

Селекция гибридов F1

- **Что такое гибридные сорта?**
- Гибридный сорт - это потомство первого поколения F1 от запланированного скрещивания между инбредными линиями, сортами, клонами, или популяциями.
- В зависимости от селекционного подхода, гибрид может состоять из двух или более родителей.
- Важнейшее требование при производстве гибридных семян заключается в генетической выравненности родителей.
- Как будет показано далее, дивергенция родительских пар при скрещивании обеспечивает продуктивность гибридов первого поколения.
- Выдающаяся урожайность некоторых современных сельскохозяйственных культур, в частности кукурузы, обязана явлению гетерозиса (гибридной силе), который проявляется тем выше, чем более разнородными являются родители F1 гибридов.
- Многие из того, что известно о гибридной селекции берёт своё начало из открытий сделанных учеными, занимающимися созданием гибридов F1 кукурузы. Однако, использование коммерческих гибридов теперь возможно у многих культур, в том числе и самоопыляющихся видов.

- **Краткий исторический экскурс**

- Одни из ранних записей по гибридизации восходят к 1716 году, когда американские хлопководы наблюдали разноцветные початки кукурузы, образовавшиеся вследствие перекрестного опыления разноцветных сортов кукурузы.
- Однако первые систематические исследования по гибридизации растений провёл в 1766 году немецкий учёный Т. G. Koelreuter.
- В 1909 году G. H. Shull впервые дал ясное научно-обоснованное объяснение использования эффекта гетерозиса для создания однородных и высокоурожайных сортов сельскохозяйственных культур.
- К сожалению, эта идея была в то время нецелесообразна и потенциально дорогостояща для коммерческого использования.
- В 1918 г., D. F. Jones предложил более практичный и экономически эффективный подход к производству гибридных сортов методом двойного скрещивания.
- Производство семян двойных гибридов, обходилось значительно дешевле простых гибридов, первоначально предложенных Shull.
- В производстве кукурузы использование гибридов началось с 1930-х годов.

- Другие заметные успехи в селекции гибридов были сделаны М. I. Jenkins в 1934 г., который разработал метод топкросса для оценки эффективности родителей в скрещивании (т.е., комбинационной способности (КС) родительских линий).
- По данным оценки КС, селекционеры могли выбрать несколько линий, которые имели высокую комбинационную способность для использования в гибридной селекции.
- Следующее существенное влияние на производство гибридов оказало создание техники скрещивания.
- Так как кукуруза является перекрёстноопыляющейся и разнополой культурой, необходимо было проводить кастрацию одного из родителей (т.е., сделать одного из родителей женским растением), во время семеноводческого процесса.
- На ранних этапах селекции гибридной кукурузы, кастрация проводилась механическим удалением мужского соцветия. В конце 1960-х годов с открытием и применением цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) в гибридных селекционных программах кукурузы отпала необходимость в кастрации. К сожалению, успешное применение ЦМС при производстве гибридов кукурузы было сорвано, вследствие возникновения эпифитотии южной пятнистости листьев в 1970 году на линиях, обладающие Техаским типом цитоплазмы (Т-цитоплазмой), который был открыт в 1938 году и в то время был доминирующей формой мужской стерильности используемой в селекции кукурузы, которая нанесла серьёзный ущерб кукурузной промышленности США. Следует отметить, что механизированная кастрация (а не ЦМС) до сих пор используется некоторыми крупными компаниями по производству гибридных семян кукурузы.

- Понимая, что ограниченное число инбредных линий, используемых в гибридных программах, не несёт в себе полный генетический потенциал исходной популяции и с необходимостью разработки новых инбредных линий, ученые приступили к циклическим рекомбинациям (рекуррентной селекции), чтобы генерировать новую изменчивость и улучшать родительские линии.
- Селекционеры смогли вывести выдающиеся инбредные линии для создания простых гибридов, чтобы заменить ими двойные гибриды 1960-х годов. К этому времени N. W. Simmonds, был разработан набор стандартных практик для программ по производству гибридной кукурузы:
 - 1. Поддержание и улучшение исходной популяции используя свободное опыление (рекуррентный отбор).
 - 2. Выделение новых инбредных линий и совершенствование старых (используя беккроссы).
 - 3. Последовательное улучшение простых гибридов с помощью улучшения родительских линий.
 - 4. Производство семян на основе ЦМС.
- Применение гибридной методологии в селекции имеет социально-экономические последствия. Коммерческая семеноводческая отрасль имеет права на свои изобретения, а селекционер роялти. Что более важно, вследствие того, что гетерозис максимален в F1, фермеры, как правило, не собирают семена с растений гибридов первого поколения для посева на следующий год.

