пыльцы на рыльце. У некоторых растений, нанесение пыльцы производится без непосредственного контакта с рыльцем. Вместо этого, пыльца помещается в изолятор, охватывающий кастрированное соцветие и перемешивается, чтобы распространить пыльцу на соцветии.



- **Ключевыми мерами предосторожности против загрязнения** во время опыления заключаются в дезинфекции рук и инструментов перед опылением, если в скрещивании участвуют различные сорта.
- Очень важно пометить опылённый цветок для идентификации во время уборки семян.
- **Количество F1 скрещиваний**
- Существуют практические факторы, которые необходимо учитывать при принятии решения о количестве скрещиваний в селекционном проекте.
- Они подразумевают легкость скрещиваний с точки зрения биологии цветения и ограничения ресурсов ( времени, труда, оборудования, установок , средств).
- Легче сделать больше скрещиваний у видов растений у которых отсутствует необходимость в кастрации (например, однодомные и двудомные виды), чем у обоеполюх видов.
- Некоторые селекционеры делают небольшое количество тщательно спланированных скрещиваний, в то время как другие могут сделать тысячи комбинаций скрещиваний.



- Как правило, **несколько сотен комбинаций на культуру в год будет достаточно** для большинства целей, у видов где F1 гибриды не являются коммерческим продуктом.
- Больше количество скрещиваний необходимо сделать у видов, где гибриды обычно производятся для поиска гетерозисных комбинаций.
- Селекционные программы которые выходят за рамки получения F1 гибридов обычно требуют очень больших популяций F2.
- Количество цветков на комбинацию скрещивания варьирует в зависимости от количества семян в плоде.
- У таких видов, как томат или огурец, возможно, потребуется только одно или два скрещивания, так как каждый плод содержит более 100 семян.



# Генетические вопросы в гибридизации

- *Непосредственное влияние*
- Непосредственным эффектом гибридизации является комбинация двух разных геномов в одном вновь созданном. В результате объединения различных геномов могут возникнуть некоторые генетические последствия, часть из которых может быть желательна, а часть нет.
- **1 Экспрессия рецессивных летальных генов.** Скрещивание может объединить рецессивные летальные гены в гомозиготном состоянии. Гибридные растения, обладающие летальными рецессивными генами в гомозиготном состоянии, могут погибнуть или сильно ослабнуть. К тому же, гибридизация может маскировать экспрессию рецессивных аллелей путем создания гетерозиготного локуса. Особи несут определенную генетический груз, представляющий собой среднее число рецессивных летальных генов, в гетерозиготном состоянии у особи в популяции. Самоопыление или инбридинг располагает к появлению у особей вредных рецессивных аллелей, которые не проявляются в гетерозиготном состоянии, но экспрессируются в гомозиготном.
- **2. Гетерозис.** Гены в новом гибриде могут дополнять друг друга, проявляясь в увеличении гибридной силы. Феномен гибридной силы (гетерозис) используется при создании гибридов первого поколения.



- **3. Трансгрессивное расщепление.** Гибриды имеют признаки , которые могут представлять собой среднее значение родительских признаков или смещены к проявлению одного из родителей, или даже новые признаки, которые отличаются от любого из родителей (трансгрессивное расщепление).
- **Последующий эффект.** Последующий эффект от гибридизации, который часто является причиной скрещивания родительских линий селекционерами, происходит в F2 и более поздних поколениях.
- После проведения самоопыления F1 гибрида, родительские гены реорганизуются в новой генетической матрице потомства. Это происходит при делении ядра в процессе мейоза, который приурочен к периоду цветения растений.
- Контрастные аллели разделяются, а затем рекомбинируют в следующем поколении с возникновением новой изменчивости. Кроме того, благодаря процессу кроссинговера происходит физический обмен частями хроматид гомологичных хромосом, что обеспечивает возможность рекомбинации сцепленных генов и приводит к генерации новых вариаций.



# Рекомбинации генов в F2

- Целью гибридизации является создание широкого ряда изменчивости для последующего отбора. Для этого необходимо создание большого числа рекомбинаций генов родителей, используемых в скрещивании. В селекционных программах по созданию гибридов первого поколения, семена F1 являются конечным продуктом для коммерческого использования. Однако в других скрещиваниях, F2 и последующие поколения используются для оценки и отбора генотипов, которые представляют собой наиболее желательные рекомбинации родительских генов. **Поколение F2 имеет самое большое число различных комбинаций генов любого поколения после скрещивания.** Важнейшим вопросом в селекции растений является размер созданной популяции F2, необходимой для получения идеальных рекомбинантных гомозигот по всем желательным генам родительских пар. Три фактора определяют количество рекомбинаций генов, которые наблюдаются в популяции F2:
  - 1. число локусов генов, по которым родители, участвующие в скрещивании, различаются.
  - 2. число аллелей в каждом локусе.
  - 3. сцепление локусов гена.



- Селекционеры часто говорят, **играть в игру чисел**. В таблице 1 обобщаются задачи селекции с точки зрения роста размера популяции F2. Если родители отличаются **только по одной паре аллельных генов** то, селекционер должен вырастить, по крайней мере, **четыре растения в F2**, чтобы иметь возможность наблюдать все возможные комбинации генов (в соответствии с законами Менделя). С другой стороны, если родители **отличаются по 10-ти аллельным парам** то, минимальный размер популяции F2 необходим **1048576** (полученной по формуле  $4^n$ , где n число локусов). Размер популяций F2 иллюстрируют, как **страшная задача** для селекционера отбор по количественным признакам.
- Общее возможное количество генотипов в F2 основываясь на числе аллелей на локус выражается соотношением  $[k(k + 1)/2]n$  где k -число аллелей в каждом локусе, и n - число гетерозиготных локусов . С одной гетерозиготой и двумя аллелями, будет только три вида генотипов в F2.
- **Влияние на рекомбинацию генов сцепления является более важным, чем количество аллелей**. Сцепление может быть желательным или нежелательным. Сцепление уменьшает частоту рекомбинаций генов (увеличивается количество родительских типов).



- Таблица 1 Зависимость изменчивости в популяции F<sub>2</sub> от количества генов по которым отличаются между собой родительские пары.

Number of heterozygous loci ( $n$ )	Number of heterozygous in F <sub>2</sub> ( $2^n$ )	Number of different genotypes in F <sub>2</sub> ( $3^n$ )	Minimum population size for a chance to include each genotype ( $4^n$ )
1	2	3	4
2	4	9	16
6	64	729	4,096
10	1,024	59,049	1,048,576
15	32,768	14,348,907	1,076,741,824



- Популяции F2 должна быть настолько большой, насколько это возможно.
- С каждым поколением гетерозиготность в расщепляющейся популяции уменьшается на 50%.
- Шанс найти растение, которое сочетает в себе все желательные аллели уменьшается с каждым последующим поколением, что делает практически невозможным найти такое растение.
- Некоторые расчеты сделанные селекционером J. Sneer могут прояснить это обстоятельство.
- Предполагая, что у пшеницы 21 независимая пара генов, он подсчитал, что вероятность наличия растения обладающего всеми желательными аллелями (гомозиготными или гетерозиготными) одно растение на 421 в F2, одно растение из 49 343 в F3, и одно растение из 176778 в F4 , и так далее.
- Однако, чтобы быть полностью уверенным в наличии такого растения, он рекомендовал селекционерам вырастить в четыре раза больше растений.



- Другим генетическим последствием гибридизации является вопрос о блоках сцепления. Как отмечалось выше, гены, которые находятся в одной и той же хромосоме представляет собой блоки сцепления.
- Однако явление кроссинговера позволяет нарушить сцепление генов с последующим независимым их наследованием.
- Иногда гены настолько тесно сцеплены, что они устойчивы к эффекту рекомбинации.
- Перенос генов путем гибридизации зависит от блоков сцепления и поэтому незапланированный перенос других генов связан с этими целевыми генами.
- Если желаемый ген тесно связан с другими нежелательными генами, скрещивание для передачи нужного гена неизменно сопровождается сцеплением нежелательных генов.



# Типы популяций получаемые путем гибридизации

- Селекционная программа начинается с существующей варьирующей популяции которая берёт начало из предыдущих программ, (например, коллекция **местных сортов**), либо **создается с помощью запланированных скрещиваний**.
- В селекции растений **гибридизация** может использоваться для создания самых разнообразных популяций, начиная от самых простых скрещивания с двумя родителями (одного скрещивания) до сложных популяций, в которые могут быть вовлечены сотни родителей.
- **Простые скрещивания наиболее широко** распространённые в селекции растений.
- Коммерческие F1 гибриды в основном производятся с помощью простых скрещиваний.
- **Сложные скрещивания** важны в селекционных программах, где целью является **улучшение популяции**.
- Гибридизация может быть использована для **интрогрессии** новых аллелей от диких родственников в селекционные линии.



- Для создания популяции растений селекционерами и генетиками используются различные конструкции и механизмы скрещиваний.
- Эти проекты требуют проведение определенного типа скрещиваний.
- **Факторы, которые влияют на выбор типа скрещиваний**, как это показано у С. Stuber включают в себя:
  - **(I) преобладающий тип опыления** (само-или перекрестное опыление),
  - **(II) тип скрещивания** (искусственное или естественное);
  - **(III), типа распространения пыльцы** (ветер или насекомые),
  - **(IV) наличие мужской стерильности или самонесовместимости;**
  - **(V) цель проекта** (для селекции или генетических исследований) и **(VI) численность требуемой популяции.**