- Фермеры вынуждены покупать семена от поставщиков семян, каждый сезон.
- К сожалению, бедные производители в развивающихся странах не могут позволить себе ежегодной покупки семян. Следовательно, местные и международные (напр., международные сельскохозяйственные исследовательские центры, такие, как Centro Internationale de Mejoramiento de Maiz y Trigo (CIMMYT) в Мексике) продолжают усилия по созданию и размножению улучшенных сортов для развивающихся стран.
- Идея коммерциализации производства гибридных семян принадлежит Henry A. Wallace, фермера из Айовы, кто проводил самостоятельно опыление и самоопыление кукурузы в 1913 году.
- Его усилия привели к созданию Pioneer Hi-Bred Corn Company в штате Айова, в 1925 году.
- В 1933 году, лишь около 0,1% американского производства кукурузы было получено с использованием гибридных семян.
- Сегодня, гибридными семенами, засеваются почти все кукурузные поля. Производство гибридов также постепенно охватывает и развивающиеся страны

- **Понятия гибридной силы и инбредной депрессии**
- Индустрия производства гибридных семян основана на феномене гибридной силы.
- **Гибридная сила**
- Гибридная сила - это увеличение в размерах, силе роста, фертильности, и общей продуктивности гибридного растения по сравнению со средними значениями двух родителей.
- Она рассчитывается как разница между гибридными и средними значениями инбредных родителей.
- Гибридная сила (гетерозис) = $\{[F1 - (P1 + P2)/2] / [(P1 + P2)/2]\}$
- Оценка гетерозиса обычно отображается в % (т.е., $\times 100$).
- Синоним термина гибридной силы - гетерозис, был введен G. H. Shull. Следует отметить сразу, что, гетерозис не имеет никакого значения для селекционера (и, следовательно, фермера) если гибрид будет всего лишь превышать средние значения по какому-либо признаку родителей.
- Сильное проявление гибридной силы наблюдается чаще, когда селекционеры скрещивают генетически разнородные родительские пары.
- Практическое значение гетерозиса или гибридной силы состоит в значительном превышении значений гибридов над лучшим родителем в скрещивании.

- Хотя гетерозис и широко распространен в растительном царстве, но он не равномерно охватывает виды и признаки.
- Гибридная сила чаще всего проявляется в большей адаптивности среди перекрестноопыляющихся видов, чем у самоопылителей.
- Все методов селекции, которым предшествуют гибридизация используют гетерозис в той или иной степени. Однако, только в селекции гибридных сортов и клонов селекционер имеет возможность использовать феномен гетерозиса в полной мере.
- Использование гибридов резко увеличило урожайность сельскохозяйственных культур по сравнению с обычными сортами.
- К началу 1930-х годов (до широкого использования гибридов), урожайность кукурузы в США составляла в среднем 1250 кг/га. К началу 1970-х годов (после внедрения в производство гибридов), урожайность кукурузы увеличилась в четыре раза до 4850 кг/га.
- Вклад гибридов (генотипа) в этот рост, по некоторым оценкам, составил около 60% (остальная часть за счет более современных агротехнических приёмов).

- **Инбредная депрессия**
- Гетерозис противоположен и комплементарен инбредной депрессии (снижение адаптивности в результате инбридинга).
- Теоретически гетерозис, наблюдающийся при скрещивании, как ожидается, будет равен депрессии при инбридинге, при проведении большого количества скрещиваний между линиями, выведенными из одной базовой популяции.
- На практике, селекционеры заинтересованы в гетерозисе от специфических скрещиваний между wybranными родительскими парами, или между популяциями которые не имеют общего происхождения.
- Снижение адаптивности обычно проявляется в виде снижения энергии роста, фертильности и продуктивности.
- Влияние инбридинга более сильно проявляется в первых поколениях (поколения 5-8).
- Также как и гетерозис, инбредная депрессия не всегда проявляется у растений.
- Такие культуры как лук, подсолнечник, бахчевые культуры, огурец а также рожь более терпимы к инбридингу с минимальными последствиями инбредной депрессии.
- С другой стороны такие растения как люцерна и морковь крайне нетерпимы к инбридингу.

- **Генетических основ гетерозиса**
- Две школы исследователей пытались объяснить генетические основы явления утраты адаптивности растения при инбридинге, и, как правило, восстановлении её после скрещивания.
- Двумя наиболее известными являются теория доминирования впервые предложенная С. G. Davenport в 1908 году и позже I. M. Lerner, и теория сверхдоминирования впервые предложенная Shull в 1908 году и позже К. Mather и J. L. Jinks.
- Также была предложена третья теория, использующая механизм эпистаза (неаллельных взаимодействий генов).
- Жизнеспособная теория должна учитывать как инбредную депрессию у перекрёстноопыляющихся видов от самоопыления, так и увеличение мощности у F1 растений при гибридизации.
- **Теория доминирования**
- Теория доминирования предполагает, что гибридная сила у растений обусловлена доминантными аллелями, рецессивные же аллели обладают негативным или нейтральным эффектом.
- Отсюда следует, что генотип несущий больше доминантных аллелей будет более мощным, чем генотип с меньшим количеством доминантных аллелей.
- Следовательно, скрещивание двух родителей с комплементарными доминантными аллелями будет концентрировать в гибридах более благоприятные аллели, чем у любого из родителей.
- Теория доминирования становится все более популярной из двух теорий у большинства ученых, хотя и не полностью объясняет эффект гетерозиса.

- На практике, сцепление и большое количество генов не позволяет селекционеру создать инбредные линии, содержащие все гомозиготные доминантные аллели.
- Слишком много вредных аллелей присутствовало бы при инбридинге, что затруднит восстановление достаточного количества локусов с гомозиготными доминантными аллелями. Инбредная депрессия возникает после самоопыления, потому что вредные рецессивные аллели, не проявляющиеся в гетерозиготном состоянии (гетерозиготное преимущество), становятся гомозиготными и экспрессируются. Следует отметить, что высокопродуктивные инбредные линии продолжают создаваться для производства гибридов, вследствие чего простые гибриды в настоящее время преобладают в производстве гибридной кукурузы.

- Для иллюстрации этой теории, предположим, что количественные характеристики обусловлены четырьмя локусами. Предположим, что каждый доминантный генотип вносит две единицы в фенотип, в то время как рецессивный генотип вносит только одну единицу. Скрещивание между двумя инбредными родителями могли дать следующий результат:
- При доминировании, каждый локус будет приносить две единицы в фенотип. В результате F1 будет более продуктивным, чем любой из родителей.

$$\begin{array}{rcc}
 & P_1 & \times & P_2 \\
 & (AAbbCCdd) & & (aaBBccDD) \\
 \text{Phenotypic value} & 2+1+2+1=6 & & 1+2+1+2=6 \\
 & & \downarrow & \\
 & & F_1 & \\
 & & (AaBbCcDd) & \\
 & & 2+2+2+2=8 &
 \end{array}$$

- D. L. Falconer представил математическое выражение взаимоотношений между родителями участвующими в скрещивании, приводящему к гетерозису следующим образом:
- $HF1 = \Sigma dy^2$
- где HF1 = отклонение гибрида от средних значений родителей, d = степень доминирования и y = разница частот гена у родителей в скрещивании. Из выражения, максимальный гетерозис (HF1) будет в случае, если значения двух факторов (d, y) у каждого составит единицу. То есть, скрещиваемая популяция зафиксирована по аллелям (y = 1.0) и существует полное доминирование (d = 1.0).
- **Теория сверхдоминирования**
- Феномен превосходства гетерозигот над гомозиготой называется сверхдоминированием (т.е., гетерозиготность по сути считается ответственной за гетерозис).
- Теория сверхдоминирования предполагает, что аллели гена (напр., A, a) контрастные но каждый из них оказывает различный благоприятный эффект на растение.
- Следовательно, гетерозиготный локус имеет больший положительный эффект, чем гомозиготный локус, и, путем экстраполяции, можно сделать вывод о том, что генотип с большим количеством гетерозиготных локусов должен быть более мощным, чем с меньшим количеством гетерозиготных локусов.

$$\begin{array}{rcc}
 & P_1 & \times & P_2 \\
 & (aabbCCDD) & & (AABBccdd) \\
 \text{Phenotypic value} & 1 + 1 + 1\frac{1}{2} + 1\frac{1}{2} = 5 & & 1\frac{1}{2} + 1\frac{1}{2} + 1 + 1 = 5 \\
 & & \downarrow & \\
 & F_1 & & \\
 & (AaBbccDd) & & \\
 & 2 + 2 + 2 + 2 = 8 & &
 \end{array}$$