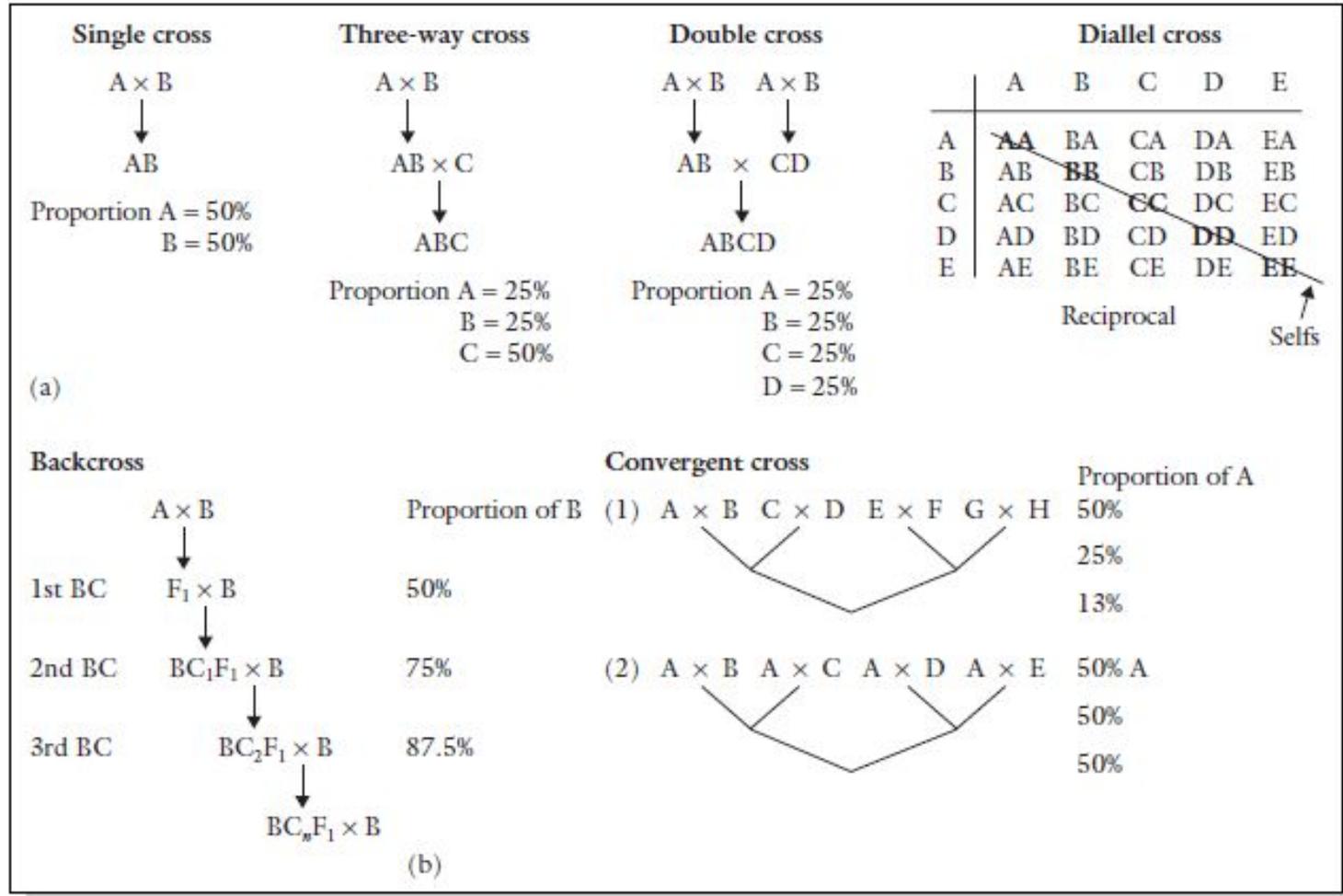


# Дивергентные скрещивания

- **Генетически дивергентные родительские пары скрещиваются для рекомбинации их желательных генов.** Для получения наилучших результатов, родители должны быть тщательно подобраны по максимальному количеству положительных признаков и минимальному количеству отрицательных (например, скрещивания элита × элиту).
- Таким образом, в F2 можно получить значительное количество рекомбинантов, обладающих набором желательных признаков. Поколение F1 содержит максимальное количество желательных генов от обоих родителей. Есть несколько способов проведения дивергентных скрещиваний (**рис. 1а**).
- **1. Простые скрещивания.** При наличии двух элитных линий, которые вместе обладают соответствующими признаками, для селекционной программы может быть достаточно проведение одного скрещивания (A × B).
- **2. Тройное скрещивание.** Иногда, желательных признаки находятся в нескольких сортах или элитных генетических источниках. В этом случае, может потребоваться проведение нескольких скрещиваний для получения рекомбинантов, обладающих всеми желательными качествами. В том случае может быть использован метод тройных скрещиваний (A × B) × C. Если продуктом тройного скрещивания будет сорт то, важно, чтобы третий родитель (C) был адаптирован к региону предполагаемого использования.



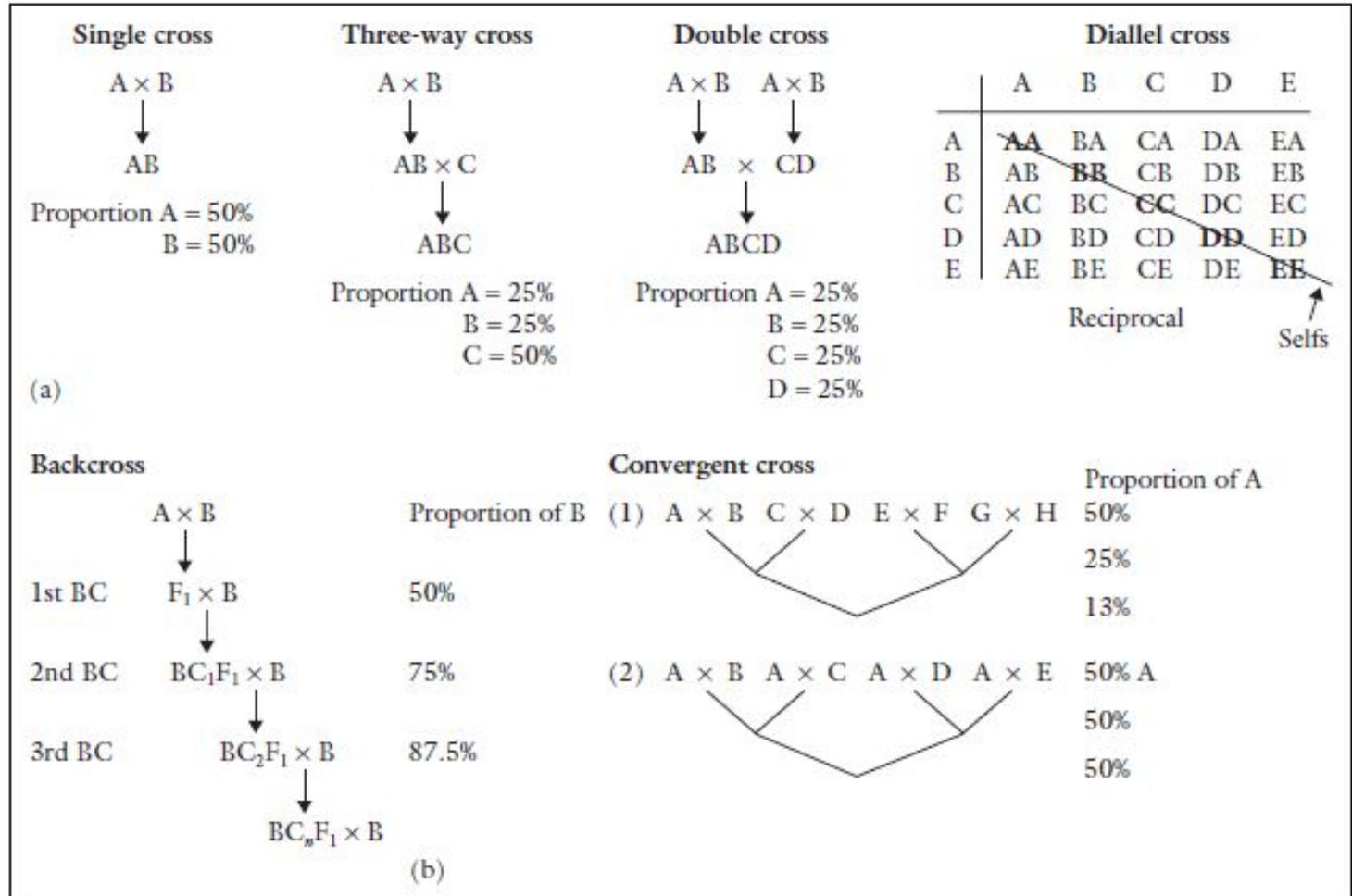
- Рисунок 1 Основные типы скрещиваний используемые селекционерами. Дивергентные скрещивания (а), конвергентные скрещивания (b).



- **3 Двойные скрещивания.** Двойные скрещивания представляет собой скрещивания состоящие из двух отдельных скрещиваний [  $(A \times B) \times (C \times D)$  ] . Метод последовательных скрещиваний отнимает много времени. Кроме того, сложные двойные скрещивания имеют низкую частоту получения рекомбинаций в F2 которые обладают значительным числом желательных родительских генов. При выборе этого метода, количество желательных признаков должно быть небольшим (около 10). Гибрид, полученный от двойного скрещивания, имеет более широкую генетическую основу, чем гибрид от простого скрещивания, но является более трудоемким.
- **4. Диаллельные скрещивания.** Диаллельные скрещивания это те, в которых каждый родитель скрещивается с любым другим родителем из набора (полное диаллельное скрещивание), при этом получается  $n \times (n - 1)$  различных комбинаций (где n это количество родителей). Этот метод предполагает создание большого числа скрещиваний. Иногда используются частичные диаллельные скрещивания. Этот метод трудоёмок для применения у самоопыляющихся видов и используется, как правило, для генетических исследований.



- Рисунок 1 Основные типы скрещиваний используемые селекционерами. Дивергентные скрещивания (а), конвергентные скрещивания (b).



# Конвергентные скрещивания

- Это консервативные методы скрещивания растений.
- Основной целью конвергентного скрещивания является включение конкретного признака в существующий сорт без потери уже имеющихся желательных признаков.
- Таким образом, один (или несколько) родителей служит в качестве донора специфических генов и, как правило, участвуют в скрещивании только один раз. Далее происходит многократное скрещивание с желательным родителем (рекуррентным родителем), чтобы получить все желаемые признаки.
- Обычно используются конвергентное скрещивание, называемое беккросс или насыщающее скрещивание (рис. 1b).



# Проблема возникновения репродуктивных изоляционных барьеров

- Когда агентами скрещивания являются представители одного вида, обычно не возникает никаких проблем, при условии отсутствия регулирующих механизмов фертильности растений (отсутствие самонесовместимости и мужской стерильности). И даже если такие механизмы существуют, гибридизация может быть успешно проведена при наличии фертильных опылителей.
- Иногда селекционеры вынуждены переносить желаемые гены от дальних родственников культур или даже других видов. Скрещивания растений из двух разных видов, а иногда даже растений из разных родов является более сложными и менее успешными.
- Часто, селекционер вынужден использовать дополнительные методы (например, метод спасения зародыша) вмешаться в какой-то момент в процесс образования семени с целью получения нормального гибридного растения. Такое скрещивания с участием родителей из различных видов называется **отдалённым**.



- G. L. Stebbins, T. Dobzhansky, и D. Zohary предложили классифицировать репродуктивные изоляционные барьеры на три категории:

- ***Внешние барьеры***

- Пространственные механизмы изоляции связанные с географическими расстояниями между двумя видами.
- *Репродуктивные барьеры, возникающие до оплодотворения*, предотвращают объединение гамет. Подразделяются на экологическую изоляцию (например, весенние и зимние сорта), механическую изоляцию (различия в строении цветка) и несовместимость гамет.

- ***Внутренние барьеры***

- *Репродуктивные барьеры, возникающие после оплодотворения*, приводят к возникновению аномалий после оплодотворения (нежизнеспособность или ослабленность гибридов и стерильность растений).
- Природная функция этих барьеров состоит в поддержании генетической целостности видов путем исключения переноса генов из других видов. Некоторые барьеры происходят до оплодотворения, другие после оплодотворения. Эти барьеры различаются по степени сложности их преодоления с помощью селекционных методов.



# Пространственная изоляция

- Механизм пространственной изоляции, как правило, легко преодолеть. Растения, которые были географически изолированы, могут отличаться только по фотопериодической реакции.
- В этом случае, селекционер может скрещивать растения в контролируемых условиях (например, в теплице), изменяя искусственно длину дня для индукции цветения
- *Репродуктивные барьеры, возникающие до оплодотворения*
- Эти барьеры возникают между родителями во время скрещивания.
- У таких культур, как пшеница существуют яровой и озимый типы, которые экологически изолированы.
- Цветение между этими двумя группами может быть синхронизировано, например, используя яровизацию у озимой пшеницы (воздействие низких температур около  $+3 + 4^{\circ}\text{C}$ ), для индукции цветения (обычно проходит естественным путем под воздействием низких положительных температур в зимних условиях).



- Механическая изоляция между различными видами растений может возникать вследствие различий в морфологии цветков и, следовательно, использовании разных агентов опыления (например, насекомых).
- Более серьезным барьером для переноса генов является несовместимость гамет, вследствие чего не происходит оплодотворения.
- Этот механизм является разновидностью самонесовместимости.
- Механизм контролируется комплексом многочисленных аллелей гена S, которые препятствуют объединению гамет.



- *Репродуктивные барьеры, возникающие после оплодотворения*
- После оплодотворения, могут возникнуть различные препятствия для нормального развития эмбриона (гибрида), что иногда приводит к абортации эмбриона, или даже формированию гаплоидов.
- Селекционер может использовать метод спасения зародышей, который заключается в изолировании эмбриона и культивировании его на специальных питательных средах до образования нормального растения.
- Иногда зародыш развивается естественным образом, но растения вырастают очень слабыми, что препятствует его использованию в качестве родителя в будущих селекционных программах.
- Это условие вызвано такими факторами, как дисгармония между объединенными геномами. Некоторые гибридные растения могут иметь нарушения цветения из-за гибридной стерильности (стерильность F1) в результате возникновения мейотических аномалий.
- В некоторых случаях, гибридная слабость и стерильность проявляется в F2 и последующих поколениях (так называемый гибридный breakdown).