- Для иллюстрации этого явления, рассмотрим количественный признак обусловленный четырьмя локусами.
- Предположим, что рецессивная гомозигота, гетерозигота и доминантная гомозигота способствуют проявлению одной, двух и полторы единицы фенотипических значений, соответственно.
- Гетерозигота по сути является самой мощной из трех генотипов

- Биометрия гетерозиса
- Гетерозис может быть определен двумя основными способами:
- 1. Гетерозис над лучшим родителем. Этот показатель рассчитывается как степень превышения значения F1 над лучшим родителем в скрещивании.
- 2. Гетерозис над средними значениями между родителями. Гетерозис ранее был определен как превосходство значения F1 над родителями.
- В селекционных целях, селекционеру наиболее интересно знать, можно ли манипулировать с гетерозисом для повышения урожайности сельскохозяйственных культур.
- Для этого, селекционер должен понимать типы взаимодействия генов, обуславливающих гетерозис, чтобы манипулировать с ними в интересующей его популяции.
- Как указывал Falconer, для того чтобы проявился нужный селекционеру гетерозис, помимо наличия относительных различий в частоте гена у обоих родителей должен присутствовать некоторый уровень доминантности генов.

- Предположим, существование двух популяций (А, В) по закону Харди-Вайнберга, с генотипическими значениями и частотами для одного локуса с двумя аллелями p и q для популяции А, и r и s для популяции В следующим образом:

Genotypes	Gene frequency		Genotypic values	Number of A_1 alleles
	Pop. A	Pop. B		
A_1A_1	p^2	r^2	$+a$	2
A_1A_2	$2pq$	$2rs$	d	1
A_2A_2	q^2	s^2	$-a$	0

- После скрещивания ($A \times B$) между популяциями по закону Харди-Вайнберга, генотипические значения и частоты в скрещивании следующие:

Genotypes	Frequencies	Genotypic values
A_1A_1	pr	$+2$
A_1A_2	$ps + qr$	d
A_2A_2	qs	$-d$

- где p и r являются частотами аллеля A_1 , и q и s - частоты аллеля A_2 в двух популяциях.

- Кроме того, $q = 1 - p$ и $s = 1 - r$. Средние значения популяций P_A и P_B .
- где F – это гибрид $P_A \times P_B$. Гетерозис рассчитывается как - отклонение от среднего значения у родителей следующим образом:

$$P_A = [(p - q)a] + 2pqd$$

$$= [(2p - 1)a] + [2(p - q^2)d]$$

$$P_B = (r - s)a + 2rsd$$

$$= (2r - 1)a + [2(r - r^2)d]$$

$$F = [(pr - qs)a] + [(ps + qr)d]$$

$$= [(p + r - 1)a] + [(p + r - 2pr)d]$$

$$H_{MP} = F_1 - (P_1 + P_2)/2$$

$$= [(p + r - 1)a + (p + r - 2pr)d]$$

$$- \frac{1}{2}[(2p - 1)a + 2(p - q^2)d + (2r - 1)a + 2(r - 1)a + 2(r - r^2)d] \dots$$

$$= (p - r)^2 d$$

- Из вышеизложенного следует, если $d = 0$ (нет доминирования), то гетерозис равен нулю (т.е., $F = MP$, среднее значение родителей).
- С другой стороны, если в популяции А, $p = 0$ или 1 , и по той же причине в популяции В $r = 0$ или 1 , в том же самом локусе, в зависимости от того, аллель находится в рецессивной или в доминантной гомозиготе, гетерозис также будет отсутствовать.
- В первом поколении, гетерозисный ответ будет из-за локусов, где $p = 1$ и $r = 0$, или наоборот.

- Следовательно, проявление эффекта гетерозиса будет зависеть от количества локусов, которые имеют контрастные локусы а также уровень доминирования в каждом локусе.
- Наивысший гетерозис произойдёт, когда один аллель фиксируется в одной популяции и другой аллель в другой популяции.
- Если действие генов полностью аддитивно, то в среднем ответ будет равен среднему значению по родителям, и, следовательно, гетерозис, будут равен нулю.
- С другой стороны, если будет доминирование и/или эпистаз, то гетерозис проявится.
- Селекционеры создают сорта, которые являются гомозиготными (в соответствии с естественным методом размножения).
- В том случае, когда есть полное или частичное доминирование, лучших генотипов для селекции являются гомозиготы или гетерозиготы, в которых есть возможность обнаружить трансгрессивное расщепление.
- С другой стороны, когда неаллельное взаимодействие генов значительное, лучший генотип для селекции является гетерозигота.

- Некоторые исследователи работающие с кукурузой предоставили доказательства того, что генетической основой гетерозиса является доминирование от частичного до полного.
- Ряд научно-исследовательских работ поддерживающих теорию сверхдоминирования предположили, что эта теория является результатом псевдо-сверхдоминирования, вытекающего из действия доминантных аллелей в фазе отталкивания сцепления.
- Однако другие исследователи кукурузы предположили наличие эпистаза между сцепленными локусами, чтобы объяснить явление гетерозиса.
- **Концепция гетерозисных отношения**
- Генетическое разнообразие в генетических источниках используемых в селекционных программах влияет на увеличение генетического потенциала, который может быть достигнут путем отбора.
- Наиболее дорогостоящий и трудоемкий этап в гибридной программе является подбор родительских линий, при скрещивании которых можно получить лучшие гибриды.
- Как уже указывалось производство гибридов основано на явлении гетерозиса. Генетическое различие между родителями играет важную роль в гетерозисе.

- В общем, гетерозис считается выражением генетической дивергенции среди сортов. Когда гетерозис или некоторые его компоненты являются значимыми по всем признакам, можно сделать вывод, что существует генетическая дивергенция среди родительских сортов.
- Информация о генетическом разнообразии и расстоянии между селекционными линиями, и связь между генетическим расстоянием и продуктивностью гибридов, важно для определения направлений селекции, классификации родительских линий, определения гетерозисных групп, а также и для прогнозирования гетерозиса в гибридных комбинациях.
- **Определение**
- Гетерозисная группа может быть определена как группа связанных или несвязанных генотипов из одной и той же или различных популяций, демонстрирующих схожую комбинационную способность при скрещивании с генотипами из других групп генетических источников.
- Гетерозисная группа, с другой стороны, это определенные пары гетерозисных групп, которыми могут быть популяции или линии, демонстрирующие при скрещивании высокий гетерозис и как следствие - высокую продуктивность гибридов.



- Концепция гетерозисных групп была впервые разработана исследователями кукурузы, которые наблюдали, что инбредные линии, отобранные из определенных популяций, как правило, позволяют получить лучшие гибриды при гибридизации с инбредными линиями из других групп.
- Существование гетерозисных групп объясняется тем, что популяции, имеющие различное происхождение могут обладать уникальным аллельным разнообразием которые, возможно, происходят от эффектов генов различных предков, генетического дрейфа, или накопления уникального разнообразия в результате мутаций или отбора.
- Межаллельное взаимодействие (сверхдоминирование) или разрыв сцепления между локусами демонстрирующими доминирование (псевдо-сверхдоминирование) могли бы объяснить, появление значительно большего гетерозиса после скрещивания генетически дивергентных популяций.
- Экспериментальные данные подтверждают концепцию наличия гетерозисных групп.
- Такие исследования показали, что межгрупповые гибриды значительно превосходят по урожайности внутригрупповые гибриды.
- У кукурузы, одно исследование показало, что межгрупповые гибриды между Reid Yellow Dent” × “Lancaster Sure Crop2” превосходят по урожайности внутригрупповые гибриды на 21%.

- **Методы разработки гетерозисных групп**
- Для установления гетерозисных групп проводят анализ родословной, географического происхождения родительских популяций, измерение гетерозиса и анализ комбинационной способности.
- Некоторые исследователи используют диаллельный анализ для получения предварительной информации о гетерозисных группах.
- Технологии молекулярных маркеров могут использоваться для уточнения существующих групп или для ускорения создания новых, через определение генетических расстояний.
- Чтобы установить гетерозисные группы, селекционеры проводят скрещивания между или внутри популяций.
- Одна из самых ранних работ в области создания гетерозисных структур была сделана
- В 1922 году в США при сравнении гетерозиса по урожайности в большом количестве межсортовых скрещиваний кукурузы, было обнаружено, что гибриды между сортами с различным типом эндосперма более урожайны, чем между сортами с тем же типом эндосперма.
- Это открытие навело на мысль F. D. Richey, что скрещивание между собой географически и генетически отдалённых родителей приводит к увеличению урожайности и, как следствие, росту гетерозиса, что привело к созданию наиболее широко используемых гетерозисных групп в " Кукурузном Поясе " США - "Reid Yellow Dent" × "Lancaster Sure Crop".