# Отдалённая гибридизация

- В селекционных программах в первую очередь в качестве родителей используются сорта и экспериментальные элитные материалы, обладающие желательными признаками. В основном, селекционеры скрещивают элитные растения с элитными (адаптированный и усовершенствованный материал).
- После исчерпания нужной изменчивости в элитных генетических источниках, а также культурных видах, селекционер может начать поиск желательных генов в других источниках изменчивости.
- Поиск желательных генов должен начинаться среди материалов в первичном пуле генов, содержащем родственные виды, затем перейти к вторичному генетическому пулу и, в крайнем случае, к третичному пулу генов.
- Скрещивания с участием генетических источников находящих за пределами культивируемых видов называются межвидовыми скрещиваниями (например, у капусты) или межродовыми скрещиваниями (например, у пшеницы).



# Задачи отдалённой гибридизации.

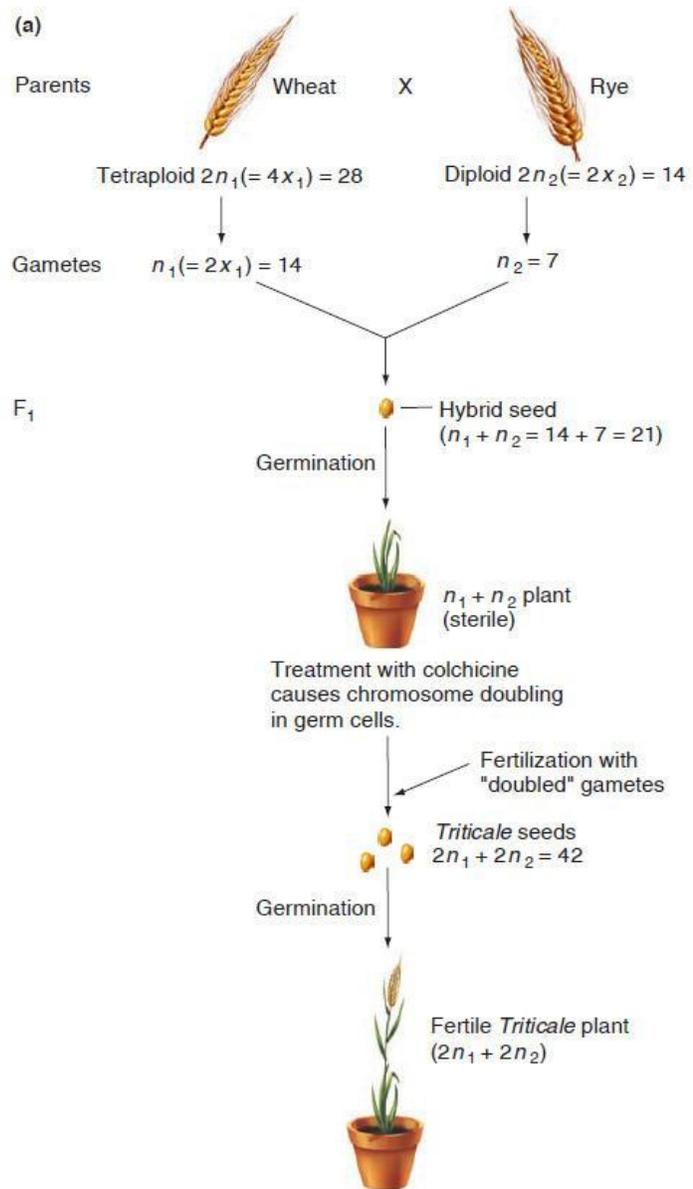
- **Отдалённые** скрещивания могут быть предприняты для практических, экономических, научно-исследовательских целей или для удовлетворения любопытства. Конкретные причины, по которым проводятся отдалённые скрещивания следующие:
  - **1. Экономическое улучшение сельскохозяйственных культур.** Основной целью отдалённых скрещиваний является улучшение вида для экономического производства путем переноса одного или нескольких генов или сегмента хромосом или целых хромосом, в обход межвидовых или межродовых барьеров. Гены могут обусловить устойчивость к конкретному заболеванию или вредителю, или признак качества продукции, среди других признаков. У некоторых видов, таких как сахарный тростник, хлопок, сорго и картофель, проявление гибридной силы (гетерозиса), как известно, обеспечивается **отдалёнными** скрещиваниями.
  - **2. Новое выражение признака.** Новизна весьма желательна в декоративном растениеводстве. Объединение различных геномов может вызвать комплементарное действие гена или даже ввести несколько генов, которые могли бы обеспечить проявление не наблюдавшихся ранее новых фенотипов, превосходящих родительскую экспрессию как качественных, так и количественных признаков.



- **3. Создание новых аллоплоидов.** Отдалённые скрещивания часто дают стерильные гибриды. Геномы таких гибридов могут быть удвоены, чтобы создать новый вид фертильных аллоплоидов (полиплоидов с геномами различных видов), таких, например, как тритикале.
- **4. Проведение научных исследований.** Цитогенетические исследования, следующие за отдалёнными скрещиваниями, могут быть использованы для понимания филогенетических отношений между родителями участвующими в гибридизации.
- **5. Любопытство и эстетическая ценность.** Продуктом отдалённых скрещиваний могут быть растения обладающие, уникальными декоративными признаками, которые могут быть полезны для садоводства. Иногда просто удовлетворение любопытства является достаточно хорошей причиной, чтобы попробовать осуществить новые скрещивания.



# Получение искусственного вида *Triticale*



Пшеница

Рожь

Тритикале



## Задачи отдаленной гибридизации:

- передача ценных признаков
- создание форм и сортов, сочетающих в себе признаки и свойства разных видов и родов

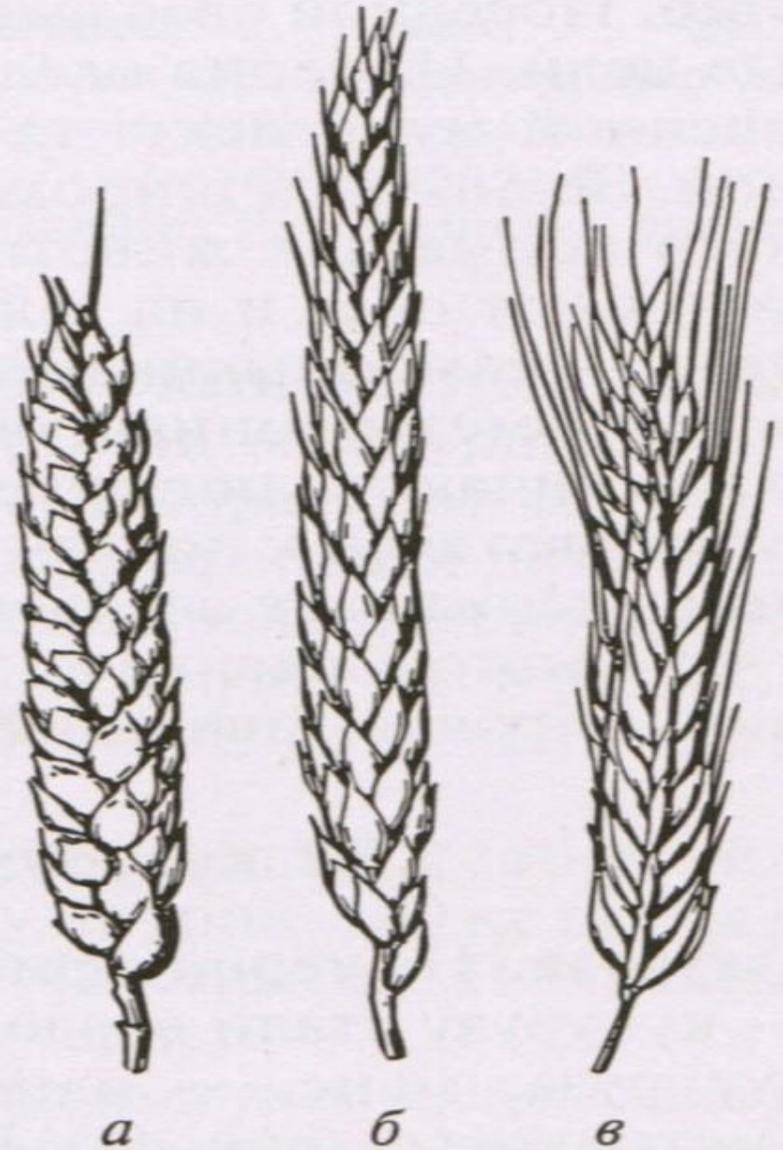


Рис. 40. Тритикале:

*a* — мягкая пшеница; *б* — тритикале;

*в* — рожь

# Проблемы, встречающиеся при отдаленной гибридизации :

- Бесплодие гибридов первого поколения
- Нескрещиваемость генетически далеких видов
- Непрорастание гибридных семян



## **Бесплодие у отдаленных гибридов вызывается следующими причинами:**

- Недоразвитием генеративных органов (чаще всего пыльников)
- Нарушениями в мейозе, приводящими к появлению нежизнеспособной пыльцы и аномальных яйцеклеток
- Абортивностью зародыша из-за несоответствия зиготы и эндосперма

## **Главная причина – нарушения в мейозе.**

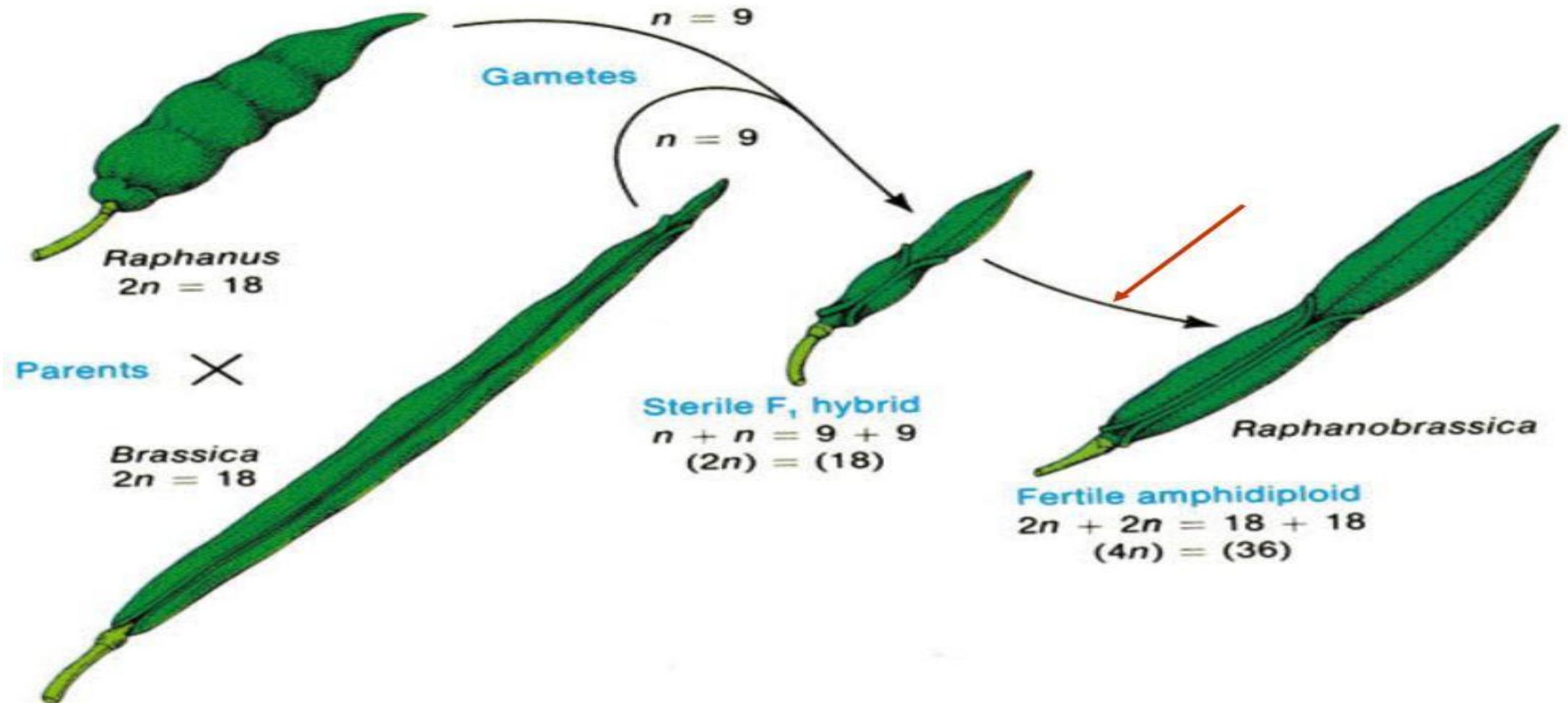
Они вызываются:

1. Наличием различного числа хромосом у скрещиваемых видов, ведущих к образованию унивалентов
2. Отсутствием и нарушением конъюгации хромосом у гибридов первого поколения из-за отсутствия гомологии



Первая успешная отдаленная гибридизация И.Г.Кельрейтер (1755)

Первый плодивитый отдаленный гибрид Г.Д.Карпеченко (1924)

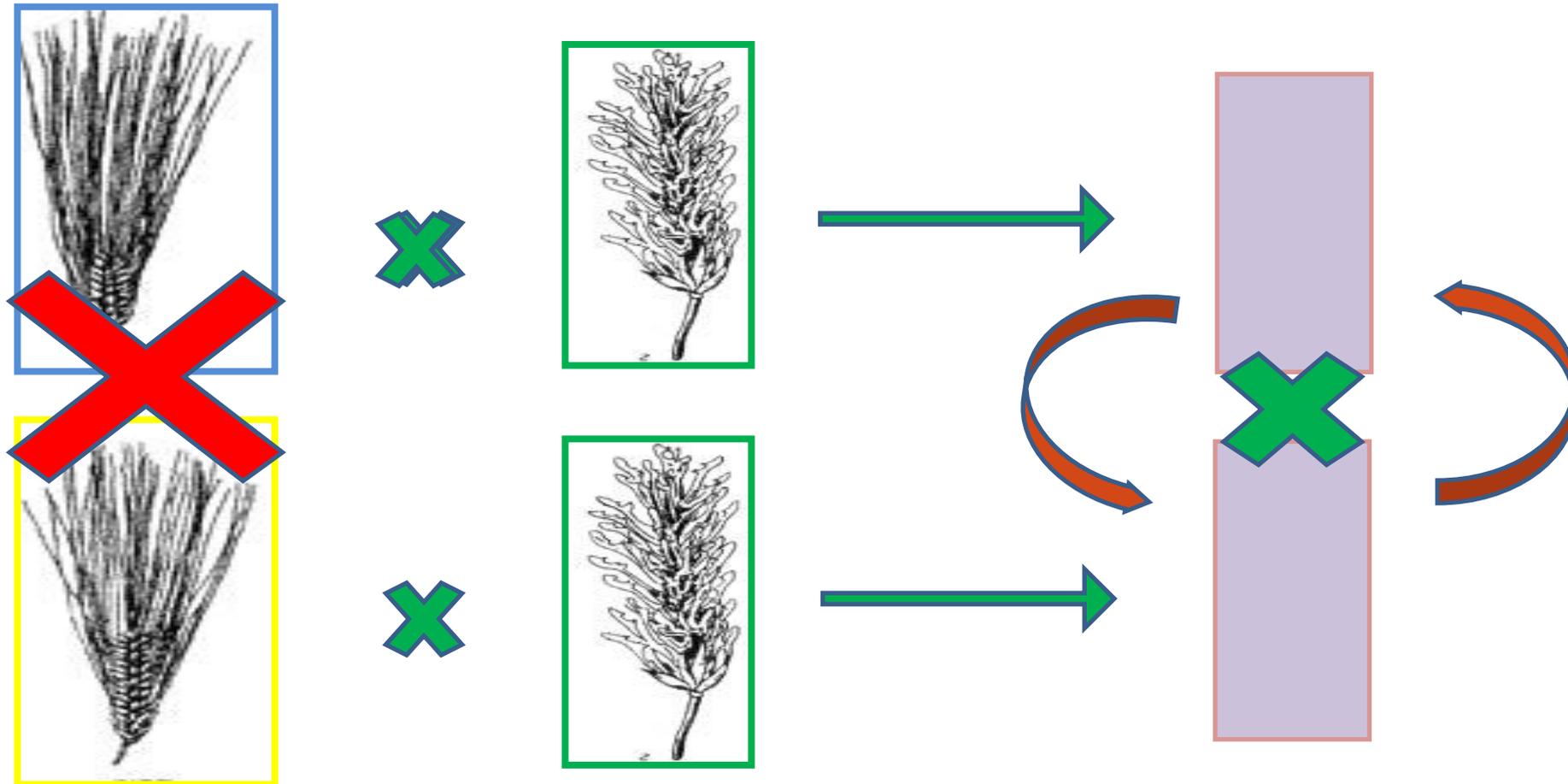


# Технологии преодоления барьера нескрециваемости:

- метод посредника
- опыление в оптимальные сроки и возрасте
- опыление с использованием химических веществ
- опыление с использованием обработанной пыльцы или смеси пыльцы
- опыление с последующей обработкой пестика



Метод посредника – исходные виды не скрещиваются между собой, но скрещиваются с третьим видом



# МЕТОД ПОСРЕДНИКА

- Применялся Мичуриным при осуществлении гибридизации культурного персика с диким монгольским миндалём бобовником (в целях продвижения персика на север).
- Поскольку прямое скрещивание указанных форм не удавалось Мичурин скрестил бобовник с полукультурным персиком давида.
- Их гибрид скрещивался с культурным персиком, за что и был назван посредником.

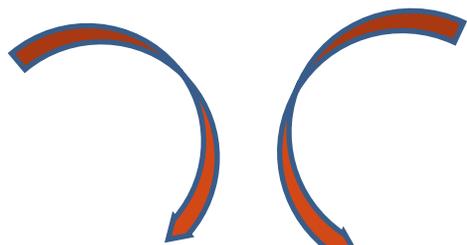


# Рентген, УФ, пониженные температуры





**ПЫЛЬЦА ГРУШИ**

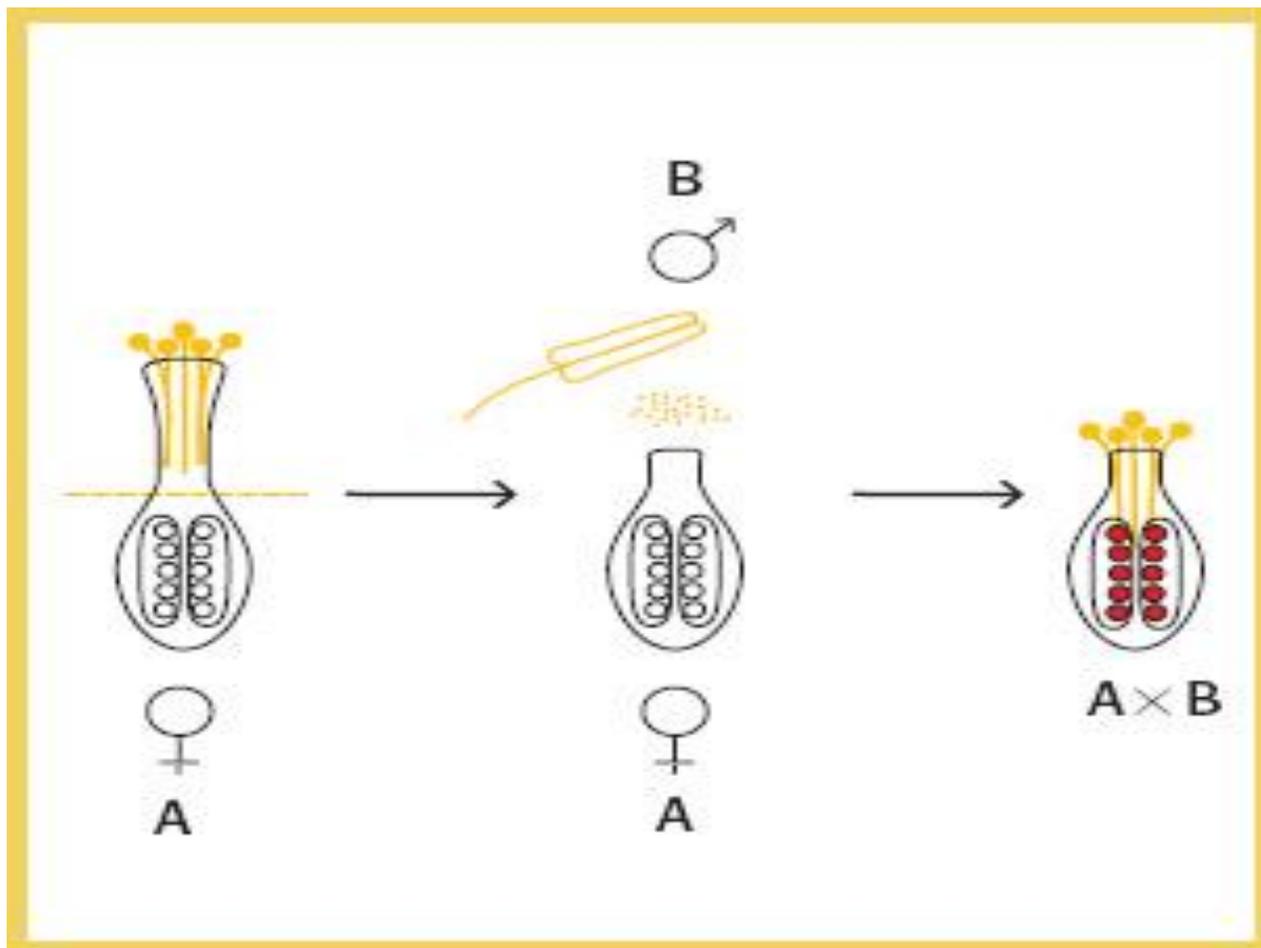


**ПЫЛЬЦА ЯБЛОНИ**



**ЦВЕТОК ЯБЛОНИ**





**Хирургическим вмешательством,** часть рыльца или даже всего столбика удаляют и пыльцу наносят на срез

- Убирается барьер рыльца пестика
- Расстояние, которое необходимо преодолеть пыльцевой трубке уменьшается



# In vitro методы преодоления барьеров несовместимости:

- In vitro опыление
- In vitro культивирование изолированных семяпочек
- In vitro культивирование изолированных завязей
- In vitro культивирование изолированных зародышей
- In vitro оплодотворение