- **Гетерозисных группы сельскохозяйственных культур**
- Гетерозисные структуры были изучены у различных видов. У отдельных культур, селекционеры имеют определенные стандартные группы, которые могут служить основой при производстве гибридов.
- В Европе наиболее распространенной группой для кукурузы является “European flint” × “Corn Belt Dent”, определенная на основе разных типов эндосперма.
- Во Франции, F2 × F6 гетерозисные группы являются производными от одного свободно-опыляемого сорта.
- Другие структуры включают “ETO-composite” × “Tuxpeno” и “Suwan 1” × “Tuxpeno” в тропических регионах.
- У риса, некоторые исследования указывают на две гетерозисные группы в рамках *Oryza indica*, одна включает популяции из юго-Восточного Китая, а другая, содержит популяции из юго-Восточной Азии.
- У ржи, двумя наиболее широко используемыми группами генетических источников являются “Petkus” и “Carsten”, в то время как у конских бобов известны три основных генетических источника, а именно : “Минор”, “Майор”, и “средиземноморский”.
- Несмотря на то что используются различные подходы, для идентификации гетерозисных структур, они, как правило, следуют определенным принципам.
- Сначала собирают большое количество генетических источников, затем проводят гибридизацию между родительскими популяциями, среди которых в качестве потенциальных гетерозисных групп отбирают самые продуктивные гибриды.

- Согласно Melchinger, отбор гетерозисных групп или структур в селекционных программах, должен быть основан на следующих критериях:
 1. Высокий уровень продуктивности и генетического варьирования в гибридной популяции.
 2. Высокая продуктивности и хорошая адаптивность родительских популяций к региону возделывания.
 3. Низкий уровень инбридинга в инбредных потомствах.
- Рассмотрим скрещивание между двумя инбредными линиями, А и В, с популяционным значением \bar{X}_{P1} and \bar{X}_{P2} соответственно.
- Фенотипическая изменчивость F1, как правило, меньше, чем изменчивость родителей.
- Это означает, что гетерозигота менее подвержена экологическим воздействиям, чем гомозигота. Гетерозисный эффект от скрещивания примерно оценивается как: $H_{F1} = \bar{X}_{F1} - \frac{1}{2}(\bar{X}_{P1} - \bar{X}_{P2})$
- Это уравнение показывает среднее превышение по продуктивности гибридов F1 над средним значением между инбредными родителями.
- К. R. Lamkey и J. W. Edward ввели термин панмиктический гетерозиса, чтобы описать отклонения по продуктивности между скрещиваемой популяцией и её двух родительских популяций в равновесии Харди-Вайнберга. Гетерозис в F2 на 50% меньше, чем в F1.