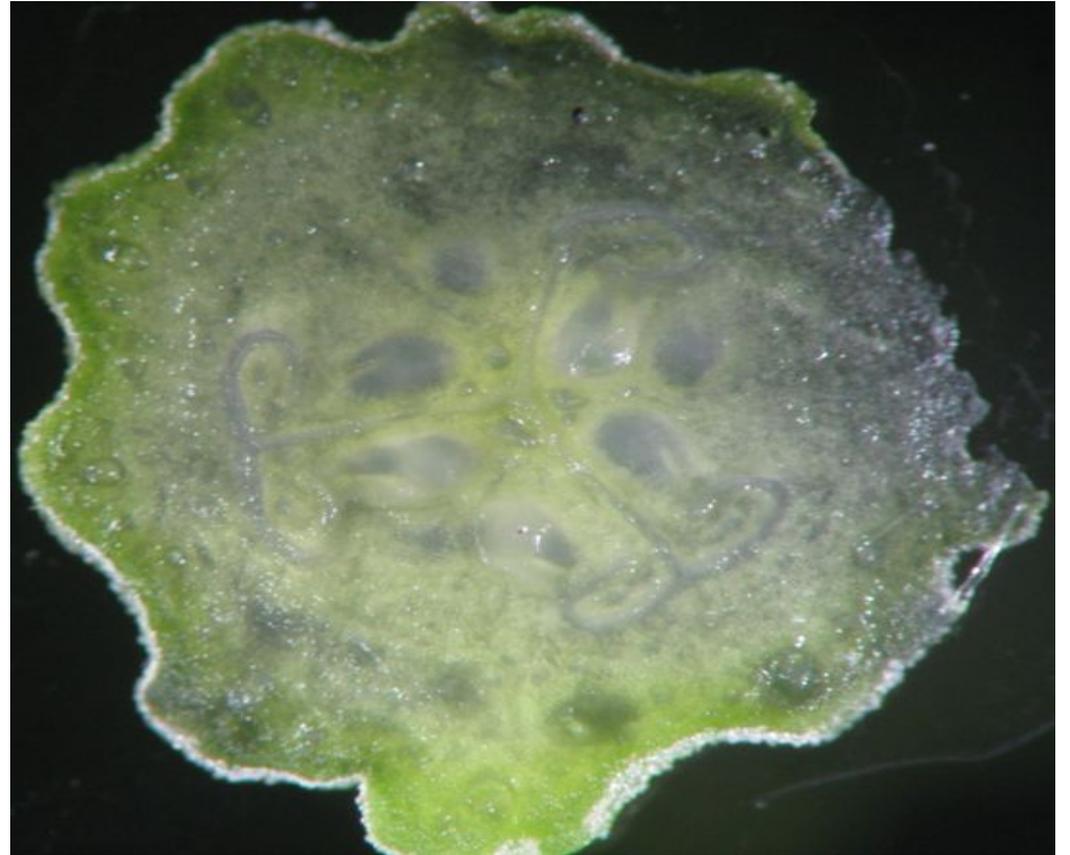
# In vitro опыление

## Ход метода:

- Обнажение семяпочки, путем удаления тканей пестика и завязи
- Нанесение пыльцы на семяпочки
- Культивирование оплодотворенных семяпочек на питательной среде для получения зрелых семян

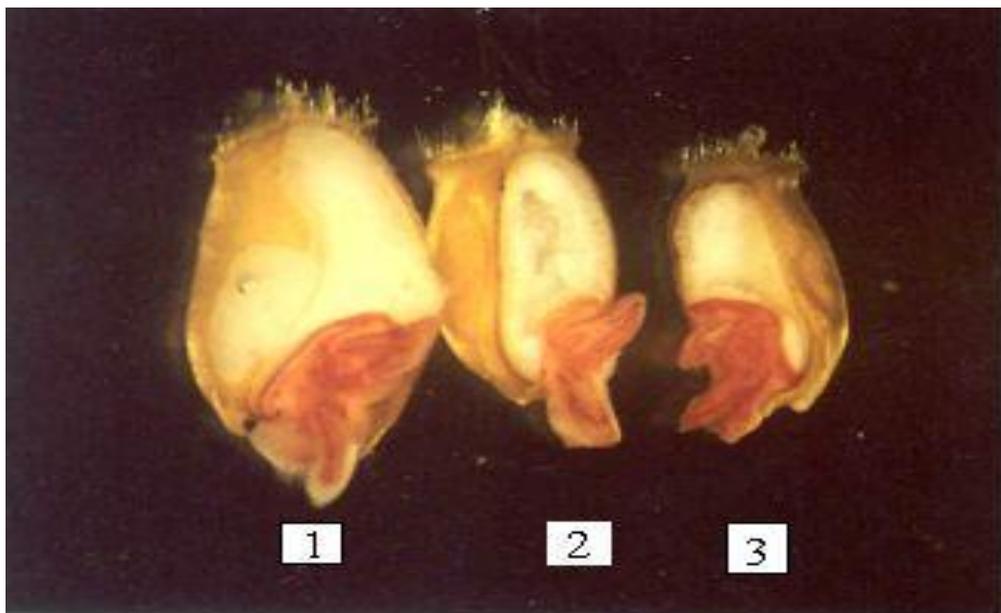
## Варианты метода: опыления и культивирования

- Изолированных завязей
- Семяпочек, прикрепленных к плаценте
- Семяпочек без плаценты



# In vitro культивирование изолированных зародышей

Незаменимый инструмент для спасения часто гибнущих при отдаленной гибридизации зародышей и получения межвидовых гибридов



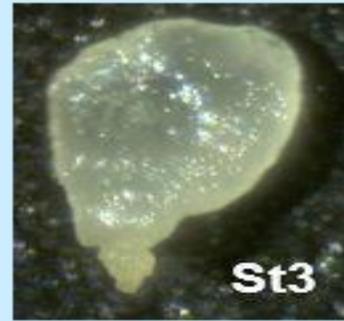
Эмбриональная летальность (беззародышевые семена)



- *Репродуктивные барьеры, возникающие после оплодотворения*
- После оплодотворения, могут возникнуть различные препятствия для нормального развития эмбриона (гибрида), что иногда приводит к абортации эмбриона, или даже формированию гаплоидов.
- Селекционер может использовать метод спасения зародышей, который заключается в изолировании эмбриона и культивировании его на специальных питательных средах до образования нормального растения.
- Иногда зародыш развивается естественным образом, но растения вырастают очень слабыми, что препятствует его использованию в качестве родителя в будущих селекционных программах.
- Это условие вызвано такими факторами, как дисгармония между объединенными геномами. Некоторые гибридные растения могут иметь нарушения цветения из-за гибридной стерильности (стерильность F1) в результате возникновения мейотических аномалий.
- В некоторых случаях, гибридная слабость и стерильность проявляется в F2 и последующих поколениях (так называемый гибридный breakdown).



# Эмбриональная культура незрелых зародышей



Через 20 дней в культуре *in vitro*

Через 4 дня в культуре *in vitro*

# Оплодотворение in vitro (преодоление прогамной несовместимости)

Причины отсутствия оплодотворения:

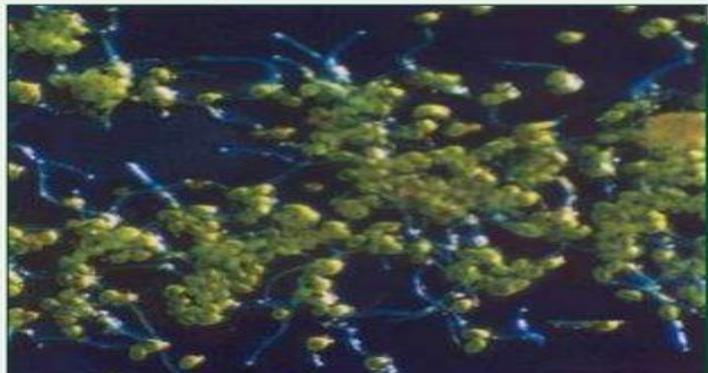
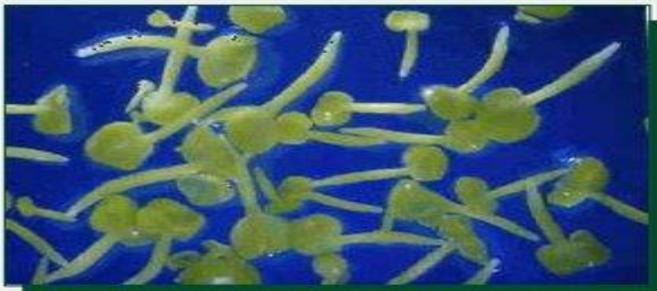
- физиологические (несоответствие во времени созревания пыльцы и т. д.);
- морфологические (короткая пыльцевая трубка или блокирование роста ее на разных этапах развития и т. д.).



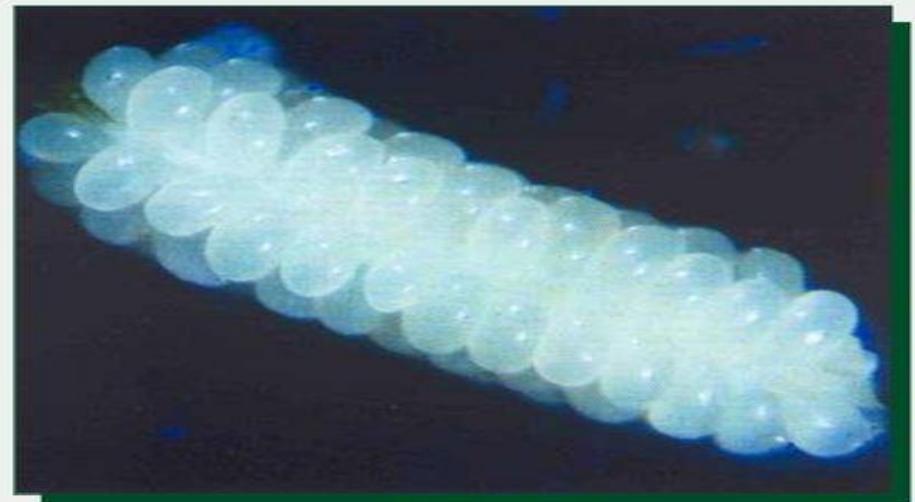
Оплодотворение *in vitro* можно осуществить двумя способами:

- культивирование на искусственной питательной среде завязи с нанесенной на нее готовой пыльцой;
- завязь вскрывается и на питательную среду переносятся кусочки плаценты с семяпочками, вблизи которых или непосредственно на ткани плаценты культивируется готовая пыльца.

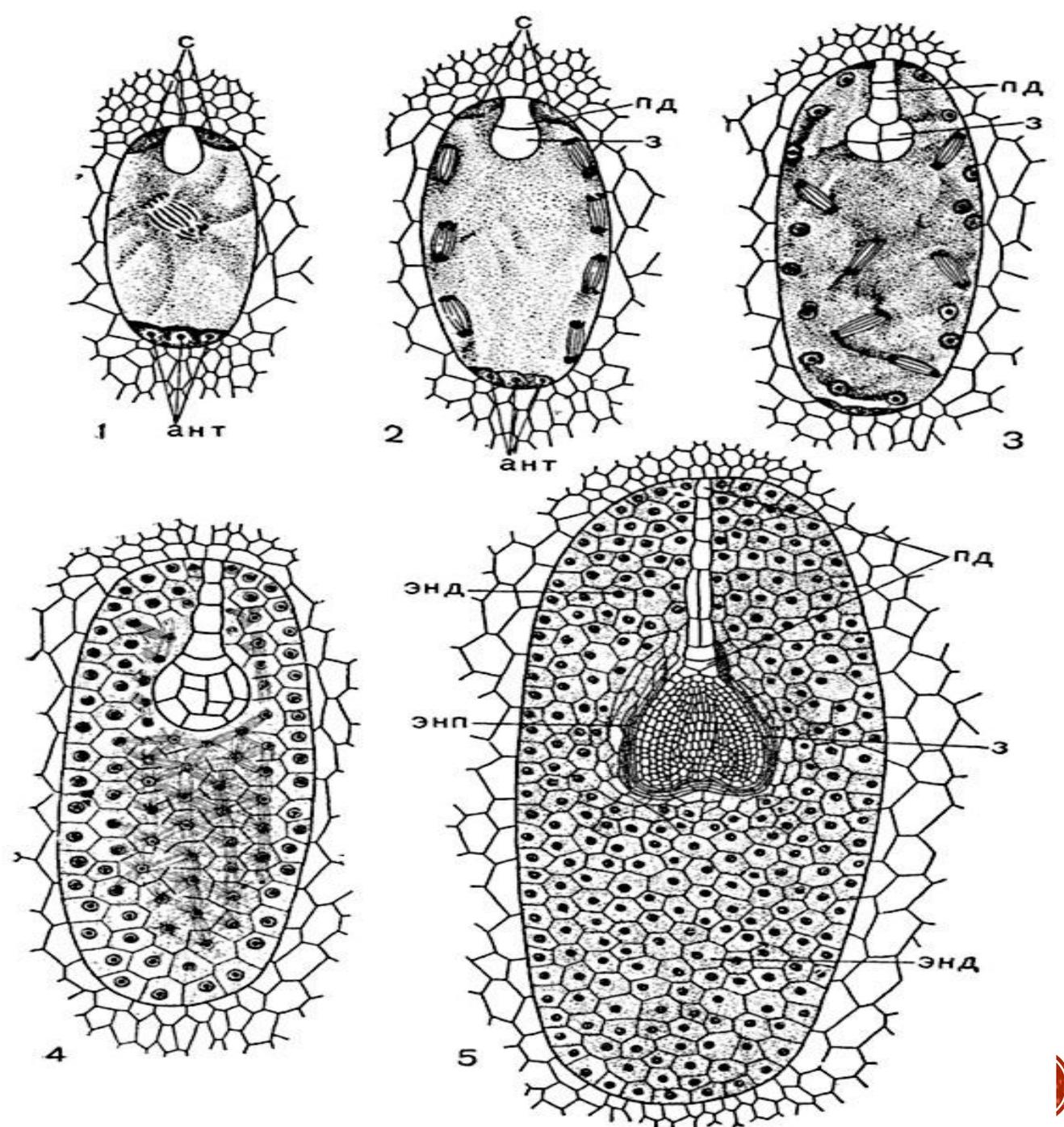
*Проростание пыльцы*



*Изолированный зародышевый мешок*

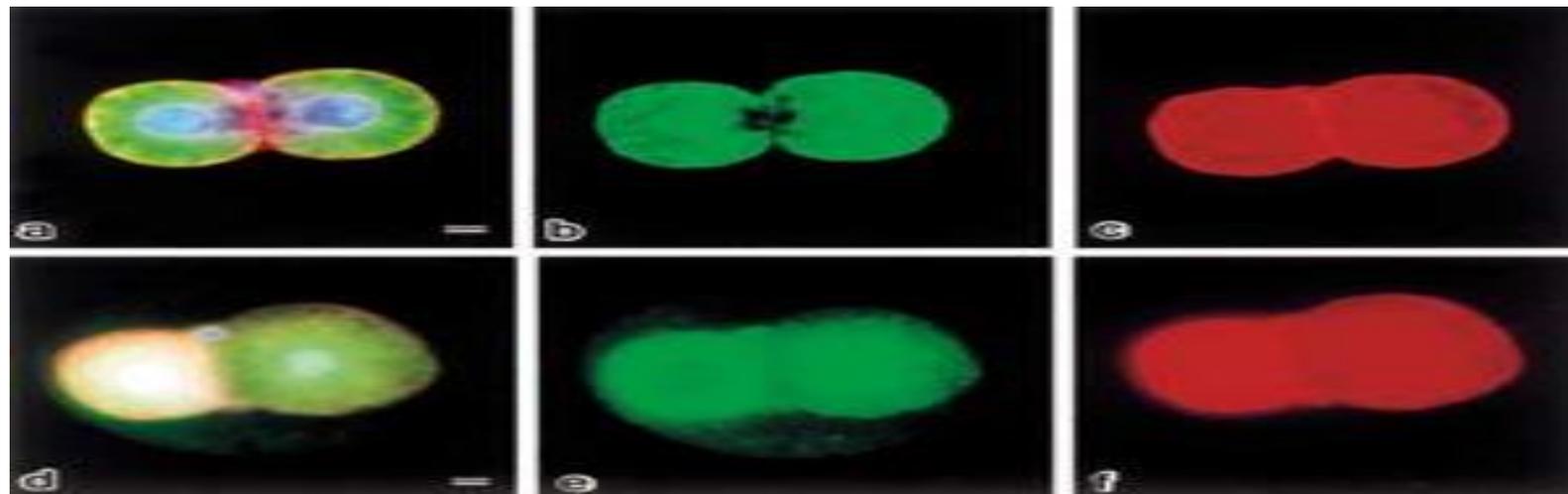


Визуально определить, прошло оплодотворение *in vitro* или нет, можно по быстро увеличивающимся в размерах семяпочкам. Сформировавшийся зародыш, как правило, не переходит в состояние покоя, а сразу прорастает и дает начало гибридному поколению.



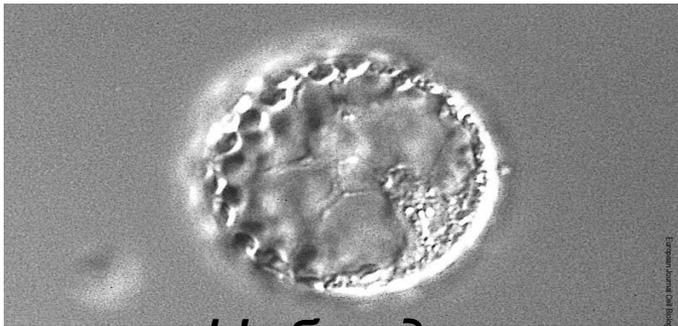
# Соматическая гибридизация

- Соматическая гибридизация - получение гибридных растений посредством слияния протопластов соматических клеток двух разных видов
- Дает возможность получить гибридные растения от слияния протопластов разных видов, несовместимых при использовании других методов гибридизации

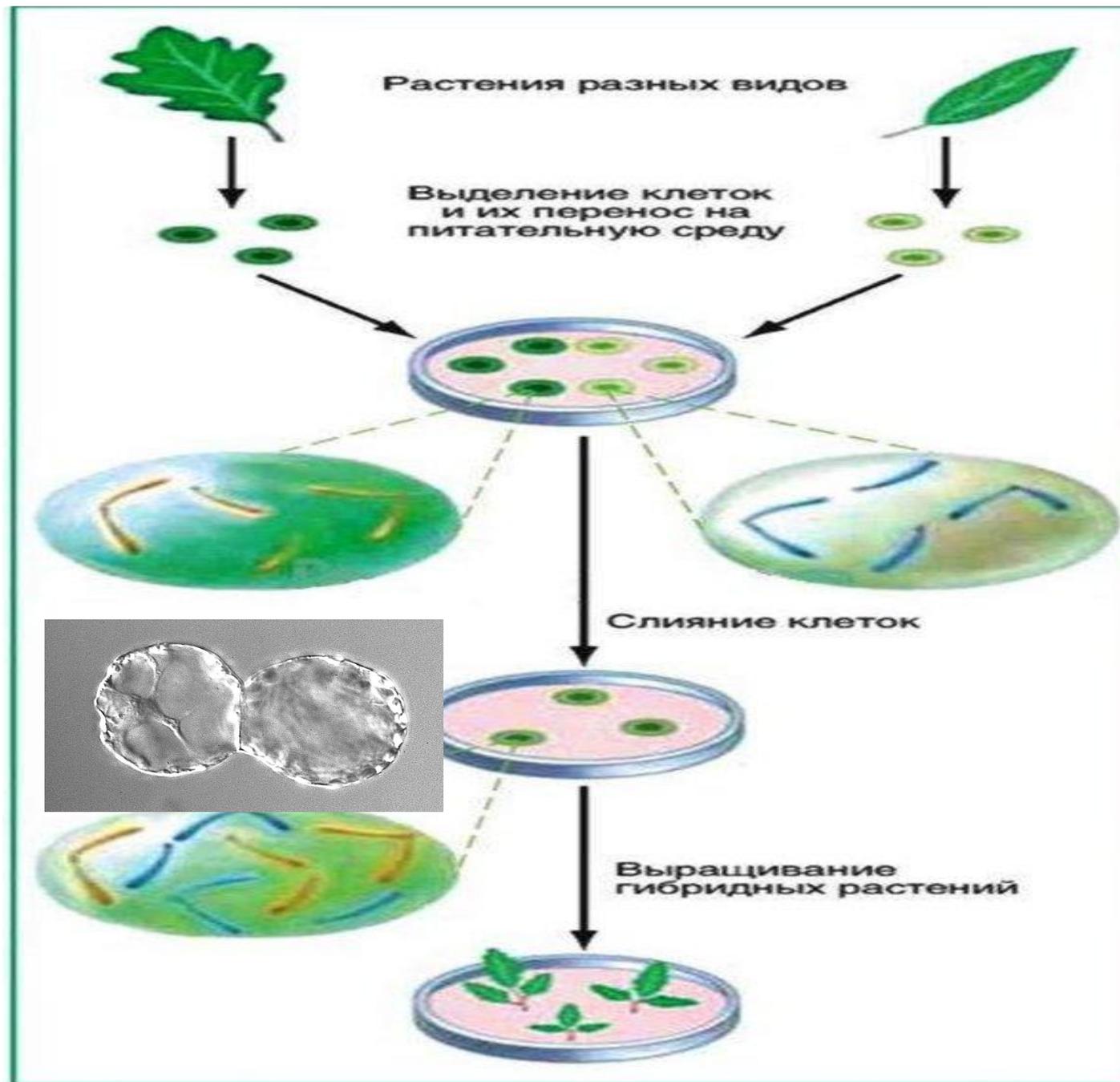


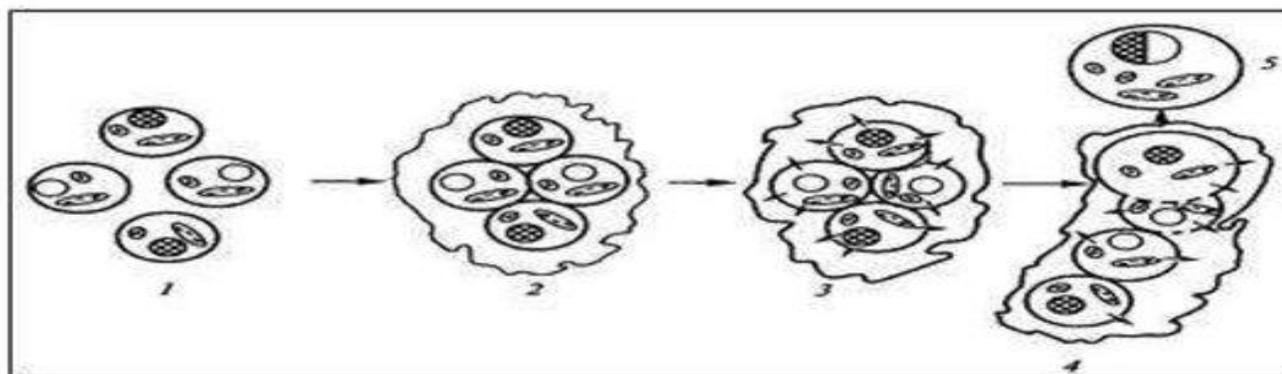
# Схема получения межвидовых гибридов :

- .Изоляция протопласта
- .Слияние протопластов
- .Идентификация и отбор гибридных клеток
- .Культивирование гибридных клеток
- .Регенерация гибридного растения