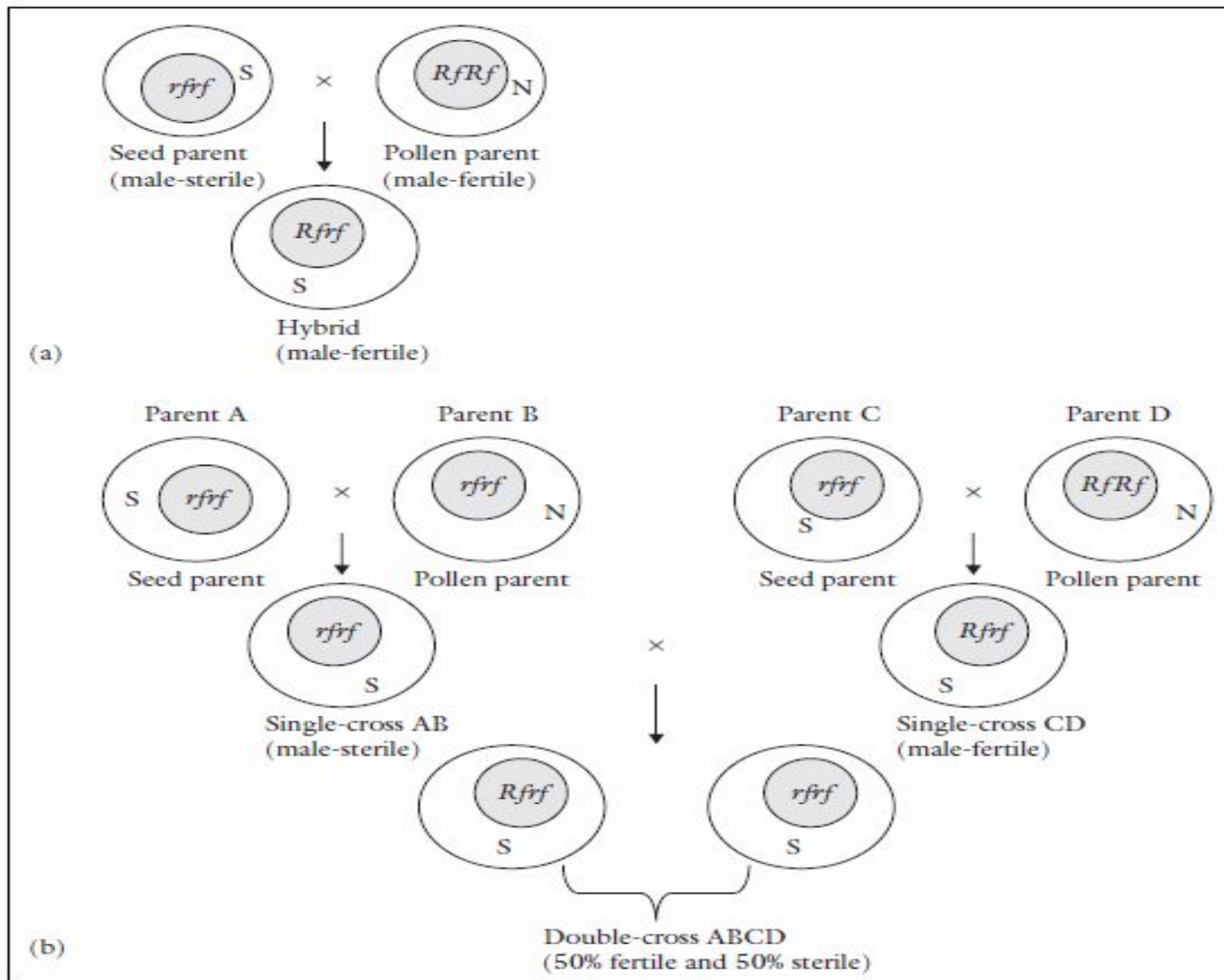
- **Типы гибридов**

- Коммерческое применение гибридной селекции началось со скрещивания двух инбредных линий (простое скрещивание: $A \times B$), а позже стали использовать более экономически оправданное двойное скрещивание $[(A \times B) \times (C \times D)]$ и затем обратно простое скрещивание. Другие комбинации родителей в селекции гибридов были предложены, в том числе тройное скрещивание $[(A \times B) \times C]$.
- Сегодня коммерческие гибриды являются преимущественно потомством простых скрещиваний.
- Ключом к использованию этих инбредных линий в гибридной селекции является подбор пар инбредных линий с выдающейся комбинационной способностью.
- **Создание и поддержание инбредных линий.** Инбредная линия - это гомозиготный селекционный материал, создающийся и поддерживаемый повторяющимся из поколения в поколение самоопылением отобранных растений.
- Для создания инбредной линии необходимо провести примерно 5-7 поколений самоопыления и отбора.
- Самоопылители не страдают инбредной депрессией, в то время как у перекрёстников в разной степени развивается инбредная депрессия. Следовательно, степень инбридинга в создаваемых инбредных линиях варьирует в зависимости от вида.
- Такие виды, как люцерна и клевер, наиболее нетерпимы к инбридингу и могут быть самоопылены лишь несколько раз. Кроме того, может использоваться скрещивание сибсов, чтобы поддерживать определенный уровень гетерозиготности у этих чувствительных к инбридингу видов.

- **1. Стандартные или обычные инбредные линии.**
- Стандартные инбредные линии создаются многократным самоопылением растений отобранных, из S_0 - S_n (если исходным материалом служат природные популяции) или из F_1 - F_n (если исходным материалом являются потомства, полученные от скрещиваний).
- Популяции S_1 или F_2 наиболее гетерогенны, вследствие расщепления по различным признакам. Элитные растения отбираются в качестве родоначальников будущих линий и подвергаются самоопылению.
- В потомстве S_3 (F_4), растения должны быть достаточно однородными.
- Примерно через 6-8 поколений самоопыления, отрицательные последствия инбридинга прекращаются.
- Следующий шаг заключается в том, чтобы сравнить различные линии.
- Значение n , число поколений самоопыления, варьируется приблизительно от 5 до 8 в течении которых достигается уровень гомозиготности при котором инбредные линии обладают однородным проявлением признаков, остающимся таковым при продолжении самоопыления, без дальнейшей потери продуктивности.
- На этом этапе инбредная линия может поддерживаться посредством самоопыления или скрещивания сибсов.
- Инбредные линии следует оценивать по продуктивности и другим хозяйственно-ценным признакам (напр., устойчивость к засухе, полеганию, болезням).
- Таким образом, в конечном счёте линии должны иметь высокий потенциал продуктивности.