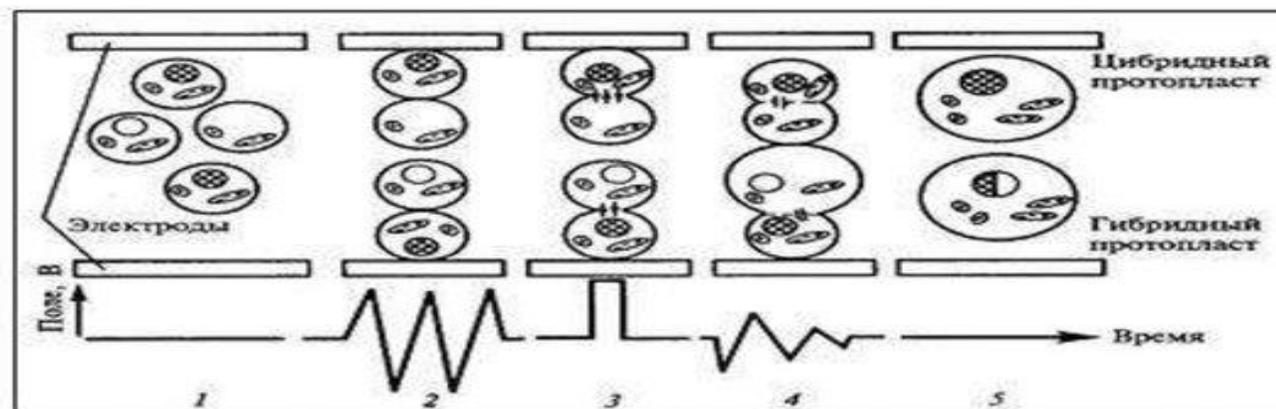
Цибридная клетка





### Слияние протопластов под действием полиэтиленгликоля

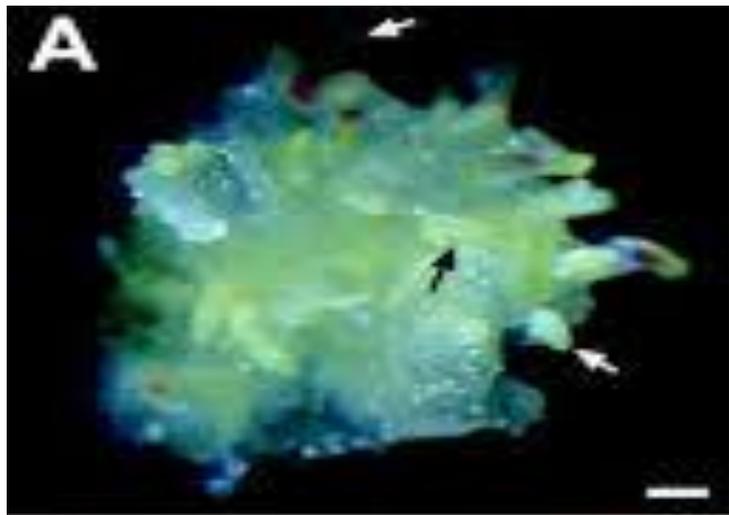
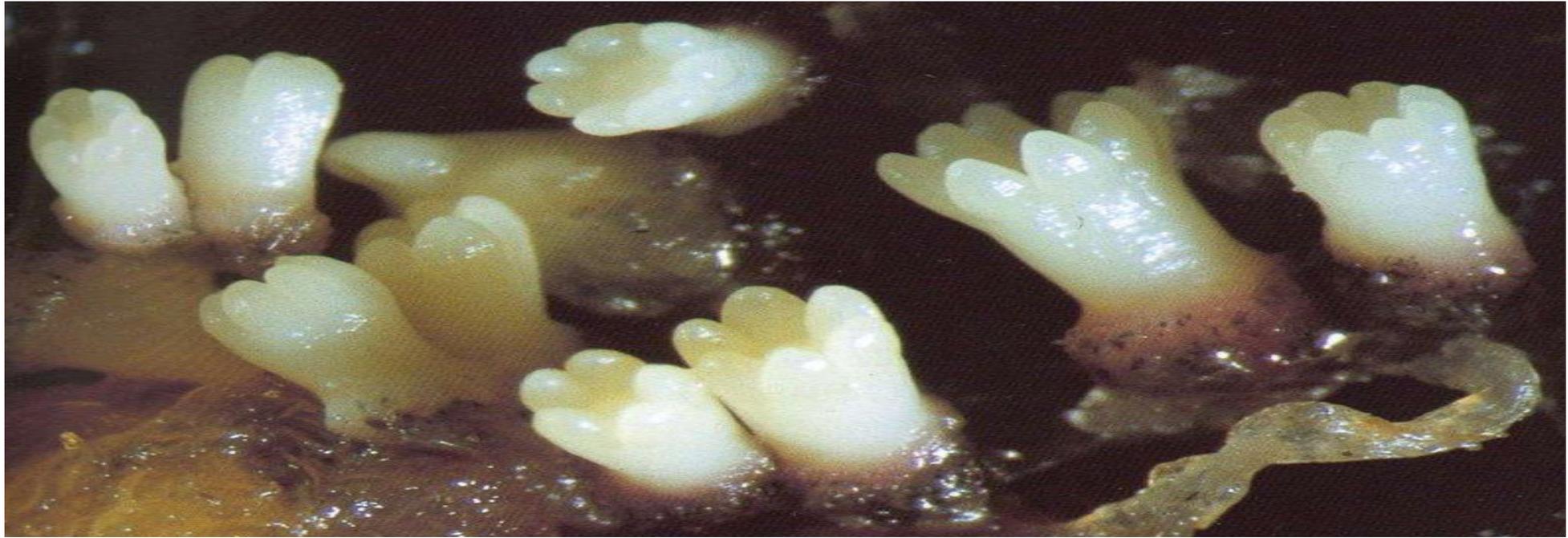
1 – изолированные протопласты; 2 - слияние протопластов в результате дегидратации; 3 - образование пор в мембране протопласта; 4 – перетекание через поры внутриклеточного материала; 5 – гибридный протопласт



### Слияние протопластов под действием электрического тока

1 – изолированные протопласты; 2 – слияние протопластов полярными поверхностями; 3 - образование пор в мембранах под воздействием сильного импульса постоянного тока; 4 – смешивание цитоплазмы; 5 – образование гибридных протопластов

# Соматический эмбриогенез



## Преимущества соматической гибридизации:

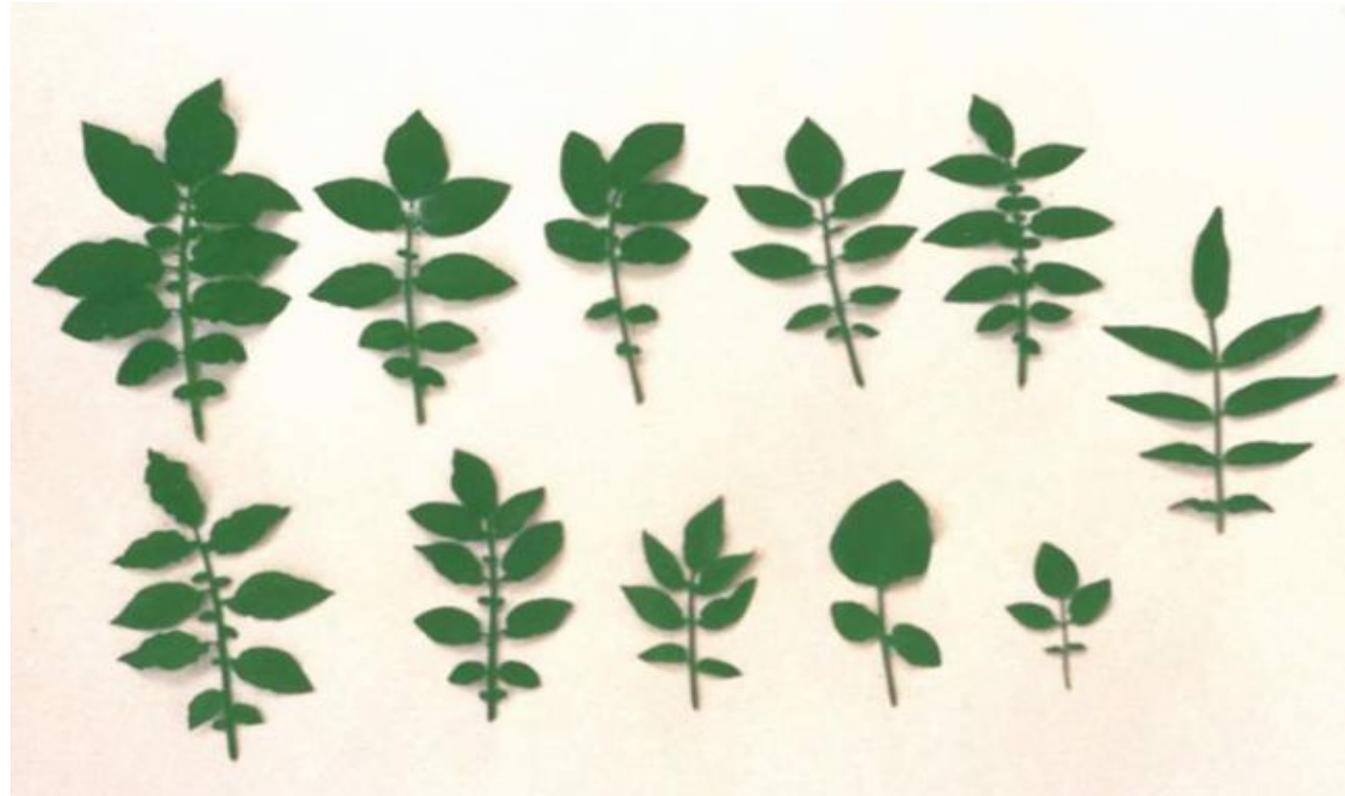
Получение межвидовых и межродовых гибридов, которые невозможно получить иным способом (традиционная отдаленная гибридизация с или без применения биотехнологии)

## Недостатки:

- Слабая регенерация гибридных растений
- Нежизнеспособность сливаемых протопластов
- Применима не ко всем растениям
- Отсутствует эффективный метод определения гибридов



Дигамплоиды соматических гибридов ( $2n=2x=24$ ) *S. tuberosum* + *S. pinnatisectum*



# Успехи селекции связанные с проведением отдалённых скрещиваний.

- Выведение коммерческих сортов с генами, введенными из диких генетических источников дорогой и длительный процесс. Некоторое **сцепление генов** отвечающих за проявление хозяйственно-полезных признаков с дикими генами иногда сложно преодолеть. У томатов, например, потребовалось 12 лет, чтобы разорвать сцепление между генами устойчивости к нематоде и нежелательными характеристиками плодов. Тем не менее, в некоторых случаях при использовании отдалённых скрещиваний были достигнуты значительные успехи.
- **Естественные отдалённые гибриды**
- Учёными объясняется происхождение многих современных культур имеющих экономическое значение естественной отдалённой гибридизацией. Примерами **природных отдалённых гибридов среди декоративных культур** могут быть **ирисы, канны, георгины, розы, и фиалки**; **среди древесных плодовых культур** - **яблоня, вишня, виноград** и, как полагают, такие экономически важные полевые культуры как **пшеница, хлопок и картофель**. Большинство природных отдалённых гибридов имеющих экономическую ценность для современного общества используются в качестве декоративных растений и, как правило, размножаются вегетативно. Это обстоятельство навело G. L. Stebbins на мысль, что **использование отдалённых гибридов более экономически оправдано у культур размножающихся вегетативным путём, чем у видов, размножающихся с помощью семян.**



- **Искусственная отдалённая гибридизация**

- Помимо отдалённых скрещиваний происходящих в природе естественным образом, селекционеры на протяжении многих лет пытаются внедрить желательные гены в адаптированные сорта из генетических источников диких предков культурных растений. Методы практического применения отдалённых скрещиваний могут быть подразделены на три категории:
- **1. Перенос генов между видами с тем же количеством хромосом.** Например, у двух видов томата, *Lycopersicon pimpinellifolium* × *L. esculentum*, были проведены межвидовые скрещивания для передачи генов устойчивости к болезням, таким как курчавость листьев и фузариозное увядание. Если оба родителя имеют одинаковое число хромосом то перенос генов проходит обычно без осложнений, за исключением незначительного снижения фертильности пыльцы у гибрида (например, около 10%-ное снижение фертильности пыльцы). Считается, что почти у всех коммерчески значимых сортов томата в любой точке мира имеется устойчивость к фузариозному увяданию, полученная от дикого генетического источника.



- **2. Перенос генов между разными видами с различным количеством хромосом.** Мягкая пшеница - полиплоид (аллогексоплоид) с геномной формулой AABBDD. Геном пшеницы имеет 21 пару хромосом. Существует диплоидные пшеницы, однозернянки (*Triticum monosocsum*), имеющие семь пар хромосом и формулу генома AA. Есть несколько тетраплоидных видов пшеницы (AABB), например полба (*T. dicocsum*). Перенос генов из видов пшеницы, имеющих меньшую ploidy в мягкую пшеницу возможен (но не всегда наоборот). Перенос генов устойчивости к полеганию является одним из таких успешных примеров.
- **3. Перенос генов между двумя родами.** Мягкая пшеница состоит из трех геномов, один из которых (DD) происходит из рода эгилопса. Следовательно, был осуществлён обмен генами между *Triticum* и *Aegilops* (например, гены, которые отвечают за устойчивость к бурой ржавчине).



# Преодоление репродуктивных барьеров

- Репродуктивные барьеры, которые обсуждались ранее мешают селекционерам осуществлять перенос генов между отдалёнными генотипами с помощью гибридизации. В связи с наличием механизмов способствующих, в частности, несовместимости гамет при отдалённой гибридизации основной задачей селекционера является получение фертильных гибридов F<sub>1</sub>. Этому механизм препятствует:
  - (I) отсутствие переноса пыльцы на рыльце других видов;
  - (II) непрорастание пыльцы и ингибирование роста пыльцевой трубки вниз по столбику пестика, или слиянию мужской гаметы и яйцеклетки, если пыльца трубка достигает семязпочки, и
  - (III) неразвитие зиготы в семя и семян в растение. Несовместимость гамет заканчивается, когда происходит оплодотворение. Однако, после оплодотворения также, существует ряд трудностей, которые необходимо преодолеть. Несовместимости гамет и гибридная слабость считаются барьерами для гибридизации, которые находятся вне контроля селекционера. Было разработано несколько методов, чтобы увеличить шансы на восстановление жизнеспособности семян и растений полученных при отдалённой гибридизации. Эти методы основаны на природе репродуктивного барьера. Не все методы применимы ко всем видам.



# Преодоление барьеров мешающих оплодотворению

- 1. *Проведение реципрокных скрещиваний.* Как правило, при проведении успешной отдалённой гибридизации в качестве женского компонента скрещивания рекомендуется использовать вид с большим количеством хромосом. Это происходит потому, что некоторые скрещивания успешны только в одном направлении. Следовательно, если нет информации о предыдущем скрещивании, то лучше, проводить гибридизацию в обоих направлениях.
- 2. *Укорачивание длины столбика пестика.* Пыльцевая трубка у видов имеющих короткий столбик пестика, не может прорасти через длинный столбик для достижения семяпочки. Таким образом, сокращение длины столбика может увеличить шансы прорастания короткой пыльцевой трубки для успешного достижения семяпочки. Этот метод успешно использовался у кукурузы.
- 3. *Применение регуляторов роста.* Химическая обработка пестика стимуляторами роста (например, нафталин уксусной кислотой, гибберелловой кислотой) как правило, способствует быстрому росту пыльцевой трубки или продлению периода, в течение которого пестик остается восприимчивым к пыльце.



- 4. *Изменение уровня плоидности.* Диплоидные виды могут быть преобразованы в тетраплоидные, чтобы провести скрещивание с другим видом. Например, узколистный трилистник (*Lotus tenuis*,  $2n = 12$ ) была успешно скрещен с широколистным трилистником (*L. corniculatus*,  $2n = 24$ ).
- 5. *Использование смеси пыльцы.* Смешиванием пыльцы совместимых видов с пыльцой несовместимого родителя позволяет избежать неблагоприятного взаимодействия связанного с несовместимым скрещиванием.
- 6. *Удаление рыльца пестика.* У картофеля, отдалённые скрещивания были выполнены путем удаления рыльца пестика до опыления и заменой его на небольшой блок агара с сахаром и желатином.
- 7. *Прививка.* Прививка женского родителя на мужские виды, как сообщается, способствует росту пыльцевой трубки и последующему оплодотворению.



- 8. *Слияние протопластов.* В протопласте находятся все клеточные компоненты клетки за исключением клеточной стенки. Протопласты могут быть изолированы путем механической или ферментативной процедуры. Механическая изоляция включает в себя нарезку или измельчение растительной ткани, что позволяет протопластам, высвободиться через разрез в клеточной стенке. Этим методом можно получить небольшое количество протопластов. Предпочтительным способом является использование гидролитических ферментов разрушающих клеточную стенку. Сочетание трех ферментов - целлюлазы, гемицеллюлазы и пектиназы применяют при проведении гидролиза. Лучше всего использовать растительные ткани, обеспечивающие наличие стабильных и метаболически активных протопластов. Это требует мониторинга питания растений, влажности, продолжительности дня, и другие факторы роста. Часто протопласты извлекаются из мезофилла листьев или растений, выращенных в культуре клеток. Изолированные протопласты затем очищают, как правило, методом флотации. Данный метод включает первое центрифугирование смеси от гидролиза около 50 × силы тяжести, а затем повторное суспендирование (ресуспендирование) протопластов при высокой концентрации фруктозы. Чистые, целые протопласты плавают в растворе и могут быть получены с помощью пипетки. Протопласты также могут быть использованы для создания гибридов *in vitro*.



- **Преодоление проблем связанных с недоразвитием гибридных семян**

- Как указывалось ранее, развития аномального зародыша или эндосперма после проведения отдалённого скрещивания можно избежать с помощью правильного подбора родительских пар и реципрокных скрещиваний. Кроме того, методика спасения зародышей является эффективной и общепринятой. Зародыш извлекается в асептических условиях и выращивается в полноценное растение в условиях культуры тканей.

- **Преодоление гибридной слабости**

- Полученный гибрид может быть сильно ослаблен, чтобы должным образом расти, цвести и дать семена. Такие методы, как правильный подбор родителей, реципрокные скрещивания и прививка гибрида на одного из родителей в этом случае может помочь.

- **Преодоление стерильности гибридов.**

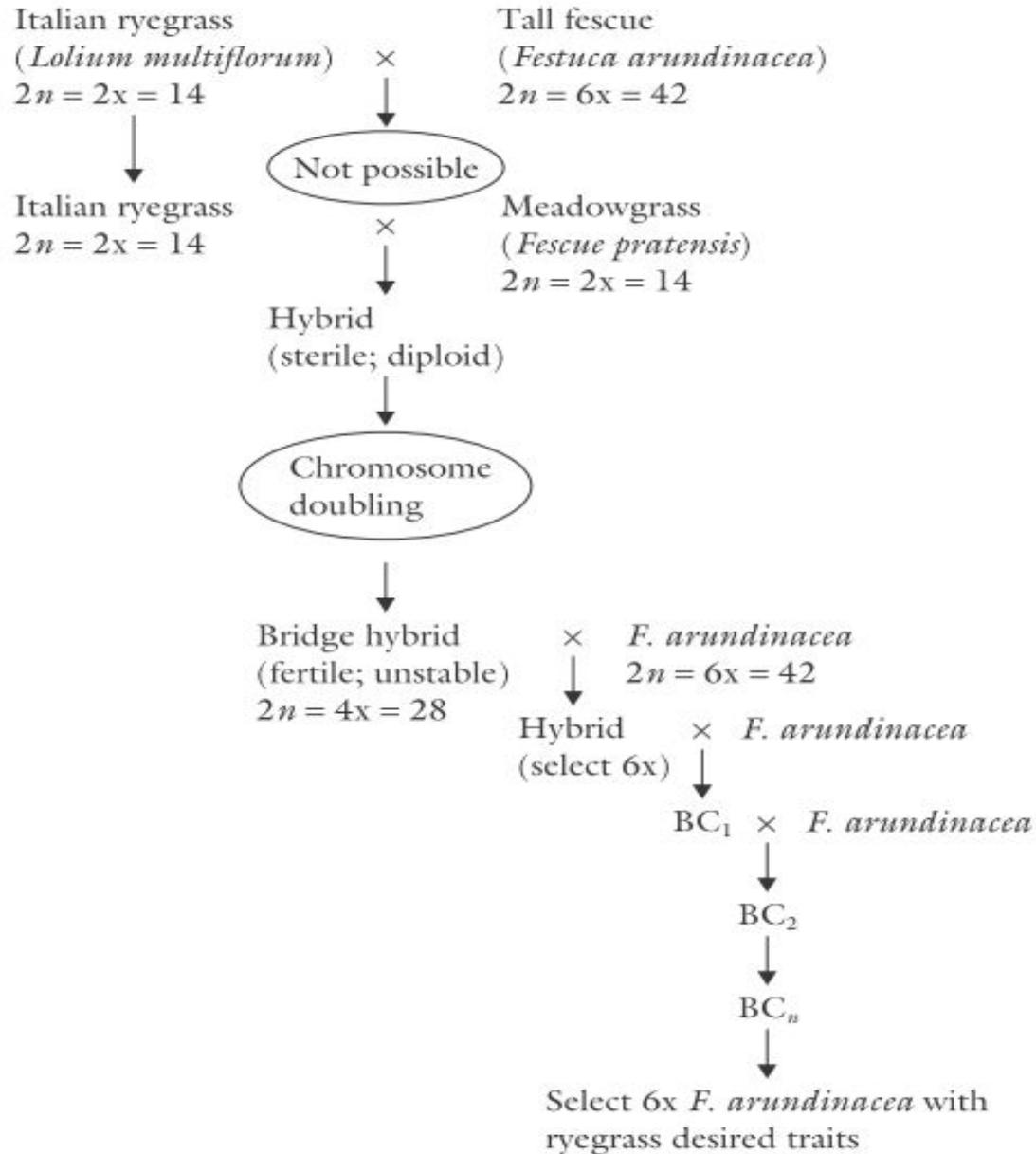
- Стерильность гибридов часто происходит вследствие нарушений в процессе мейоза из-за отсутствия соответствующих партнеров для скрещивания. Стерильность может быть преодолена путем удвоения хромосом у гибрида, чтобы создать пары спаривания для всех хромосом, и, следовательно, продуцирования жизнеспособных гамет.



# Мостовые скрещивания (Bridge crosses)

- Мостовые скрещивания являются методом косвенных скрещиваний двух родителей, которые отличаются по уровню ploidy используя переходные или промежуточные скрещивания (рис..2). Например, R. C. Vickner и его коллегам удалось скрестить диплоидный итальянский райграсс (плевел многоцветковый *Lolium multiflorum*,  $2n = 2x = 14$ ) с гексаплоидной овсяницей (*Festuca arundinacea*,  $2n = 6x = 42$ ) используя технику мостовых скрещиваний.
- Промежуточное скрещивание проводилось между *L. multiflorum* и диплоидной овсяницей луговой (*Festuca pratensis*,  $2n = 2x = 14$ ). У полученного зародыша было удвоено количество хромосом до получения фертильных, но генетически нестабильных тетраплоидных гибридов (райграсс-овсяница луговая), которые использовались в качестве генетического моста. Используя овсяницу в качестве реципиента, гибриды неоднократно с ней скрещивали. 42-хромосомный сорт овсяницы с определенными признаками итальянского райграсса был в конечном итоге восстановлен и стабилизирован.





- 10.2 Пример скрещивания. Для того, чтобы скрестить итальянский райграсс и овсяница высокой, селекционер может сначала сделать промежуточное скрещивание райграсса с овсяницей луговой, с последующим удвоением хромосом.



## Создание новых видов с помощью отдалённой гибридизации

- Виды определяются как совокупность особей, способных свободно скрещиваться друг с другом, но которые в силу географических, репродуктивных, или других барьеров, не способны в природе скрещиваться с представителями других видов.
- Одним из долгосрочных "совместных" селекционных проектов является создание тритикале ( $\times$  *Triticosecale* Wittmack). Первое успешное скрещивание с получением, хотя и стерильного потомства, восходит к 1876 году; первое фертильное тритикале было получено в 1891 году. Выведение этого нового вида заняло более ста лет, в течение которого многие ученые мира оптимизировали усилия, чтобы достичь современного коммерческого использования этой сельскохозяйственной культуры. Тритикале отдалённый гибрид между пшеницей (*Triticum*) и рожью (*Secale*). Это преимущественно самоопыляющаяся культура и селекция тритикале обсуждается в главе 13.