- **2. Нетрадиционные инбредные линии.**
- Для облегчения и удешевления производства гибридов при создании родительских линий может использоваться цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), чтобы устранить необходимость в проведении кастрации.
- Необходимо создать два вида женских родительских линий (Рис.1):
- А-линия (линия с мужской стерильностью, имеющая стерильную цитоплазму (S) и гены стерильности (rfrf) в ядре) и В-линия (фертильная линия, называемая также закрепителем стерильности, имеющая фертильную цитоплазму (N) и гены стерильности (rfrf) в ядре).
- А - это женская линия с которой убирают семена. Чтобы создать линию А, необходимо провести скрещивание линии В в качестве опылителя с женской линией с мужской стерильностью (S цитоплазма + гены стерильности (rfrf)), а затем в течении 5-7 лет провести обратные скрещивания с линией В.
- Линии А и В, являются, следовательно, изогенными (генетически различны лишь по конкретному локусу).

Рис. 1 Селекция ЦМС: (а) простое скрещивание и (b) двойное скрещивание.
N - нормальная цитоплазма; S - стерильная цитоплазма.





- **Отбор родителей (инбредных линий)**
- Отбор родительских пар используемых в скрещиваниях - это наиболее важный этап в программе селекции растений по созданию гибридов.
- Отбор родителей зависит от конкретных целей селекционной программы и от доступности генетических источников.
- Количество инбредных линий, которые появятся от случайных скрещиваний в расщепляющейся популяции составляет - 2^n . Следовательно, если n (количество локусов) = 10, то получится 1024 инбредных потомств.
- Во-первых, необходимо иметь большой пул инбредных потомств, который будет значительно сокращен фенотипическим отбором, чтобы идентифицировать небольшое количество высокопродуктивных инбредных линий.
- Это эффективно для признаков с высокой наследуемостью.
- Следующий шаг состоит в определении перспективных линий с помощью проведения оценки их комбинационной способности в скрещиваниях.
- Определение комбинационной способности подразумевает под собой скрещивание каждой инбредной линии со всеми другими инбредными линиями и оценку этих потомств.
- Предположим, что было отобрано 50 инбредных линий, следовательно необходимо сделать $n(n-1) = 50(50-1) = 2450$ скрещиваний!
- Обработать такое большое количество на практике заключается в использовании общего тестера.
- Селекционер должен отбирать родителей из разных гетерозисных групп, а не в пределах одной группы. Сначала проводится оценка общей комбинационной способности ("ОКС"), а затем специфической комбинационной способности (СКС) для выявления конкретных пар инбредных линий с исключительной продуктивностью в скрещиваниях.

- **Гибриды в садоводстве**

- Обзор сделанный J. Janick (1996) показывает, что гибридные семена широко используются в производстве плодовоовощной продукции.
- У некоторых культур для получения гибридных семян используют ручную кастрацию (напр., сладкий перец, томат, баклажан), ЦМС (напр., в сахарная свекла, морковь, лук, капуста), самонесовместимость (напр., в цветной капусте, брокколи), и однодомность (напр., дыня, кабачок, огурец).
- Доля гибридов в ассортименте варьирует в зависимости от вида.
- Примерный процент гибридных семян, используемых в коммерческом производстве отдельных видов растений составляет:
- морковь (90% сортов для свежего рынка и 40-60% для консервирования и замораживания), брокколи (100%), цветная капуста (40%), сахарной свеклы (70%), шпинат (90%), дыня (80-100%), кукуруза (99%), помидоры (100% свежего рынка), лук (65%), огурец (100%).
- В декоративном садоводстве преобладает аналогичная картина.
- Семена гибридов F1 используются у бегонии (100% кастрация), бальзамина (100% ЦМС), петунии (100% - ЦМС), герани (100% ЯМС), и гвоздика (70% ЯМС).